

В.А. Паевский

ВЬЮРКОВЫЕ ПТИЦЫ МИРА



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В.А. Паевский

ВЬЮРКОВЫЕ ПТИЦЫ МИРА

Товарищество научных изданий КМК
Москва — Санкт-Петербург ❖ 2015

УДК 598.296.1(100)
ББК 28.693.35(0)
П12

Паевский В.А.

П12 Вьюрковые птицы мира. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. — 272 с., ил. + 32 с. цв. вкл.

В монографии обобщены существующие на сегодняшний день научные сведения о птицах семейства вьюрковых птиц (Fringillidae) из отряда Passeriformes: систематика и классификация, размеры и масса тела, характерные черты морфологии, линька оперения, местообитания, экологические ниши и пищевое поведение, численность и её колебания, возрастно-половой состав популяций, территориальное и другие формы поведения, биологические особенности и экология репродуктивного периода, различные формы сезонных передвижений, скорость миграций, смертность и продолжительность жизни. Особое внимание уделено обзору последних результатов исследований филогении вьюрковых молекулярно-генетическими методами, которые существенно изменили представления о систематике и скорости диверсификации таксонов этого семейства. Приведен полный систематический каталог вьюрковых птиц с учетом всех современных молекулярных исследований и филогенетических кладограмм.

Книга предназначена для орнитологов, зоологов широкого профиля, работников охраны природы, студентов и аспирантов биологических специальностей.

Табл. 10. Илл. 26. Библ. 645.

Ответственный редактор
доктор биол. наук, проф. *Р.Л. Потапов*

Рецензенты
доктор биол. наук, проф. *Г.А. Носков*,
доктор биол. наук *Л.В. Соколов*

Утверждено к печати Редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН

Главный редактор
член-корреспондент РАН *О.Н. Пугачев*

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 15-04-07009,
не подлежит продаже*



ISBN 978-5-9906895-9-6

© В.А. Паевский, 2015
© Зоологический институт РАН, 2015
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2015

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

Vladimir A. Payevsky

TRUE FINCHES OF THE WORLD

KMK Scientific Press Ltd.
Moscow ❖ 2015

Vladimir A. Payevsky

True finches of the world. — Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2015. — 272 p., ill. + 32 p. colour plates.

This monograph summarizes the results of world-wide research into the systematics and life history of true finches (family Fringillidae). The phylogeny and classification, size and mass of the body, some features of morphology, moult, habitats, ecological niches, abundance and its fluctuations, impact of global climate changes, age and sex structure, territorial behavior, philopatry, ecology of reproductive period, seasonal movements, speed of migration, mortality and longevity are reviewed. Recent trends in the field of phylogeny research by molecular methods are especially considered. Complete systematic check-list of the true finches of the world is presented.

The monograph may be useful for ornithologists, general zoologists, conservationists, and students of biology.

10 tab. 26 ill., 32 colour pl. References 645 titles.

Edited by

Prof. *Roald L. Potapov*

Reviewers

Prof. *George A. Noskov*

PhD, DSc *Leonid V. Sokolov*

Accepted for print by the Editorial Board
of the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences

Editor-in-Chief *O.N. Pugachev*

ISBN 978-5-9906895-9-6

© V.A. Payevsky, 2015

© KMK Scientific Press Ltd., 2015

*Посвящается тем орнитологам,
профессиональная деятельность которых
родилась из детского увлечения наблюдать
за звенящими, поющими, порхающими существами,
чье изумительное оперение переливается
всеми цветами радуги,
а тайны семейной жизни
тщательно сокрыты от любопытных глаз*

ВВЕДЕНИЕ

Видовое разнообразие и высокая численность птиц определяют их весомую роль в биогеоценозах. Постоянный рост накопленных в литературе сведений об образе жизни и адаптациях птиц к условиям внешней среды требует время от времени написания обобщающих обзоров по видам или систематическим группам. В традициях написания таких монографий в них приводятся характеристики основных морфологических, экологических и этологических особенностей изучаемой группы животных, а систематический раздел включает историю становления современных взглядов на филогению и классификацию.

Цель предлагаемой книги — обзор существующих на сегодняшний день научных сведений о птицах семейства вьюрковых птиц (Fringillidae) из отряда воробьиных (воробьинообразных, или вьюрьеобразных, Passeriformes). С одной стороны, это краткий обзор мировой литературы по вьюрковым, а с другой — сводка работ, выполненных автором и его коллегами на птицах этого семейства. В круг всех этих сведений входили: систематика и классификация, размеры и масса тела, характерные черты морфологии, линька оперения, экологические ниши и местообитания, численность, возрастно-половой состав, территориальное и другие формы поведения, биологические особенности и экология репродуктивного периода, сезонные передвижения, смертность и продолжительность жизни, и т.д. В книге нет отдельных очерков по каждому из 218 видов и изложение построено на разделах по периодам годового цикла жизни вьюрковых. Описание и анализ последовательных явлений цикла сопровождаются обзором основной литературы по этим разделам жизни птиц и обобщением сути ряда биологических проблем.

Некоторые представители вьюрковых хорошо знакомы не только биологам, но и широкой публике, поскольку к ним относятся такие известные птицы, как зяблик, чиж, снегирь, щегол, клёт, дубонос и т.д. Во всех странах мира широ-

ко распространено содержание вьюрковых как домашних питомцев в клетках, и среди них — известная всему человечеству канарейка в своих разнообразных искусственно выведенных морфах по оперению, и вариациях по вокалу. Многие вьюрковые поселяются в парках и садах близ человека, отличаясь при этом многоцветным красивым оперением и прекрасными вокальными данными. Население многих стран принимает активное участие в подкормке вьюрковых, остающихся на зимний период в городах и поселках. Парадоксально, но несмотря на такую популярность вьюрковых птиц, их систематика и родственные связи остаются до сих пор слабо изученными и требующими ревизии. В связи с этим в первой главе приведен полный обзор всех результатов изучения родственных связей разных групп вьюрковых как традиционными морфологическими, так и молекулярно-генетическими методами. В систематическом каталоге, составляющем значительную часть первой главы, отражены многие из новых положений, вытекающих из этих последних исследований.

Кратко характеризуя вьюрковых птиц, следует подчеркнуть, что это — обширная группа, представители которой распространены почти глобально (Евразия, Африка, Северная и Южная Америка, с наибольшим разнообразием в горах Южной Палеарктики). Обитают вьюрковые в самых разных природных и культурных ландшафтах: в лесах разного типа, полях, лугах, парках, садах, степях, тундрах, пустынях и в горах на разных высотах. Популяции многих процветающих видов достигают весьма высокой численности. Большинство видов вьюрковых относятся к морфологической группе семейств конусоклювых птиц (*conirostres*), т.е. типичных семяядных, обладающих коротким сильным клювом конической формы. Они отличаются высокой специализацией в способе освобождения семян от оболочки и соответственным особым строением небной поверхности надклювья, позволяющем взрезать эти оболочки острыми краями подклювья, а также мощной челюстной мускулатурой. Многие виды в гнездовой период питаются и выкармливают потомство беспозвоночными, прежде всего насекомыми и их личинками.

Тело большинства вьюрковых плотного сложения, шея короткая, голова округлая, клюв у основания широкий и высокий. У некоторых видов клюв очень массивный, у некоторых немного вздутый, у ряда видов из трибы *Drepanidini* очень длинный и тонкий, а у рода *Loxia* — с перекрещивающимися концами. Оперение плотное, прилегающее к телу, часто яркое и многоцветное (см. Вклейки 1–24). Ноздри находятся у основания клюва и частично прикрыты щетинками или перьями. Ноги сильные, умеренной длины, когти небольшие, изогнутые. Крылья округлые или немного заостренные, их концы в сложенном виде не достигают конца рулевых перьев. Функциональных первостепенных маховых девять, десятое рудиментарно и скрыто под кроющими перьями кисти. Хвост из 12 рулевых перьев, чаще всего короткий и прямо обрезанный. В справочных целях названия отдельных частей тела и оперения вьюрковой птицы, встречающиеся в тексте, указаны на рис. 1.

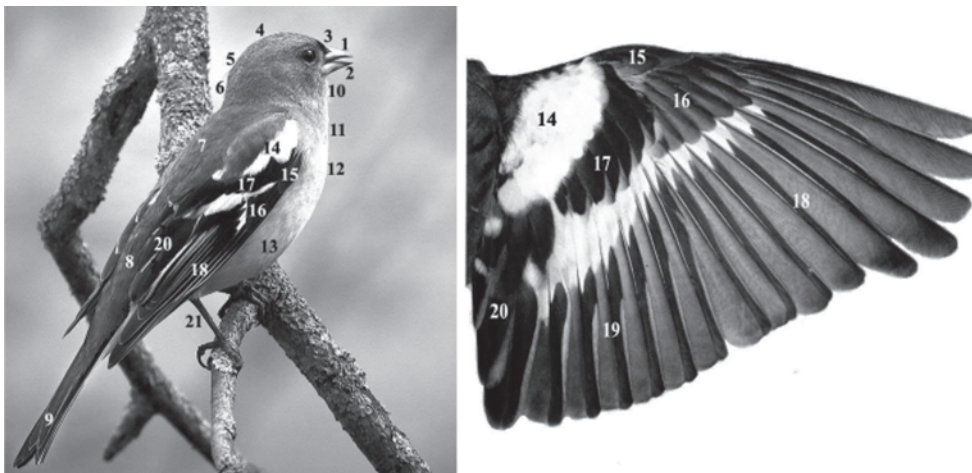


Рис. 1. Терминология основных частей тела и оперения вьюрковой птицы на примере зяблика, *Fringilla coelebs* (фото Людмилы В. и Т. Деген).

1 — надклювье, 2 — подклювье, 3 — лоб, 4 — темя, 5 — затылок, 6 — зашеек, 7 — спина, 8 — надхвостье, 9 — рулевые перья, 10 — горло, 11 — зоб, 12 — грудь, 13 — брюхо, 14 — малые и средние верхние кроющие крыла, 15 — крылышко (allula), 16 — кроющие первостепенных маховых, 17 — большие верхние кроющие второстепенных маховых, 18 — первостепенные маховые, 19 — второстепенные маховые, 20 — третьестепенные маховые, 21 — цевка.

Размеры тела мелкие, большинство видов — не более воробья. Масса тела колеблется от 8 до 80, в среднем 22 г. Почти у всех видов выражен половой диморфизм окраски оперения и размеров: самцы ярче и немного крупнее. Моногамы, гнездятся отдельными парами, в брачный период самцы интенсивно и громко поют. Строительство гнезд обычно осуществляют самки. У большинства видов гнезда находятся чаще всего на кустах и деревьях или же в укрытиях среди скал, чашеобразные, за исключением гнезд с боковым входом у ряда видов подсемейства Euphoniinae. В кладке наиболее часто от 4 до 6 яиц, насиживают кладку самки, инкубация у разных видов длится от 11 до 17 суток. Птенцов в гнезде (в возрасте до 11–18 суток) и после вылета из гнезда до приобретения ими полной самостоятельности кормят оба родителя. Полная линька взрослых птиц у большинства видов в конце лета и осенью, у молодых птиц линька частичная. Во внегнездовое время многие виды держатся стаями. Среди вьюрковых есть мигранты на ближние и средние расстояния, а также виды, ведущие в осенне-зимний сезон кочевой образ жизни. Вьюрковые, обитающие в горах, совершают сезонные вертикальные передвижения.

Несколько видов вьюрковых издавна используются как модельные виды при исследованиях разных биологических проблем и в природе, и в экспериментальных условиях. Помимо канарейки, т.е. одомашненного канарского канареечного вьюрка, в этих целях в США часто используют американского чижа и домового

вьюрка (мексиканскую чечевицу), а в Европе — зяблика, европейского канареечного вьюрка, а иногда также обыкновенную чечевицу, чижа, черноголового щегла, обыкновенную зеленушку и шура.

Недостаточно изученными остаются образ жизни, численность и распространение ряда редких видов вьюрковых, обитающих в тропических и горных лесах, высокогорьях и пустынях, особенно в Гималаях и Тибетском нагорье (весьма многочисленные виды чечевиц, несколько видов снегирей и дубоносов), а также в Африке (несколько десятков видов канареечных вьюрков) и на южноамериканском континенте (разнообразные чижи).

В силу разноплановости затрагиваемых в книге научных тем по отдельным аспектам годового цикла вьюрковых автор не мог претендовать на их достаточно полный анализ и был вынужден ограничиться изложением основных результатов исследований, выполненных преимущественно в последнее время. Этим частично объясняется и некоторая неравномерность, т.е. разная степень детализации изложения в отдельных разделах.

Автор выражает глубокую признательность коллегам — коллективу орнитологов — бывших и настоящих сотрудников петербургского Зоологического института РАН, с которыми на протяжении более 40 лет работы на Биологической станции «Рыбачий» этого института на Куршской косе в восточной Прибалтике, а также в самом институте и в разных экспедициях на пространствах бывшего СССР собраны многие материалы, излагаемые в книге. Автор также считает своим приятным долгом выразить благодарность московским орнитологам — сотрудникам Зоологического музея МГУ за любезное предоставление электронных версий самых последних монографий по фауне птиц мира и за плодотворное обсуждение новейших изменений в систематике и классификации птиц.

Глава 1. СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЬЮРКОВЫХ

1.1. Систематика и филогения вьюрковых

Среди всех существующих организмов класс птиц считается одним из наиболее изученных. Тем не менее, их происхождение, филогения и палеобиогеография являются предметом продолжительных и острых дебатов, которые значительно усилились в связи с использованием молекулярных данных. В наше время птицы становятся моделью для разработки методологии в изучении филогении животных (Sibley, Ahlquist, 1990; Cracraft, 2001; Курочкин, 2006).

Наибольшим разнообразием среди ныне живущих птиц обладает отряд воробьиных (воробьинообразных, или воробьеобразных, Passeriformes). Считается, что этот отряд состоит из приблизительно 5740 видов, или 59% от всех ныне живущих видов птиц, т.е. от 9672 видов в 2057 родах (Sibley, Monroe, 1990). Изменчивые в строении, экологии и поведении, воробьиные широко обитают во всех наземных биотопах всех континентов, кроме льдов Антарктиды. Благодаря огромному разнообразию, относительной легкости наблюдения и полевых исследований, включая коллектирование, они издавна привлекали внимание широкого круга биологов, от систематиков и эволюционистов до экологов и экспериментаторов. Однако обзоры (Sibley, Ahlquist, 1990; Barker et al., 2004; Паевский, 2013а, б; Коблик и др., 2014; Payevsky, 2014) показали всегда имевшиеся трудности систематики и классификации воробьиных. Ранг семейства у них до сих пор оказывается весьма неустойчивой, проблематичной категорией, явно недостаточно подкреплённой с филогенетических позиций (Коблик и др., 2014).

Статья американского орнитолога Р. Райкова (Raikow, 1986) со стимулирующим названием «Почему существует так много видов воробьиных птиц?» вызвала многочисленные отклики, и вскоре проблемы филогении и эволюции воробьиных стали очень популярными среди орнитологов. А в связи с быстрым прогрессом молекулярных методов исследований, а также с интенсивным развитием палеобиогеографического изучения птиц появилось много публикаций на тему их происхождения, адаптивной радиации и скорости диверсификации. Такая интенсификация изучения за последние 25 лет привела к новым идеям и радикальному пересмотру традиционных взглядов на эволюцию всех птиц, в том числе и вьюрковых.

В большинстве руководств по птицам, а также в работах по систематике и классификации птиц, и в XX веке, и в наши дни, указывается, что объем семейства вьюрковых исследован недостаточно, и по этой проблеме существуют разные, подчас весьма противоречивые взгляды (Sushkin, 1924; Дементьев, 1937; Шульпин, 1940; Tordoff, 1954; Stallcup, 1954; Wetmore, 1960; Поптенко, 1960; Bent, Austin, 1968; Sibley, 1970; Карташев, 1974; Sibley, Ahlquist, 1990; Sibley, Monroe, 1990;

Arnaiz-Villena et al., 2001; Yuri, Mindell, 2002; Zuccon et al., 2012; Паевский, 2014, 2015). Несмотря на существование самых разных мнений и свидетельств касательно отдельных родов и видов, как по морфологическим, так и по молекулярным данным, основные противоречия по поводу объема семейства заключались на уровне подсемейств. На протяжении всей истории систематики Fringillidae разными авторами в него включались, или же удалялись многие конусоклювые птицы и другие группы (или же часть их), а именно: овсянковые (Emberizidae), дарвиновы, или галапагосские вьюрки (Geospizidae), воробьи (рода *Passer*, *Petronia*, *Montifringilla* из ткачиковых, Ploceidae), дубоносы (род *Coccothraustes*), кардиналовые (Cardinalidae, или Pyrrhuloxiidae), гавайские цветочницы (Drepanididae), танагровые (Thraupidae), трупялы (Icteridae) и американские славковые, или лесные певуны (Parulidae). Соответственно, весь объем семейства Fringillidae мог колебаться от 137 видов (например, Бёме, Флинт, 1994) до 993 (Sibley, Ahlquist, 1990).

Положение осложняется и некоторыми семантическими трудностями. Слово “finch” по-английски и “fink” по-немецки обозначает не только собственно вьюрков, но также используется для более чем тысячи видов из других семейств: астрильдов (Estrildidae), ткачиков, кардиналов, дарвиновых вьюрков и некоторых овсянок. Это вынуждает англоязычных авторов называть семейство Fringillidae “true finches”, а немецкоязычных “eigentliche finken”, т.е. настоящие вьюрковые. В то же время американские овсянки из семейства Emberizidae по-английски называются “American sparrows”, т.е. американские воробьи, что иногда приводит к двусмысленному в наши дни утверждению в англоязычных научных статьях, о том, что воробьи — из семейства вьюрковых (например, Arnaiz-Villena et al., 1998, с. 1032).

1.1.1. Исторические вехи классификации вьюрковых до периода молекулярных исследований

В классификации птиц Аристотеля (4-й век до н.э.) упоминаются и насекомоядные, и растительноядные птицы, и в том числе вьюрковые. В дальнейшем были разные попытки систематизации птиц, включая вьюрковых, основанные на внешних различиях и сходстве в строении тела, в характере питания и в поведении. Это были публикации таких биологов, как Альдрованди, Белон, Рэй, Виллоуби, Бриссон, Кювье, Меррем, Нитцш, Темминк, Кабанис, Бонапарт, Гмелин, Ламарк, Бюффон (Карташев, 1974; Sibley, Ahlquist, 1990). Попытки построить классификацию птиц только на отдельных внешних признаках строения тела, например, на форме клюва и других явных морфологических отличиях, не приводили к значительному прогрессу в систематике птиц. Среди всех групп птиц существует много неродственных, но морфологически очень сходных экотипов на разных континентах, эволюционировавших путем конвергенции, а также родственных, но совершенно несхожих внешне видов, что всегда затрудняло построение естественной системы.

Новый этап биологической систематики, основанный на бинарной номенклатуре и соподчиненных таксономических категориях, начинается с работ Карла Линнея. В 10-м издании его знаменитого труда “Systema Naturae” (Linnaeus, 1758), с которого и начинается научная зоологическая номенклатура, а также в издании 1766 г. в классе птиц и отряде воробьиных (названном им Passeres) уже есть рода *Fringilla* и *Loxia* с 20 видами вьюрковых и двумя видами, относимых ныне к семейству вьюрковых, из родов *Emberiza* и *Tanagra*.

По данным обзоров (Карташев, 1974; Sibley, Ahlquist, 1990) после введения И. Иллигером (J.K.W. Illiger) в 1811 г. новой категории — семейства, появляется название Fringillidae Leach, 1820 для обозначения семейства вьюрковых. В классификации певчих птиц Северной Америки С. Бэйрда (S.F. Baird) в 1858 г. в семейство Fringillidae включены вьюрковые, американские овсянковые и дубоносы, а в списке птиц Г. Грея (G.R. Gray) в 1870 г. это семейство представлено вьюрковыми, воробьями, суторами (*Paradoxornis*) и некоторыми овсянками, наряду с соседними семействами Emberizidae, Ploceidae и Tanagridae. В работе по систематике птиц К. Сундеваля (C.J. Sundevall) в 1872 г. виды семейства вьюрковых были распределены среди 4 когорт и 21 подсемейства на основании многих внешних признаков строения тела: формы клюва, структуры языка, количества первостепенных маховых, формы крыльев, хвоста и ног. Классификация воробьиных А. Уоллеса (Wallace, 1874) основывалась только на структуре крыла, при этом вьюрковые попали в группу «танагроидных» с девятью первостепенными маховыми вместе с танагровыми, трясогузковыми, ласточками, трупиялами, свиристелями, американскими славковыми и гавайскими цветочницами. В обзоре существующих на то время классификаций птиц (Sclater, 1880) эта работа Уоллеса была жестко раскритикована, и, в частности, за размещение Fringillidae и Ploceidae в разных группах воробьиных, хотя они «едва ли различимы как семейства».

Популяризация эволюционного учения Чарльза Дарвина и развитие сравнительно-анатомических исследований в XIX веке, в особенности классические работы Э. Геккеля и Т. Гексли, привели к существенному прогрессу в систематике птиц. Важной точкой отсчета стал в эти годы многотомный «Каталог птиц Британского музея» Р. Шарпа (R.V. Sharpe), где были диагностированы семейства, подсемейства и рода. Первый том каталога появился в 1874 г., а в 12-м томе (Sharpe, 1888) вьюрковые, представленные 97 родами, были разделены на три подсемейства: Fringillinae (зяблики, часть родов из современных щеглиных Carduelinae, и воробьи), Emberizini (только овсянки) и Coccothraustinae (дубоносы, часть щеглиных, дарвиновы вьюрки и часть родов танагр). Однако при этом автором указывалось, что пока никто не предложил удовлетворительную классификацию Fringillidae, и что трудность состоит в том, что разные рода вьюрков и овсянок тесно связаны друг с другом, а выделение подсемейств почти невозможно. Шарп считал, что каждое подразделение этого семейства должно быть принято в большей степени на основе соглашения, нежели на основе структурных признаков, и было бы вполне возможным трактовать всё семейство как состоящее из одного большого

рода *Fringilla* со многими подродами. В серии публикаций Р. Риджвея по птицам Северной Америки подсемейства, предложенные Шарпом, были раскритикованы как «неестественные группы» и было предложено разделение вьюрковых на 18 групп: *Fringillae*, *Loxiae*, *Pyrrhulae*, *Coccothraustea* и т.д. (Ridgway, 1901).

В классических трудах XIX века по систематике птиц М. Фюрбрингера (Fürbringer, 1888) и Г. Гадова (Gadow, 1893), ряд положений которых сохранились и до наших дней, большинство воробьиных ошибочно считались близкородственными видами из-за морфологического сходства, и Фюрбрингер, рассматривая воробьиных как однородную группу в разделе “Pico-Passeres”, выделял только два их семейства: “Pseudoscines” и “Passeridae”. Гадов разделил кричащих воробьиных (suboscines) по анатомическим признакам на 3 группы, а среди певчих (oscines) он выделял 28 семейств, в том числе и вьюрковых.

В начале XX века всеобщее признание у европейских орнитологов получила система семейств и родов палеарктической орнитофауны Э. Хартерта. Семейство *Fringillidae* в этой классификации (Hartert, 1903) содержало 30 родов, в том числе овсянок и воробьев. В монографии о птицах мира М.А. Мензбира (1909) семейство вьюрковых признано близким к семейству овсянковых, с указанием существенных отличий этих групп в строении челюстей. При этом вьюрки и овсянки противопоставлены дубоносам по развитию носовых костей, которые у первых не заходят за переднюю границу глазниц. К вьюрковым, следуя за Шарпом, Мензбир относил и всех воробьев, а дубоносов выделял в отдельное семейство *Coccothraustidae*, в состав которого включал также зеленушек и кардиналов.

Значительный вклад в систематику вьюрковых внесли и исследования П.П. Сушкина. Первоначально им было выделено 4 группы вьюрковых по особенностям морфологии черепа: *Chrysomitris*, *Fringilla*, *Emberiza* и *Passer*. При этом он считал, что последняя группа с родами *Passer*, *Petronia*, *Carpodacus* и *Montifringilla* должна быть перенесена в семейство *Ploceidae* (Сушкин, 1923). В дальнейшем, по данным изучения признаков строения сирикса (вокального органа в основании трахеи), костного нёба и внешних признаков рогового нёба, Сушкин (Sushkin, 1924, 1925) пришел к выводу, что семейство *Fringillidae* состоит из трех больших разделов — *Cardueline*, *Passerine* и *Emberizine*. *Cardueline* могут быть разделены на три ветви: а) род *Fringilla*, б) рода кардиналовых *Richmondena*, *Cyanocompsa* и *Oryzoborus*, в) рода *Carduelis*, *Carpodacus* и *Coccothraustes*. При этом *Cardueline* в большей степени родственны группе *Ploceo-Passerine*, чем к *Emberizine*, а семейство гавайских цветочниц родственно вьюрковым, и особенно близко к *Cardueline* (Sushkin, 1929). В результате Сушкин в двух публикациях (Sushkin, 1924, 1925) предложил такую классификацию:

надсемейство *Fringilloidei*

семейства:

Fringillidae (подсемейства *Fringillinae*, *Carduelinae*, *Cardinalinae*)

Ploceidae (подсемейства *Passerinae*, *Viduinae*, *Ploceinae*)

Drepanididae

надсемейство Emberizoidei

семейства:

Icteridae

Coerebidae

Tanagridae

Emberizidae

При этом Сушкин делает несколько замечаний об отдельных родах вьюрковых, и в частности, о том, что *Loxia* — ничто иное, как адаптивно модифицированный чиж, а род *Leucosticte* не имеет ничего общего с родом *Montifringilla*, который принадлежит к подсемейству Passerinae (Sushkin, 1925).

Тщательные морфологические исследования черепа вьюрковых проведены и Г. Тордоффом (Tordoff, 1954). Наиболее консервативными признаками черепа он признал костное нёбо и чешуйчатую кость. В результате своих исследований Тордофф отнёс подсемейство Carduelinae к семейству Ploceidae, а в состав Fringillidae включил 3 подсемейства — кардиналов, танагр, включая в последних также рода *Coereba*, *Conirostrum* и *Ateleodacnis*, и собственно вьюрковых вместе с овсянками и дарвиновыми вьюрками.

К середине XX века, по мнению Э. Штреземанна (Stresemann, 1959), тщательно исследовавшего развитие всех аспектов систематики птиц, следовало признать, что истинная филогения никогда не может быть изучена, а классификация на её основе построена, и что сравнительные исследования потерпели неудачу после почти 200 лет усилий. Несмотря на такой пессимизм, с 1960-х гг. превалировал новый период дебатов по систематике птиц в связи с особыми концепциями и методиками анализа морфологических признаков, такими как кладистика и нумерическая таксономия. Однако наибольшую популярность среди орнитологов приобретает классификация птиц мира А. Уэтмора, прошедшая через 5 ревизий, начиная с 1930 г. В последней версии (Wetmore, 1960) указано, что отряд Passeriformes, представляющий много трудных проблем в логической систематизации, разделяется на четыре подотряда: ширококлювые, или рогоклювые (Eurylaimi), кричащие, или тиранновые (Tyranni), лирохвосты (Menurae) и певчие (Passeres) с 54 семействами, от жаворонков до вьюрковых. Сходное деление было принято и Э. Майром и Д. Амадоном (Mayr, Amadon, 1951), но с изменением объема подотряда певчих.

Система Уэтмора была принята Дж. Питерсом в «Списке птиц мира» (Peters, 1931-1986), но в заключительных томах, посвященных воробьиным, последовательность семейств Уэтмора по предложению Э. Штреземанна была заменена «Базельским порядком», одобренным на XI Международном орнитологическом конгрессе в 1954 г. Воробьиные там были представлены 38 семействами, среди которых в семейство овсянковых входили, кроме овсянок, кардиналовые и танагровые, а семейство вьюрковых соседствовало с семействами гавайских цветочниц, трупалов, астрильдов и ткачиковых.

В руководстве по птицам Советского Союза (Дементьев, Гладков, 1954), при краткой характеристике семейства вьюрковых к нему отнесены, наряду с настоящими вьюрковыми, кардиналовые и дарвиновы вьюрки. В монографии по систематике птиц (Карташев, 1974), после указания на то, что система семейства вьюрковых разработана слабо и структура его и объем четко не установлены, перечислены 4 подсемейства, объединяющие от 89 до 123 родов и от 414 до 468 видов: овсянковые, дарвиновы вьюрки, кардиналовые и настоящие вьюрковые. Та же система повторяется и в учебном пособии по орнитологии (Ильичев и др., 1982). В справочнике по мировой орнитофауне, в обзоре семейства вьюрковых (Ильичев, 1991) представлены те же подсемейства, кроме овсянковых, но указано, что вьюрковые близки к овсянкам и ткачиковым. Наконец, в объемном руководстве по птицам Западной Палеарктики (Cramp, Perrins, 1994), следуя списку голарктических видов (Voous, 1977), вьюрковые и овсянковые трактуются как отдельные семейства, но при этом указывается, что эти семейства близки настолько, что можно сформировать одно семейство с двумя подсемействами.

1.1.2. Родственные отношения вьюрковых по данным электрофореза белков

Исследования филогении птиц по данным электрофореза белков, определяющего их аминокислотную структуру и последовательность, начались уже 1960–1970-х гг. Результаты, касающиеся родственных отношений вьюрковых, с некоторой долей вероятности показали (Sibley, 1970), в частности, что род *Passer* отличается от семейства ткачиковых и может быть ближе к вьюрковым, и что род *Fringilla* — близкородственный к подсемейству щеглиных. У североамериканских вьюрковых, по данным электрофореза (Marten, Johnson, 1986) установлено, что среди всех исследованных родов к *Carduelis* наиболее близок *Loxia*, и что наибольший уровень видообразования среди щеглиных имел место от середины позднего плиоцена (4 миллиона лет назад) до середины плейстоцена (500 тысяч лет назад), но подвидовая сегрегация началась в позднем плейстоцене. Показано также, что *Loxia curvirostra* и *L. leucoptera* умеренно различны, а *Carduelis flammea* и *C. hornemanni exilipes* генетически сходны, и что филогения родов у щеглиных по данным электрофореза согласуется в основных чертах с тем, что установлено на основе миологии задних конечностей. Однако в целом работы по систематике птиц с помощью методов электрофореза и хроматографии не получили развития, поскольку в аминокислотной последовательности белков отражается менее, чем 10% генома.

1.1.3. Филогения и классификация вьюрковых по данным гибридизации ДНК–ДНК

Первые исследования филогении воробьиных птиц по молекулярным данным опубликованы уже в 1980-х гг. (например, Sibley, Ahlquist, 1982; Bledsoe, 1988).

Однако первая в истории систематики, весьма масштабная филогенетическая картина эволюции птиц по молекулярным данным появилась в капитальной монографии Чарльза Сибли и Йона Олквиста (Sibley, Ahlquist, 1990), где приведены результаты работы многочисленных сотрудников по гибридизации ДНК–ДНК от 1700 видов птиц из 168 семейства, при этом ДНК каждого вида скрещивали в серии с ДНК от 25 других видов. В целом были получены данные от 24 тысяч гибридизаций, использованные для построения филогении всех птиц. Авторы доказывали, что истинная филогения может быть установлена только через ДНК–ДНК гибридизацию, где степень родственных отношений выражается через градиент температур во время гибридизации. При построении филогенетических схем авторы приняли основные положения кладистики, и в частности, что ранг категории должен быть основан на времени её происхождения, и что сестринским группам должен быть установлен одинаковый ранг. Принципы субординации таксонов были установлены в соответствии со временем их исторического происхождения, что выражалось показателем дистанции гибридизации в виде $\Delta T_{50}H$, где T_{50} — температура в градусах Цельсия в идеальной нормализованной кумулятивной частоте распределения, при которой 50% всех потенциально гибридных одно-копийных ДНК-последовательностей находятся в гибридной форме, а 50% — разъединены. При этом $\Delta T_{50}H = 1.0$ соответствовало в эволюции 4,5 млн. лет, что калибровалось на основе эволюции воробьиных птиц, где показатель отряда $\Delta T_{50}H = 20–22$. Для построения дендрограмм Сибли и Олквист использовали специальные программы, одна из которых отображала и характер ветвления, и размах различий между таксонами, что выражалось в длине ветвей. Эта монография дала основу и точку отсчета для многочисленных последующих анализов эволюции птиц, и не в последнюю очередь воробьиных птиц, как в отношении исторических аспектов их становления, так и последующей диверсификации (Barraclough et al., 1995; Cardillo, 1999; Ericson et al., 2000, 2002, 2003; Craft, 2001; Irestedt et al., 2001; Ricklefs, 2003; 2006; Barker et al., 2004).

Данные в отношении филогении воробьиных позволили Сибли и Олквисту подтвердить традиционное разделение отряда воробьиных на два подотряда — *Tyranni* (*Suboscines*) для кричащих воробьиных и *Passeri* (*Oscines*) для певчих воробьиных. Эти две группы, помимо морфологических отличий, четко различались мерами расстояния ДНК–ДНК. При этом был сформирован парвотряд *Passerida*, куда входят три весьма больших надсемейства — *Passeroidea*, *Sylvioidea* и *Muscicapoidea*, и к первому из них относится семейство *Fringillidae*.

Классификация семейства вьюрковых, установленная Сибли и Олквистом по результатам гибридизации ДНК–ДНК, оказалась следующей:

Семейство *Fringillidae*, настоящие вьюрковые — 240 родов, 993 вида

Подсемейство *Peucedraminae*, оливковый певун — 1 род, 1 вид

Подсемейство *Fringillinae*, настоящие вьюрковые — 39 родов, 169 видов

Трибы

Fringillini, зяблики, юрок — 1 род, 3 вида

Carduelini, щеглы, чижи, клесты, чечётки, коноплянки, чечевицы, канареечные вьюрки, снегирины, зеленушки, дубоносы и т.д. — 20 родов, 136 видов

Drepanidini, гавайские цветочницы — 18 родов, 30 видов

Подсемейство Emberizinae, певчие Нового Света с 9-ю первостепенными маховыми — 200 родов, 823 вида

Трибы

Emberizini, овсянки — 32 рода, 156 видов

Parulini, лесные певуны — 25 родов, 115 видов

Cardinalini, кардиналы — 13 родов, 42 вида

Icterini, трупяловые — 26 родов, 97 видов

Thraupini, танагровые — 104 рода, 413 видов

В комментариях к этой классификации указано, что подсемейство Fringillinae возникло в Старом Свете, а Emberizinae — в Новом Свете, и что всё семейство вьюрковых — сестринская группа к кладе Nectariniidae-Passeridae (нектарницевых-воробьиных), а разделение этих клад произошло вероятно приблизительно 25–35 млн. лет назад (Sibley, Ahlquist, 1990).

Вскоре после большого успеха этих исследований стала появляться и критика по разным аспектам изложенной филогении, в том числе и в отряде воробьиных (Ericson, Johansson, 2003; Barker et al., 2004, и др.). Это дало основание считать, что и филогения по Сибли и Олквисту, и таксономия, частично основанная на ней (Sibley, Monroe, 1990), весьма проблематична. Э. Майр и В. Бок писали, что некоторые авторы приняли классификацию Sibley и Ahlquist, как стандартную, однако по многим противоречивым таксономическим решениям система Сибли и Олквиста не отвечает критериям стандартности и стабильности, она предварительна и полна неопределенностей (Mayr, Bock, 1994). В дальнейшем сходство между организмами, в том числе и данные по ДНК–ДНК гибридизации перестало считаться достаточной основой для установления генеалогии. Выявить на основе такой гибридизации эволюционно продвинутое сходство оказалось невозможным (Зеленков, 2013). В наше время работы по секвенированию как ядерного, так и митохондриального геномов, привели к радикальной ревизии традиционных взглядов на классификацию птиц и дали совершенно новую картину их филогенетических отношений (Hackett et al., 2008; Pacheco et al., 2011). Тем не менее, филогения и классификация воробьиных птиц с 42 семействами по Сибли и Олквисту стала основой для последующих анализов.

1.1.4. О составе и положении в системе так называемых «певчих воробьиных Нового Света с девятью первостепенными маховыми»

С XIX века количество первостепенных маховых перьев у воробьиных птиц стало рассматриваться как таксономический признак. Впервые группу “New

World 9-primaried oscines”, т.е. певчих воробьиных с девятью первостепенными маховыми (ПМ), в противоположность воробьиным с десятью ПМ, выделил А. Уоллес (Wallace, 1874). В группу с девятью ПМ Уоллесом были зачислены семейства ласточковых (Hirundinidae), трясогузковых (Motacillidae), свиристелевых (Bombycillidae), цветоедовых (Dicaeidae), американских цветочниц (Coccyzidae), лесных певунов, гавайских цветочниц, танагровых, трупияловых и вьюрковых, включая американских овсянковых. По данным гибридизации ДНК (Sibley, Ahlquist, 1990) эту группу выделяли как подсемейство Emberizinae, включая туда те же группы, перечисленные выше, кроме ласточковых, трясогузковых, свиристелевых и цветоедовых. Эти авторы назвали также всю эту группу вместе с рядом других птиц «кладой Fringillidae», и это привело к тому, что всё семейство Fringillidae многие стали называть «певчими воробьиными Нового Света с 9 ПМ», что в сущности неверно, поскольку, во-первых, Fringillidae произошли в Старом Свете, и во-вторых, такая структура крыла есть и у других семейств птиц.

Как уже обсуждалось ранее (Yuri, Mindell, 2002; Паевский, 2013а), несмотря на широкое использование термина “New World 9-primaried oscines” по сей день, ряд авторов при этом отмечают, что на самом деле все эти птицы имеют 10 ПМ, но 10-е (или 1-е, если считать маховые не центробежно, а центростремительно, от дистального по направлению к телу) редуцировано, иногда в очень большой степени. В связи с этим обсуждаемую группу более точно надо было бы называть «певчие воробьиные с девятью функциональными ПМ». Наиболее детально и всесторонне проблема рудиментарности одного из десяти ПМ была рассмотрена Б.К. Штегманом (Stegmann, 1962), показавшим, что ПМ на самом деле всегда 10, но одно из них может быть очень разной длины. У всех вьюрковых первое (= 10-е) ПМ крайне рудиментарно (рис. 2).

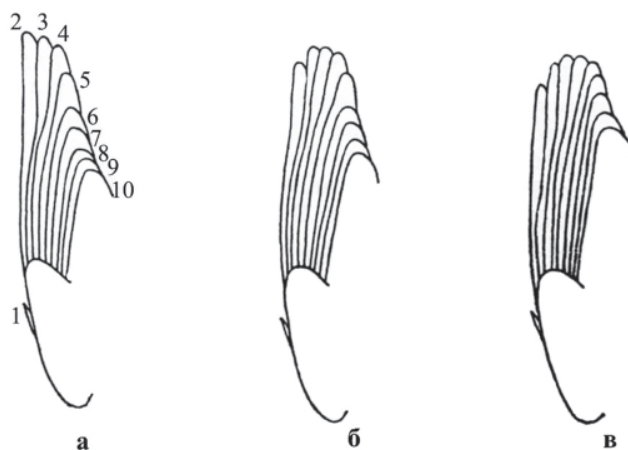


Рис. 2. Схема первостепенных маховых перьев вьюрковых птиц.

Нумерация перьев указана по подсчету от дистального по направлению к телу. а — краснокрылый чечевичник, б — обыкновенный снегирь, в — урагус (из: Stegmann, 1962, с изменениями).

К этому же выводу пришла и К. Холл (Hall, 2005) на основании исследования на 104 видах птиц. Она доказала, что при крайней степени рудиментарности 10-е ПМ (= 1-е при центростремительном подсчете) скрыто кроющим пером предыдущего (= последующего) махового, и только подняв последнее, можно его увидеть. Предположение о монофилии певчих Нового Света с девятью ПМ как раз и основано на отсутствии функционального 10-го ПМ (Sibley, Ahlquist, 1990). Однако поскольку рудиментарность этого пера имеется также и у ласточек, нектарниц, воробьев и белоглазок (*Zosteropidae*), этот признак не является доказательством монофилии (Yuri, Mindell, 2002).

1.1.5. Вопрос о степени родственных отношений вьюрковых и овсянковых

По традиционным морфологическим исследованиям вопрос этот, как следует из вышеизложенного, решался по-разному. Этим группам присваивали различные ранги – от ранга подсемейства и семейства до ранга надсемейства. Их морфологические различия широко известны. Тело вьюрковых в целом более массивно и коренасто, а клюв у большинства видов более крупный и сильный, чем у овсянок. Конёк надклювья у вьюрковых прямой или выпуклый, и ни у одного вида не бывает слегка вогнутым, как у некоторых овсянок. У овсянок, в отличие от вьюрковых, при закрытом клюве края середины надклювья и подклювья не соприкасаются, образуя щель, поскольку режущий край надклювья образует изгиб; нижнечелюстной угол развит у овсянок значительно сильнее, чем у вьюрковых. Морфологические отличия вьюрковых в строении рамфотеки заключаются в высоком аркообразном своде рогового нёба, целой системе нёбных валиков, разделенных глубокими бороздами. Основная их специализация шелушения семян заключается в заклинивании их в бороздах и способности взрезать их оболочки режущими краями подклювья (Некрасов, 1978). Однако этот вьюрковый способ обработки семян используется в несколько другой модификации и другими конусклювыми птицами — кардиналами, танаграми, некоторыми гавайскими цветочницами, некоторыми овсянками Нового Света и восточнопалеарктическими овсянками, в отличие от других овсянок Старого Света (Коблик, 1994а, 2007). Таким образом, среди овсянковых есть группы с разной морфологией рамфотеки, в том числе и похожие на вьюрковый тип строения и функции.

Результаты молекулярных исследований по обсуждаемому вопросу столь же неоднозначны. По данным ДНК–ДНК гибридизации овсянковые трактовались как подсемейство в составе вьюрковых (Sibley, Ahlquist, 1990). Данные по секвенированию митохондриального гена цитохрома *b* (Groth, 1998) подвергли сомнению отношения сестринских групп между вьюрками Старого Света и овсянковыми Нового Света (“sparrows”, т.е. воробьев в англоязычной трактовке), и показали, что с последними более тесно родственны подсемейства трясогузковых и воробьев Старого Света. В противоположность этому, последующие филогенетические молекулярные анализы, также по секвенированию митохондриальной

ДНК, привели к другим выводам. Так, анализ на 40 таксонах из группы певчих Нового Света с девятью ПМ подтвердил монофилию этой группы и поддержал отношения сестринских групп между вьюрковыми и кладой Emberizinae, содержащей овсянок Нового Света, лесных певунов, танагр и кардиналов (Klicka et al., 2000). Анализ, проведенный на 44 видах вьюрковых Старого и Нового Света (Yuri, Mindell, 2002), поддержал монофилию вьюрковых и двух его подсемейств, Fringillinae и Emberizinae, как сестринских групп. Этот анализ, кроме того, подтвердил, что вьюрковые произошли в Старом Свете. Подсемейства вьюрковых и овсянковых в семействе вьюрковых подтверждены и в другом молекулярном анализе (Liang et al., 2008). Молекулярное исследование филогении и классификации овсянок Старого Света (Alström et al., 2008) поддержало их монофилию, однако не нашло сестринских родственных связей с Emberizini Нового Света. Наконец, последние исследования (Barker et al., 2013; Cracraft, 2014) установили, что обширная группа певчих воробьиных Нового Света с девятью функциональными первостепенными маховыми, объединяющая, по мнению авторов, кроме овсянок еще 12 семейств и названная надсемейством Emberizoidea, является сестринской группой к семейству Fringillidae.

В связи с вопросом об отношениях вьюрковых и овсянковых необходимо упомянуть и вид особого систематического положения, сочетающего в себе признаки как овсянок, так и вьюрков, — чечевицу Пржевальского, *Urocynchramus pylzowi* Przevalski, 1876, обитателя гор на западе Китая. Эта птица с длинным ступенчатым хвостом, бурым с пестринами оперением, с розовыми горлом, грудью и брюхом у самцов, по общему облику похожа на урагуса, *Uragus sibiricus* (Pall.), отличаясь деталями структуры клюва, очень схожего с клювом овсянок рода *Emberiza* L. Однако самая главная особенность этого вида — хорошо развитое первое (или 10-е, при центробежном отсчете) первостепенное маховое, в отличие от крайне редуцированного у вьюрковых и овсянок. Этот вид относили и к вьюрковым, и к овсянкам, но еще в начале XX века в систематику было введено семейство Urocynchramidae с одним родом и одним этим видом (Domaniewski, 1918) что было поддержано впоследствии (Wolters, 1982), а теперь подтверждено и молекулярными исследованиями. Секвенирование митохондриального генома показало (Groth, 2000), что чечевица Пржевальского — не чечевица, и вообще не относится ни к вьюрковым, ни к овсянковым. Последующее исследование (Yang et al., 2006) подтвердило, что *Urocynchramus* не имеет филогенетических связей ни с *Carpodacus*, ни с *Uragus*, а также ни с Estrildidae, Ploceidae, и Prunellidae. Эти авторы предположили, что семейство Urocynchramidae столь же древнее, как и Fringillidae, или же древнее его.

1.1.6. Родственные связи гавайских цветочниц, Drepanidini

По разным источникам, сейчас признается от 28 до 33 видов в 16–20 родах гавайских цветочниц, эндемиков Гавайских островов. Исходно их было по крайней

мере 50 видов, поскольку 18 видов описаны по ископаемым остаткам. Считается, что многие виды вымерли еще до появления людей на островах (вначале полинезийцев, затем европейцев), 9 видов вымерли в историческое время, а сейчас не менее 8 видов пребывают на грани вымирания и лишь 9 видов сохраняют нормальную популяционную численность (Pratt et al., 2009).

Эта группа птиц демонстрирует одну из наиболее поразительных адаптивных радиаций у животных. Они характеризуются удивительным разнообразием типов клюва, от коротких, вьюрково-подобных клювов в родах *Psittirostra* Temm., *Melamprosops* Casey et Jac., *Loxioides* Oust. и *Ciridops* Newt., до клювов попугае-подобной формы у *Pseudonestor* Rotsch., и до длинных пищухо-подобных изогнутых клювов *Hemignathus* Licht. и *Drepanis* Temm (вкл. 12, 13). Такое разнообразие вынуждало прежних систематиков распределять гавайских цветочниц среди нескольких семейств воробьиных, от вьюрковых до цветоедовых и медососов (Meliphagidae). После многих лет морфологических анализов и сравнений стало ясно, что все виды гавайских цветочниц близко родственны друг другу, и что эволюция предкового вида в разных экологических нишах на 24 океанических островах в течение многих миллионов лет привела к очень широкой адаптивной радиации и современному многообразию (Amadon, 1950; Sibley, Ahlquist, 1982).

Предков и родственников гавайских цветочниц искали в разных группах птиц, сближая их с овсянками, танаграми, трупиалами, лесными певунами и американскими цветочницами. Первым, кто четко установил морфологическое сходство строения черепа между гавайскими цветочницами и вьюрковыми, был П.П. Сушкин; он предположил их ближайшее родство с подсемейством щеглиных, Carduelinae (Sushkin, 1929). Впоследствии это подтвердили своими морфологическими исследованиями У. Бок (Bock, 1960) и Р. Райков (Raikow, 1977). Райков заключил, что гавайские цветочницы произошли от единственного предкового вида-основателя из подсемейства щеглиных, похожего на современную цветочницу из рода *Psittirostra*, и что питание нектаром возникло на Гавайях конвергентно со схожими условиями возникновения этого в других семействах птиц. Схема предполагаемой адаптивной радиации гавайских цветочниц по занимаемым экологическим нишам отражена на рис. 3.

Однако существует и другая точка зрения. Результаты изучения строения рамфотеки и рогового нёба четырех видов семяядных гавайских цветочниц (*Loxioides bailleui*, *Chloridops kona*, *Rhodacanthis palmeri*, *Loxops coccinea*) показали отсутствие даже следов вьюрковой организации рогового нёба и далеко зашедшую адаптацию челюстного аппарата каждого из этих видов к узким трофическим нишам, что препятствует объединению гавайских цветочниц и вьюрковых в одно подсемейство, хотя и не противоречит существованию у них общего предка. Перестройка мощного конического клюва предка в тонкий серповидно изогнутый клюв питающихся нектаром видов кажется невероятной, и более приемлема версия происхождения от предка с неспециализированным челюстным аппаратом.



Рис. 3. Адаптивная радиация гавайских цветочниц (Drepanidini) по экологическим нишам (рис. Дугласа Пратта, с изменениями, из: Pratt et al., 2009).

1 — гипотетический предковый вид вьюрка, 2 — *Telespiza cantans*, 3 — *Loxioides bailleui*, 4 — *Chloridops kona*, 5 — *Rhodacanthis palmeri*, 6 — *Psittirostra psittacea*, 7 — *Dysmorodrepanis munroi*, 8 — *Ciridops anna*, 9 — *Palmeria dolei*, 10 — *Vestiaria coccinea*, 11 — *Himatione sanguinea*, 12 — *Drepanis pacifica*, 13 — *Magumma parva*, 14 — *Paroreomyza montana*, 15 — *Paroreomyza flammea*, 16 — *Chlorodrepanis virens*, 17 — *Chlorodrepanis stejnegeri*, 18 — *Loxops coccineus*, 19 — *Loxops caeruleirostris*, 20 — *Viridonia sagittirostris*, 21 — *Akialoa obscura*, 22 — *Manuceria mana*, 23 — *Oreomystis bairdi*, 24 — *Melamprosops phaeosoma*, 25 — *Hemignathus wilsoni*, 26 — *Hemignathus lucidus*, 27 — *Pseudonestor xanthophrys*.

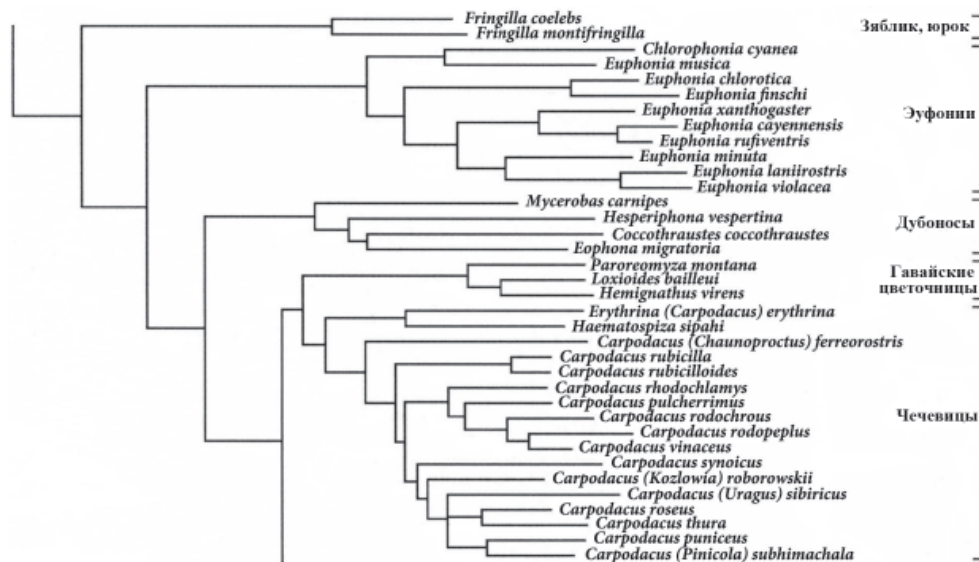


Рис. 4. Кладограмма родственных связей подсемейств Fringillinae, Euphoniinae и трех триб подсемейства Carduelinae (Coccothraustini, Drepanidini и Carpodacini) по комбинированным данным секвенирования ядерной и митохондриальной ДНК. Упрощенная схема кладограммы из: Zuccon et al., 2012, с изменениями.

В целом результаты сравнения рамфотеки гавайских цветочниц с таковой вьюрковых, кардиналов и галапагосских вьюрков отдали предпочтение трактовке их как отдельного семейства Drepanididae (Коблик, 1994б; Коблик и др., 2014).

По исследованиям электрофореза белков разные авторы получили противоречащие результаты о родстве гавайских цветочниц со щеглиными. По данным Ч. Сибли (Sibley, 1970) это родство было поддержано, тогда как другие (Johnson et al., 1989) заключили, что 9 исследованных видов гавайских цветочниц оказались генетически более сходными с двумя исследованными видами овсянок, нежели с двумя видами из подсемейства щеглиных. Однако результаты гибридизации ДНК на примерах сравнения ДНК от *Himatione sanguinea* Gm. с ДНК пяти видов щеглиных, а также зяблика и 21 вида из других групп птиц (от овсянок, кардиналов, танагр, трупялов до дроздов, славок и врановых) указали, что гавайские цветочницы имеют больше недавних общих предков с вьюрками Carduelinae, чем с любой другой изученной группой, и что эта дивергенция произошла в середине миоцена, 15–20 млн. лет назад (Sibley, Ahlquist, 1982).

Результаты секвенирования митохондриального генома позволили подтвердить близкое родство гавайских цветочниц с подсемейством щеглиных на уровне сестринских групп, а также на этом же уровне отношения между родом *Fringilla* и кладой, состоящей из щеглиных и гавайских цветочниц (Yugi, Mindell, 2002). Наконец, последние данные анализа на основе комбинации секвенирования ядер-

ного и митохондриального геномов (Lerner et al., 2011; Zuccon et al., 2012) показали, что на самом деле гавайские цветочницы — часть щеглиных, поскольку образуют кладу в пределах самих Carduelinae, и являются сестринской группой к азиатским видам чечевиц рода *Carpodacus* (рис. 4). Таким образом, самое близжайшее родство гавайских цветочниц с подсемейством щеглиных, о котором говорили уже в начале прошлого века, неоднократно подтверждается. Расхождения существуют лишь в оценках времени расщепления между гавайскими цветочницами и чечевицами: 15,7 (12,9–19,0) млн. лет назад (Tietze et al., 2013) и 7,24 млн. лет назад (Lerner et al., 2011).

1.1.7. Неотропические эуфонии — вьюрковые птицы

Птицы из двух родов эуфоний (*Euphonia* Desm., 1806, с 24 видами, и *Chlorophonia* Bonap., 1851, с 8 видами), несмотря на некоторые отличия от представителей танагровых, Thraupidae, традиционно причислялись к ним, поскольку при сходном общем облике и похожем способе питания, они, как танагры, отличаются ярким цветным оперением (вкл. 2). Молекулярные исследования родства танагровых (Burns, 1997) показало, что несколько традиционных родов танагр формируют кладу вне главной группы, что позволило исключить их из танагровых. Это вскоре было активно поддержано последующими анализами, которые привели к предположениям, что эуфонии являются сестринской группой либо к *Fringilla* (Yuri, Mindell, 2002), либо к Carduelinae и представляют собой весьма видоизмененную их форму, или же базальную радиацию, ранее не распознанную внутри клады певчих с девятью ПМ (Klicka et al., 2000), или же помещаются внутри Carduelinae (Ericson, Johansson, 2003). Масштабное исследование с помощью комбинации секвенирования ядерного и митохондриального геномов для выяснения родственных отношений внутри вьюрковых (Zuccon et al., 2012), при котором в анализ были включены 10 видов из южноамериканских представителей эуфоний, позволило доказать их родство с вьюрковыми, и идентифицировать три хорошо поддержанные клады на уровне подсемейств: Fringillinae, Euphoniinae и Carduelinae (рис. 4). Отличия эуфоний от других вьюрковых весьма значительны. Помимо различий в оперении, они в основном не семяноядны, а плодоядны, и выкармливают птенцов отрываемыми плодами и семенами, а гнезда их — с боковым входом, а не открытые, как у вьюрковых. Родство эуфоний с вьюрковыми некоторые исследователи считают труднообъяснимым и с биогеографических, и с морфологических позиций, и предполагают, что такой результат произошел из-за сбоя в работе по методическим причинам (Коблик и др., 2014). Тем не менее, присутствие такой южноамериканской тропической клады птиц в семействе вьюрковых, большинство представителей которых обитают в Старом Свете, может говорить, по-видимому, о происшедшей давно значительной межконтинентальной дисперсии и последующей радиации.

1.1.8. Филогения подсемейства щеглиных, *Carduelinae*

Подсемейство щеглиных — наиболее крупная группа (183 вида) настоящих вьюрковых птиц глобального распространения. Их филогения и филогеография в последние годы интенсивно изучаются молекулярными методами. Серия публикаций испанских биологов (Arnaiz-Villena с соавторами) за 1998–2014 гг., а также другие значительные работы (van den Elzen, 2000; Nguembock et al., 2009; Töpfer et al., 2011; Zuccon et al., 2012, Tietze et al., 2013) существенно изменили наши представления о филогении и классификации птиц этого подсемейства.

Филогенетический анализ 4-х групп видов, ранее относимых всех к одному роду *Carduelis* Brisson (щеглов, чижей, зеленушек и коноплянок), по данным секвенирования митохондриального гена цитохром *b* привел к выводу, что очень быстрое видообразование птиц этого подсемейства происходило в течение миоцена и плиоцена (9–2 млн. лет назад) и в северном, и в южном полушариях. Плейстоценовые же оледенения не играли ключевой роли в происхождении современного видового разнообразия, и могли быть важными лишь для образования подвидов (Arnaiz-Villena et al., 1998). По этим же данным североамериканские вьюрки этого рода должны называться не щеглами (“goldfinches”), а чижами (“siskins”), поскольку они имеют весьма отдаленное молекулярное сходство с европейским щеглом. Дальнейшие исследования этой группы птиц (Arnaiz-Villena et al., 2007b, 2012) позволили идентифицировать три отдельные и параллельные эволюционные радиации американских чижей, которых относили к роду *Carduelis*, произошедшие в последние 5 миллионов лет: (1) североамериканскую из *C. dominicensis* Bryant, *C. atriceps* (Salv.), *C. pinus* (Wils.), *C. pinus perplexus* (van Ross.) и *C. spinus* (L.), как их предка, (2) среднеамериканскую из *C. tristis* (L.), *C. psaltria* Say, *C. lawrencei* Cass., и (3) южноамериканскую из *C. atrata* d’Orb. et Lafr., *C. crassirostris* (Land.), *C. spinescens* (Bonap.), *C. cucullata* Swain., *C. yarelli* Audub., *C. magellanica* (Vieill.), *C. olivacea* (Berl. et Stolz.), *C. xanthogastra* (Du Bus), *C. barbata* (Mol.) и *C. notata* Du Bus. Все три радиации генетически связаны с коноплянкой и горной коноплянкой, *C. flavirostris* (L.), но их общий предок неизвестен. Эти авторы считают, что евразийский чиж *C. spinus* мог быть предком североамериканской радиации, т.к. он имеет отчетливое генетическое родство с некоторыми видами, и мог проникнуть в Америку через Берингию, затем в течение плиоцена достигнуть Антильских островов и эволюционировать в антильского чижа (*C. dominicensis*), который в свою очередь дал начало сосновому чижу (*C. pinus*) — сестринскому к *C. spinus*. Более того, считается, что *C. notata*, обитающий сейчас в горах Мексики, дал начало всей южноамериканской радиации около 3 миллионов лет назад. Полагают также, что этот процесс проходил под определяющим действием полового отбора (van den Elzen et al., 2001).

Не все работы по филогении чижей и их родственным отношениям давали однозначные результаты. Nguembock et al. (2009) в филогенетическом исследовании вьюрковых, основанном на данных от 5 генов (3 ядерных, 2 митохондриальных),

нашли, что евразийский чиж *C. spinus* не близко родственен североамериканским членам этого рода, а в большей степени родственен видам из родов *Acanthis* и *Loxia*. Они рекомендовали Классификационному комитету Южной Америки переместить все виды неотропических чижей, обитающих главным образом или исключительно в Южной Америке, в род *Sporagra*, являющийся наиболее старым названием для этой группы видов и предложили рассмотреть также вопрос о перемещении *C. psaltria* либо в род *Sporagra*, либо в род *Astragalinus*.

Zuccon et al. (2012), также основываясь на 5 генах (3 ядерных, 2 митохондриальных), нашли, что все виды чижей, включая евразийского и нескольких видов, предложенных для перемещения, как указано выше, в род *Sporagra* или *Astragalinus*, формируют достаточно хорошо поддержанную монофилетическую группу, и для нее предлагается старое родовое имя *Spinus* Koch. Выборка таксонов у Arnaiz-Villena et al. (2007b, 2008) в филогенетическом изучении *Carduelis sensu lato* была вполне достаточной, но количество данных, собранных в обеих работах (924 bp цитохрома b) было небольшим. В противоположность этому, Nguembock et al. (2009) и Zuccon et al. (2012) собрали гораздо больше данных, но в изученных выборках было значительно меньше видов чижей: у первых — только 2 из 8 видов, нативных для Северной Америки (*psaltria* и *xanthogastra*) и 6 южноамериканских, а у вторых — только 3 из 8 нативных североамериканских и 3 вида из Южной Америки.

Все обширные анализы по данным секвенирования митохондриальной и ядерной ДНК (Arnaiz-Villena et al., 2001, 2014; Zamora et al., 2006; Nguembock et al., 2009; Zuccon et al., 2012) установили, что три самых крупных рода подсемейства, *Carduelis*, *Carpodacus* и *Serinus* Koch (традиционно представляли до 70% всех видов) полифилетичны, и это весьма затрудняет интерпретацию их эволюции. Большая комплексная клада включает зеленушек с близкими монотипическими родами *Rhodospiza* Sharpe и *Rhynchostruthus* Scl. et Hartl., что было подтверждено впоследствии (Arnaiz-Villena et al., 2014), а также канареечных вьюрков, коноплянок, чечёток, клестов, щеглов и чижей (Zuccon et al., 2012; рис. 5). В результате было предложено (Nguembock et al., 2009, Zuccon et al., 2012) род *Carduelis* ограничить лишь двумя видами — щеглом (не считая отдельным видом седоголового щегла, *C. caniceps* Vig.), и лимонным вьюрком, *C. citrinella* (Pall.). Тесное родство *C. citrinella* и *C. carduelis* установлено и ранее (Zamora et al., 2006). Чижи, зеленушки, коноплянки и чечётки образуют отдельные клады (Zuccon et al., 2012), а поэтому для них предлагаются прежние родовые названия, для чижей — *Spinus* Koch, для зеленушек — *Chloris* Cuv., для коноплянок — *Linaria* Bechst., для чечеток — *Acanthis* Bork., что полностью согласуется с систематикой по традиционным морфологическим данным (Wolters, 1982). Однако южноамериканским чижам, хотя и по неоднозначным данным, как указано выше, решением Классификационного комитета птиц Южной Америки присвоено воскрешенное родовое имя *Sporagra* Reichen. (рис. 5). Следует заметить, что изучение строения полей конечного мозга вьюрковых обнаружило наиболее

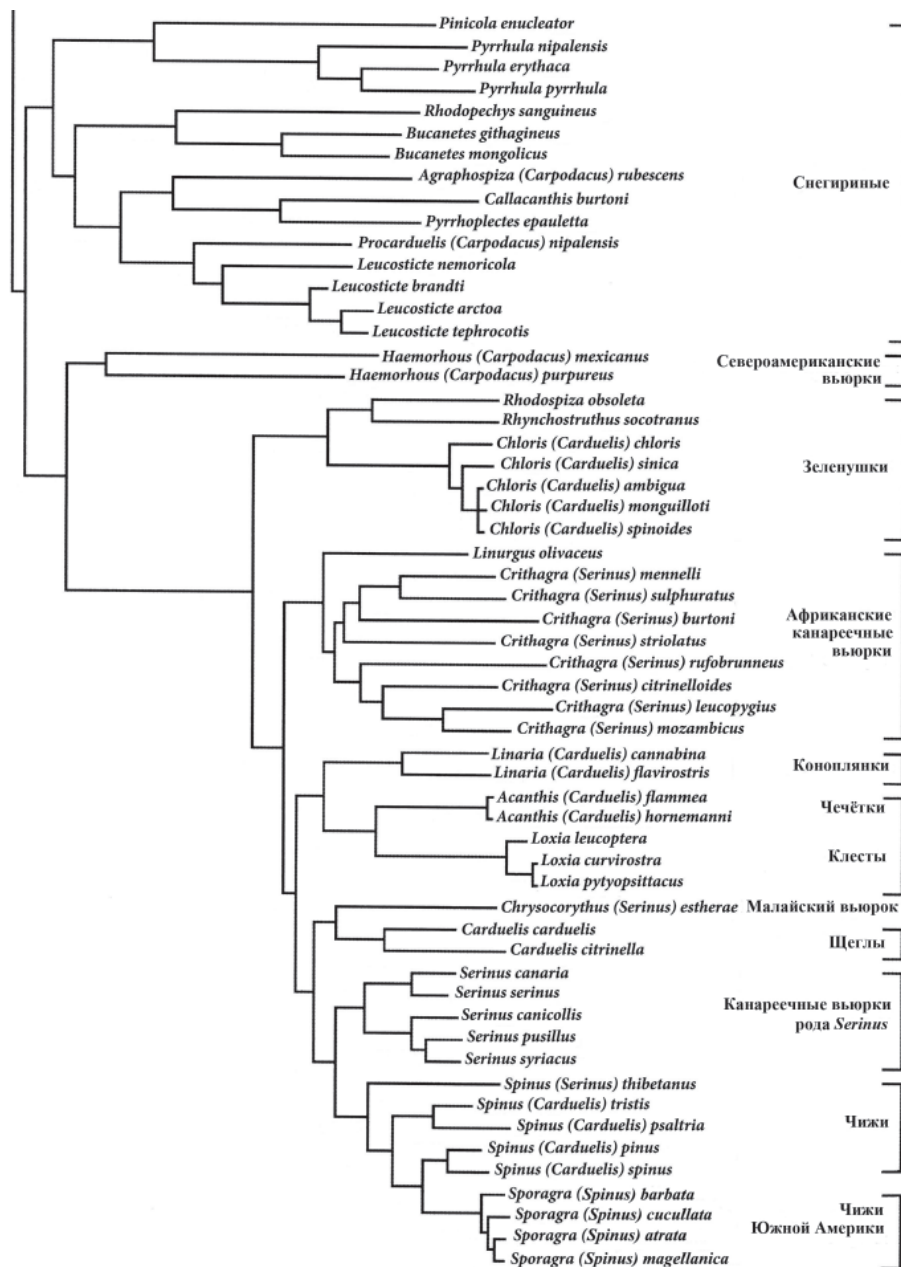


Рис. 5. Кладограмма родственных связей триб Pyrrhulini и Carduelini из подсемейства Carduelinae по комбинированным данным секвенирования ядерной и митохондриальной ДНК. Упрощенная схема кладограммы из: Zuccon et al., 2012, с изменениями, — продолжение кладограммы из рис. 4.

скоррелированные показатели у клеста, чечетки и зеленушки (Воронов, Константинов, 2015).

Родственные отношения по данным секвенирования митохондриального генома между разными родами подсемейства *Carduelinae* (Arnaiz-Villena et al., 2001) показали следующее. Клесты оказались близкородственны чечёткам, а щур не родственен клестам и чечевицам, как считали раньше, а скорее всего имеет общего предка со снегирями, дивергенция которых началась 11 миллионов лет назад; и то, и другое подтвердилось впоследствии (Zuccon et al., 2012; Arnaiz-Villena et al., 2014). Обыкновенного дубоноса вначале посчитали изолированной ветвью от всех изученных родов, однако в следующем исследовании (Arnaiz-Villena et al., 2007a) он предстал как ближайший родственник другим евразийским дубоносам (*Eophona* Gould и *Mycerobas* Cab.). Это же подтвердилось и по комбинации секвенирования ядерного и митохондриального геномов (Zuccon et al., 2012) — выше-названные дубоносы вместе с американским родом *Hesperiphona* Bonap. в пределах *Carduelinae* образуют хорошо очерченную кладу (рис. 4).

Систематика чечеток издавна представляет особый интерес для исследователей. Весьма широкая размерная изменчивость и изменчивость окраски оперения, во многих случаях не связанная с возрастом и полом, а также чрезвычайно выраженный блуждающий образ жизни, симпатричность в ряде областей и значительные колебания численности (см. также разделы 5.1, 5.2.1, 5.2.5) отличает их от других видов вьюрковых. Морфологическую вариабельность многие приписывают возможной гибридизации между таксонами. Доминирует мнение о существовании двух политипических видов чечеток: *Acanthis flammea* с подвидами *flammea*, *cabaret*, *islandica*, *rostrata*, и *A. hornemanni* с подвидами *hornemanni* и *exilipes*. При этом форму *cabaret* часто считают видом. Некоторыми выделяется и форма *holboelli*, отличающаяся от *flammea* размерами клюва. Изучение морфометрических показателей и вариаций цвета оперения чечеток приводили к следующим неоднозначным выводам: 1) *Acanthis flammea* и *A. hornemanni* — близкородственные виды с широкой зоной перекрытия ареалов, возможной гибридизацией и недостаточно совершенными механизмами изоляции (Лобков, 1979; Knox, 1988); 2) видовая специфика этих двух форм недостаточно обоснована, поскольку сходство морфологических критериев может быть результатом конвергентной эволюции (Herremans, 1990b); 3) эти два вида хорошо различаются по длине и ширине клюва, индексам клюва и заостренности крыла (Завьялов, Табачишин, 2006). Секвенирование митохондриального генома представителей всех подвидов показало, что фенотипически разные формы чечеток генетически не изолированы; предполагается, что гибридизация между формами с незавершенной изоляцией может препятствовать генетическим различиям (Seutin et al., 1995).

Коноплянки, со времени первоописания, в разное время и у разных авторов побывали в родах *Fringilla*, *Linaria*, *Linota*, *Acanthis*, *Cannabina* и *Carduelis*. Поскольку среди разных видов вьюрков, ранее относимых к роду *Carduelis*, как было указано выше, они образуют отдельную кладу (Zuccon et al., 2012), для них

было предложено воскрешенное родовое название *Linaria*, что было закреплено и в последнем списке отряда воробьиных птиц мира (Dickinson, Christidis, 2014). Однако йеменская и сомалийская коноплянки в этом списке отнесены к роду чечеток *Acanthis*, а среди подвидов обыкновенной коноплянки указаны семь форм, поскольку еще ряд описанных подвидов остаются дискуссионными. Результаты обработки коллекционных экземпляров этого вида позволили заключить, что обыкновенная коноплянка должна рассматриваться в объеме 10 географических рас (Редькин, Коновалова, 2005).

Чечевицы рода *Carpodacus* Каур – обширная группа видов Голарктики с большим разнообразием в Гималайском регионе, где обитают 19 из 25 видов, традиционно относимых к этому роду, и это свидетельствует в пользу этого региона как вероятного центра происхождения группы. Анализ родственных отношений видов чечевиц показал (Arnaiz-Villena et al., 2001), что большинство чечевиц ближе видам рода *Carduelis*, чем остальные вьюрковые. Высокогорная чечевица *C. rubicilloides* Przev. была определена в отношении к урагусу, или длиннохвостой чечевице, *Uragus sibiricus* (Pall.), как сестринский вид. Североамериканские виды чечевиц, *C. cassinii* Baird, *C. purpureus* (Gm.) и *C. mexicanus* Müll., в сравнении с евразийскими, *C. erythrinus* (Pall.), *C. roseus* (Pall.), *C. rubicilloides* Przev., *C. thura* Bonap. et Schl., *C. trifasciatus* Verr., оказались принадлежащими совсем к другой линии (Arnaiz-Villena et al., 2007a), что было подтверждено впоследствии, и находятся они в трибе Carduelini (Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013). Для них поэтому предлагается воскрешенное родовое имя *Haemorhous* Swainson, и называть их следует не чечевицами, а вьюрками — домовым, пурпурным и вьюрком Кассина (вкл. 14). По исследованиям родственных отношений видов этого рода и времени видообразования было выяснено (Smith et al., 2013), что *H. purpureus* и *H. cassinii* — сестринские таксоны, а *H. mexicanus* — сестринский к ним вместе. Эти авторы считают, что диверсификация в пределах рода *Haemorhous* происходила с позднего миоцена до плейстоцена.

К роду *Carpodacus*, по последним данным молекулярного анализа (Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013; Arnaiz-Villena et al., 2014) должны быть отнесены и урагус, и рододендровый щур *Pinicola subhimachala* (Hodg.), и чечевица Роборовского *Kozlowia roborowskii* Przev. Что же касается обыкновенной чечевицы, *C. erythrinus* (Pall.), то она по ряду признаков попадает вне основной клады чечевиц, и для неё предлагается прежнее родовое имя *Erythrina* Brehm (рис. 4).

По тем же молекулярным данным (Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013) к роду *Carpodacus* необходимо отнести и вымершего бонинского вьюрка *Chauvoproctus ferreorostris* (Vigors). Этого вьюрка впервые увидели на острове Титидзима (Бонинский архипелаг) в 1827 г., а описали в 1828 г. по двум особям (Sharpe, 1888). Вторично этот вид был описан побывавшем на этом острове Ф. Киттлицем (Kittlitz, 1830) под названием *Fringilla papa*. В наше время эту птицу в природе никто не встречал, а редкие коллекционные экземпляры есть в Санкт-Петербурге, Берлине, Лейдене, Лондоне и Нью-Йорке.

Реконструкция эволюции чечевиц по шкале расщепления линий во времени и по географическим регионам (Tietze et al., 2013) была проведена соответственно трём главным палеоклиматическим фазам: начало муссонной интенсивности в раннем миоцене, около 15–13 млн. лет назад; интенсификация индийских и юго-восточных муссонов одновременно с увеличивающейся аридностью внутренних частей Азии около 8—9 млн. лет назад; и дальнейшее усиление опустынивания в центральной Азии около 3 млн. лет назад. Считается, что эти фазы приблизительно соответствуют: (1) основному расщеплению предковой формы, (2) началу самой крупной радиации у *Carpodacus* и (3) расщеплению *C. pulcherrimus*/*C. waltoni*, *C. rhodochroa*/*C. verreauxii*, *C. formosanus*/*C. vinaceus*, *C. stoliczkae*/*C. synoicus*, и *C. dubius*/*C. thura*.

Ряд видов, принадлежащих к родам *Carpodacus*, *Rhodopechys* Cab. и *Leucosticte* Swain., и существующих в экстремальных условиях среды — в пустынях и высокогорьях, генетически отличаются от видов соответствующих родов, обитающих в других биотопах (Arnaiz-Villena et al., 2008). Так, род горных вьюрков *Leucosticte* содержит таксоны, адаптированные к холодному климату, обитающие в горах Алтая, Саян, Тянь-Шаня, Гималаев выше уровня леса, и в североамериканских скалах и тундрах. Топологическое положение *Leucosticte* по Zuccon et al. (2012) вполне совместимо с данными филогеографического анализа (Drovetski et al. 2009), который поддержал сестринское родство между североамериканским *Leucosticte tephrocotis* и азиатским *L. arctoa*. Оказалось, что по молекулярным данным (Zuccon et al., 2012; Tietze et al., 2013; Arnaiz-Villena et al., 2014) все горные вьюрки и краснокрылый чечевичник находятся в трибе снегириных (рис. 5; вкл. 8). Тонкоклювая чечевица *Carpodacus nipalensis* (Hodgs.) генетически резко отличается от других видов чечевиц и может быть переведена в монотипический воскрешенный род *Procarduelis* Blyth, а для чечевицы Блэнфорда, *Carpodacus rubescens* (Blanf.), принадлежащей также отдельной линии, предлагается монотипический род *Agraphospiza* gen.n., и оба этих рода и вида тоже принадлежат трибе снегирей Pyrrhulini. Называться они поэтому могут уже не чечевицами, а тонкоклювым вьюрком и вьюрком Блэнфорда (вкл. 7). По секвенированию митохондриального гена цитохром *b* сибирский и американский горные вьюрки, пустынный и монгольский пустынный снегири, а также тонкоклювый вьюрок и вьюрок Блэнфорда составляют одну филогенетическую группу вьюрков аридных зон. Несмотря на то, что эта группа включает виды, весьма различающиеся по морфологии, особенностям оперения, среде обитания и образу жизни, генетически все виды этих родов близки и могут быть помещены в трибу снегириных, Pyrrhulini (Arnaiz-Villena et al., 2014).

В род *Pyrrhula* ныне (Dickinson, Christidis, 2014) включают 7 видов: *P. nipalensis*, *P. leucogenis*, *P. aurantiaca*, *P. erythrocephala*, *P. erythaca*, *P. murina* и *P. pyrrhula*. В начале XX века по данным морфологии из признаваемых 16 форм этого рода также выделяли 7 видов и 3 “conspecies” с подвидами (Бианки, 1906), однако два из этих видов и один из conspecies сейчас многими считаются подвида-

ми *P. nipalensis waterstradii*, *P. pyrrhula griseiventris* и *P. pyrrhula cassinii*. В дальнейшем, в обстоятельном обзоре этого рода (Voous, 1949) признавалось 8 видов, поскольку к вышеперечисленным присоединяли и форму *griseiventris*. По поводу видовой самостоятельности этой формы, а также формы *cineracea* до сих пор существуют наиболее противоречивые мнения среди орнитологов. Разные взгляды на их статус существуют уже более 100 лет, и консенсус всё еще невозможен, что явствует из самых последних сводок. Одни считают их подвидами (Дементьев, 1937; Дементьев, Гладков, 1954; Гладков и др., 1964; Dickinson, 2003; Dickinson, Christidis, 2014), другие — видами (Степанян, 2003; Рябицев, 2014; Ивушкин, 2015), а иногда из них видом считали только форму *cineracea* (Иванов, 1976; Иванов, Штегман, 1978). В списке птиц России они имеют видовой статус как, соответственно, серый снегирь *Pyrrhula cinerea* (sic!) и уссурийский снегирь *P. griseiventris* (Коблик и др., 2006). Местообитания серого и обыкновенного снегиря в обширной зоне симпатрии в Южной Сибири почти не перекрываются, их акустические сигналы различны, хотя трофические связи и фенология весьма сходны (Дурнев, Ивушкин, 1991).

Весьма большое видовое разнообразие канареечных вьюрков рода *Serinus* Koch ограничено в распространении, за исключением трех видов, только Африкой и бассейном Средиземного моря. По данным секвенирования митохондриального ДНК цитохрома *b* от 20 видов птиц этого рода (Arnaiz-Villena et al., 1999) выяснено, что лишь около 4% генетического расхождения найдено среди разных видов, что свидетельствует о весьма быстрой радиации этой группы. Молекулярные данные в сочетании с географическим распространением и с размером тела позволили этим авторам сгруппировать изученные виды рода *Serinus* в пять групп: 1) средиземноморские: *S. canaria* (L.), *S. serinus* (L.), 2) африканские и азиатские среднего размера: *S. alario* (L.), *S. canicollis* (Swain.), *S. pusillus* (Pall.), 3) африканские мелкие: *S. mozambicus* Müll., *S. leucopygius* (Sund.), *S. atrogularis* (Smith), *S. citrinipectus* Clan. et Lawson, *S. dorsostratus* (Reich.), *S. citrinelloides* Rüpp., 4) африканские крупные: *S. sulphuratus* (L.), *S. albogularis* (Smith), *S. flaviventris* (Swain.), *S. gularis* (Smith), и 5) реликтовые: *S. thibetanus* (Hume), *S. striolatus* Rüpp. Последующий пересмотр систематики африканских видов и выделение у них трех линий (Nguembock et al., 2009) был раскритикован вследствие выявленной парафилетичности этих групп.

Несмотря на сходство оперения и морфологии, канареечные вьюрки Западной Палеарктики (*Serinus serinus*, *S. canaria*, *S. syriacus* и *S. pusillus*) не являются сестринской кладой к основной африканской радиации и формируют отдельную линию, которая содержит также два африканских вида, *Serinus canicollis* и *S. alario* (Arnaiz-Villena et al., 1999; Ryan et al., 2004). Это заключение было также поддержано в работе по морфологическому и поведенческому анализу (van den Elzen, Houry, 1999). В дальнейшем было показано (Zuccon et al., 2012), что род *Serinus* следует ограничить только шестью видами — *alario*, *canaria*, *canicollis*, *pusillus*, *serinus* и *syriacus* (вкл. 18), а для остальных, формирующих монофилети-

ческую кладу, предлагается воскрешенное родовое имя *Crithagra* Swain. (вкл. 16, 17). Что же касается *S. estherae* (Finch), обитающего в Индонезии и Филиппинах, то это изолированная линия, для которой предлагается также старое родовое название *Chrysocorythus* (рис. 5).

Морфологическое описание и молекулярный анализ отдельных островных популяций *Serinus canaria* установили, что несмотря на некоторые незначительные различия в длине клюва и массе тела, генетические дистанции были весьма небольшими, что привело к выводу о недавней колонизации этим видом Канарских о-вов (Dietzen et al., 2006).

Два вида, традиционно относимых к канареечным вьюркам — тибетский вьюрок, или тибетский чиж *Serinus thibetanus* (Hume) и пестрый вьюрок *S. striolatus* Rüpp., подлежат отдельному рассмотрению. Ранее (Arnaiz-Villena et al., 1999) они были признаны особыми линиями среди *Serinus* и было высказано предположение, что они могут быть наиболее древними среди канареечных вьюрков. В частности, тибетский вьюрок мог стать изолированным после гималайского горообразования около 5 млн. лет назад. Позже *S. striolatus* был отнесен к роду *Crithagra*, а *S. thibetanus* — к роду *Spinus* (Zuccon et al., 2012, рис. 5). Тем не менее другие, например Wolters (1982), относят тибетского вьюрка, на основании ряда весьма специфических черт, к собственному роду *Chionomitris* Wolters, 1979 (*Chionomitris* gen. nov. Тип: *Chrysomitris thibetana* Hume, Ibis 1872, p. 107).

1.1.9. Палеонтологические данные и проблемы происхождения и радиации вьюрковых

Воробьиные птицы, включая вьюрковых, морфологически представляют собой весьма гомогенную группу и исторически было принято, что воробьиные — монофилетическая группа. В наше время их монофилия хорошо обоснована, как по морфологическим (Raikow, 1982), так и по молекулярным основам (Sibley, Ahlquist, 1990). Тем не менее монофилетичность воробьиных — гипотеза подобно многим другим гипотезам филогении. Ключевым моментом прогресса в систематике за последнее время было осознание важности тестируемых гипотез монофилии (Raikow, Bledsoe, 2000). Внутри отряда воробьиных филогенетические отношения весьма запутаны, поскольку большинство эволюционных линий произошли путем очень быстрой радиации. В результате стремительной диверсификации не было возможности приобретения синапоморфий, что привело к неясно очерченным группам, затрудняющим реконструкцию филогении (Lanyon, 1988; Feduccia, 1995).

По вопросу возраста основной радиации воробьиных было много дебатов. Редкость палеонтологических материалов воробьиных из палеогена существенно затрудняет проблему. В ископаемых остатках олигоцена Европы найдены лишь части 6 экземпляров воробьиных (Olson, 1988; Vochenski et al., 2013). Бедность их ископаемых остатков из раннего третичного периода заставляла считать, что

они произошли позднее, чем другие птицы. Однако находки костей в Австралии, датированные эоценом (Boles, 1995), указывают, что в палеогене воробьиные уже были распространены в южном полушарии. Оценку возраста филогенетических линий птиц могут давать и молекулярные исследования при использовании модели молекулярных часов, предполагающей постоянную скорость мутаций в сравниваемых эволюционных линиях. Сейчас считается, что первые воробьиные произошли в южном полушарии в палеогене, возможно, в позднем палеоцене, около 60–55 млн. лет назад. Вполне возможно, что воробьиные развились из клады, состоящей из дятлов, ракш и кукушек (Johansson, Ericson, 2003).

Последующее распространение воробьиных шло одновременно с движением к северу южных континентов, бывших ранее частями Гондваны. Началась интенсивная адаптивная радиация вне Австралии и Новой Гвинеи. Певчие воробьиные возникли как сестринская группа к основным существовавшим линиям и проникли в Африку и Евразию, где происходила дальнейшая взрывная радиация новых эволюционных линий. При этом существовало широкое биогеографическое смещение, при котором северные формы проникали к югу, а южные — к северу (Ericson et al., 2003; Barker et al., 2004). Эволюция конусоклювых птиц, включая вьюрковых, по всей видимости, происходила одновременно с эволюцией травянистых растений из семейств злаковых, сложноцветных и крестоцветных, которые в настоящее время по числу видов — основные группы растительности на Земле. Большинство исследователей считает, что, например, злаки возникли в середине мелового периода, а их предками были лилейноподобные насекомоопыляемые формы. Расхождение эволюционных линий злаков, приспособленных к климату тропиков и умеренной зоны, относятся к палеогену и неогену (Белюченко, 2014), что в целом совпадает со временем радиации конусоклювых, и в частности, вьюрковых птиц. Питание семенами злаков, сложноцветных и крестоцветных, столь широко распространенных в разных биогеографических областях, несомненно сыграло важнейшую роль в радиации и распространении вьюрковых птиц.

1.1.10. Общие замечания о современных проблемах изучения филогении вьюрковых

Противоречивость представлений о родственных связях и путях исторического развития вьюрковых, как и других групп в отряде воробьиных, связана во многом с отсутствием явных отличительных признаков, очерчивающих специфические группы, и это согласуется с историей быстрой радиации и частого параллельного или конвергентного характера эволюции. В целях получения филогенетической реконструкции можно использовать разные признаки, и морфологические, и цитогенетические, и молекулярные. В наше время результаты изучения филогении по данным множества молекулярных исследований значительно расширили понимание эволюции вьюрковых. Однако, если история бы-

строй радиации (т.е. коротких междоузлий в филогенетическом дереве) затемняет родственные отношения, некоторые ветви дерева могут остаться слабо поддержанными, несмотря на увеличение количества исследованных таксонов. Известно, что до сих пор существуют значительные разногласия между разными специалистами — приверженцами молекулярных и классических морфологических подходов к построению филогений. Хотя результаты исследований морфологов и молекулярных биологов иногда совпадают, нередки случаи их полного расхождения. Обращение к кладистике связано именно с тем, что она дает возможность непосредственного сравнения морфологических и молекулярных данных (Balter, 1997).

Из существующих ныне методов филогенетического анализа, используемых чаще всего для реконструкции филогении в виде дерева (алгоритмы максимальной парсимонии, максимального правдоподобия и Байесова анализа) ни один не может быть назван совершенным, и поэтому их часто используют вместе. Получение этими методами несоответствующих результатов говорит о каких-то возможных системных ошибках (Лухтанов, 2013), например при выравнивании нуклеотидных последовательностей, на стадии определении гомологии признаков. В связи с этим существующая практика безоговорочной и немедленной ревизии систематических списков птиц отдельных регионов и стран, руководствуясь иногда самыми последними результатами молекулярных исследований, не всегда кажется оправданной.

Во многих публикациях по филогении вьюрковых, процитированных выше, при обсуждении полученных дендрограмм авторы дополняют свои рассуждения анализом разных морфологических, экологических и поведенческих признаков. По-видимому, в этом и может состоять дополнительная критическая оценка картины филогении, когда полученные результаты молекулярного изучения пытаются связать с данными по морфологии, биогеографии, и даже с акустическими особенностями видов. Система класса птиц, построенная в XIX веке на сравнительном изучении классических морфологических признаков, начиная с трудов М. Фюрбрингера и Г. Гадова, считалась надежно обоснованной надлежащей интерпретацией признаков анатомических структур (Юдин, 1978). Однако сначала филогенетическая картина эволюции по гибридизации ДНК–ДНК (раздел 1.1.3), а в последующем работы по секвенированию и ядерного, и митохондриального геномов, привели к новым взглядам на классификацию птиц и дали во многом другую картину их филогенетических связей (Hackett et al., 2008; Pacheco et al., 2011). Тем не менее регулярные попытки многих авторов молекулярных исследований обсуждать свой анализ с привлечением морфологических признаков изучаемых видов говорят о всё еще существующей ценности сравнительного изучения морфологии, хотя бы только на внутрисемейном уровне.

В плане этих рассуждений интересно сравнить некоторые результаты, полученные в свое время традиционными морфологическими исследованиями, с современными результатами по анализам ДНК. Наряду с некоторыми неожиданными

ми открытиями (доказательства принадлежности группы эуфоний к вьюрковым, близкородственные связи клестов и чечеток, признание тонкоклювой чечевицы и чечевицы Блэнфорда, а также всех горных вьюрков *Leucosticte* птицами из группы снегириных), есть и много случаев совпадения результатов морфологических и молекулярных анализов. Примерами подтверждения молекулярными данными прежних традиционных положений могут служить следующие: ближайшее родство гавайских цветочниц и чечевиц, особое положение в системе воробьиных птиц чечевицы Пржевальского, изъятие обыкновенной чечевицы из рода *Carpodacus* и помещение её в свой прежний род *Erythrina*, и, наконец, отдельные роды для чижей, зеленушек, коноплянок и чечёток вместо одного рода *Carduelis*.

Существующие разночтения в степени родства овсянковых и вьюрковых птиц (раздел 1.1.5) позволяют воздержаться от их объединения и считать вьюрковых и овсянковых отдельными семействами. В последнее время такая позиция нашла отражение во многих публикациях: (Dickinson, 2003; Sangster et al., 2010; del Hoyo et al., 2010; Crochet, Joynt, 2012; Barker et al., 2013; Cracraft, 2014; Dickinson, Christidis, 2014); а также в списке птиц Северной Америки в 2013 г. (<http://checklist.aou.org/taxa/>).

Что же касается неопровержимых доказательств родственных связей гавайских цветочниц и эуфоний с вьюрковыми, то эти результаты, разумеется, должны учитываться при представлении современной систематики семейства.

Из последних молекулярных исследований по родственным отношениям вьюрковых, помимо целой серии работ испанских иммунологов (Arnaiz-Villena с соавторами), наиболее значительной следует признать работу, выполненную при помощи комбинации ядерного и митохондриального секвенирования ДНК на 93 видах, представляющих все главные линии семейства (Zuccon et al., 2012). Результаты этого исследования отражены на рис. 4 и 5. Однако предлагаемая ниже полная картина классификации вьюрковых (разделы 1.2, 1.2.1) основана на нескольких публикациях с совпадающими результатами родственных связей на основе молекулярно-генетических анализов.

1.1.11. Проблема подвидов

Проблеме подвидов, или «географических рас», всегда уделялось особое внимание. В семействе вьюрковых, как и у всех птиц, есть и монотипические, и политипические виды. Как явствует из нижеследующего систематического каталога (раздел 1.2.1), из 218 видов вьюрковых мировой фауны 117 видов — монотипические и 101 вид — политипический. Наибольшее количество подвидов оказалось у клеста-еловика (20), зяблика (18), домового вьюрка (12), магелланова чижа (12), горной коноплянки (11), оранжевобрюхой эуфонии (11), щура (10), обыкновенного снегиря (10), обыкновенной зеленушки (10), черноголового щегла (10), мозамбикского канареечного вьюрка (10). Начиная с Чарльза Дарвина, считается, что широкоареальные виды в наибольшей степени политипические: «...наиболее про-

цветающие, или, как они могут быть названы, доминирующие виды — виды с широким ареалом, наиболее диффузные внутри ареала и наиболее богатые особями; они-то чаще всего дают начало хорошо выраженным разновидностям или, как я считаю их, зарождающимся видам» (Darwin, 1895, с. 40). На примере зяблика и клеста это действительно так, однако широко распространенные в Европе и Азии юрок и обыкновенный чиж (последний к тому же с отдельными частями разорванного ареала) не вписываются в эту концепцию, ибо они монотипичны. Подтверждением важности изолирующих барьеров в видообразовании служат гавайские цветочницы: из 33 их видов (раздел 1.2.1) только 5 разделены на подвиды.

Подвид, как таксономическая единица, имеет длинную и дискуссионную историю. В эволюционном аспекте подвид свидетельствует о дифференциации популяций в определенные периоды видообразования. Из разных типов внутривидовой изменчивости, наряду с полиморфизмом, а также возрастной и сезонной изменчивостью, наиболее существенной для эволюции является географическая изменчивость, проявляющаяся как в изолированных от других популяциях, так и при отсутствии каких-либо изолирующих барьеров. В первом случае большинство изолятов имеет четкие морфологические отличия и выделение подвидов не вызывает затруднений. Во втором случае популяции генетически не замкнуты и под влиянием условий среды обитания возникает клинальная изменчивость многих признаков, градиенты которых обычно не совпадают; поэтому выделение подвидов затруднительно. Однако многие случаи находятся в промежутке между этими крайними типами, поскольку изолирующие барьеры со временем нарушаются и образуются зоны вторичной интерградации. Выделение подвидов должно основываться на анализе географической изменчивости нескольких независимых признаков (Лоскот, 1986а).

По определению Э. Майра (Mayr, 1942), подвид представляет собой раннюю стадию, возможную для диагноза, через которую должен пройти биологический вид, т.е. есть определенную стадию в процессе аллопатрического видообразования, хотя из этого не следует, что любой подвид станет видом. Фенотипическая дивергенция при аллопатрии может быть результатом отбора, в том числе и полового отбора. Впервые категория подвида возникла в начале XIX века, и с тех пор количество подвидов в литературе росло лавинообразно. Подвиды вначале пытались трактовать как естественную категорию, которую можно воспринимать так же, как и вид, пренебрегая тем очевидным для биологов обстоятельством, что вид — единственный таксон, определение которого может быть дано в объективных терминах. Тем не менее, сама концепция вида до сих пор существует в нескольких формах — биологической, филогенетической (они основаны прежде всего на морфобиологических особенностях) и зоогеографической. Множество современных форм птиц, по мнению разных специалистов, трактовались либо как виды, либо как подвиды, а ряд форм объединялись в надвиды (Haffer, 1986; Панов, 1989). Например, шотландского клеста часто считали переходной формой между клестом-еловиком и сосновиком и рассматривали его как подвид того

или другого. Однако в Шотландии на протяжении 9 лет наблюдали симпатричное гнездование еловика и шотландского клеста и при этом ни разу не было отмечено гибридизации этих видов (Кпох, 1990).

В дальнейшем многочисленные обсуждения и критика концепции подвида были связаны с явным переизбытком подвидовых названий, в том числе и в орнитологии, многие из которых основывались на субъективных, слегка ощущаемых различиях в цветовых полутонах оперения и к тому же на крайне малых размерах выборки (Wilson, Brown, 1953). Майр, в частности, писал, что «...началась настоящая вакханалия подвидов, достигнув кульминации в работах таких авторов, как Mathews и Oberholser. Но даже более консервативные авторы, такие как Stresemann, Hartert, Grinnell и я, считали, что они делают серьезный вклад в систематику, давая название несущественно отличающейся популяции» (Mayr, 1982, с. 594). В истории орнитологии категория подвида стала иметь особое теоретическое значение при обсуждении видового критерия репродуктивной изоляции, пришедшего на смену морфологическому критерию. Однако таксономический статус изолированных популяций — трудный вопрос, не всегда решаемый ни гибридизацией, ни морфологическими и экологическими признаками. Постепенно критика самой концепции подвидов уступила мнению о важности эволюционного значения этой естественной категории, особенно в случае явных географических изолятов.

В последнее время в подвидовой диагностике стали применять и молекулярно-генетические анализы для определения валидности тех или иных подвидов. Однако и здесь некоторые увидели угрозу для систематики, а именно тенденцию неуправляемого удвоения числа видов птиц, если таксономисты будут бездумно следовать всем результатам исследования митохондриальной ДНК (Martin, 1996). Генетическая идентификация особей в комплексе с изучением морфологии, поведения и экологии, а также вокализации дает несравненно большие возможности определения статуса изучаемых форм. Кроме этого, с той же целью используются статистические приемы с целью минимизации субъективизма, и в частности, сплайновая регрессия, парные критерии и разные алгоритмы кластеризации. По-видимому, следует осторожно относиться лишь к попыткам выделения таксонов только на основании различий в вокализации. Так, изучение дискретных вокальных типов у клеста-еловика привело к появлению гипотезы, что номинативный подвид *Loxia c. curvirostra* в действительности состоит из группы криптических, вокально отличающихся и репродуктивно изолированных видов-двойников (Ede-laar, 2008).

1.2. Классификация, номенклатура и географическое распространение вьюрковых птиц

На основании всего вышеизложенного, с учетом результатов последних исследований и трактовок, можно представить такую нижеследующую современную классификацию вьюрковых. Именно эта классификация (с некоторыми незначи-

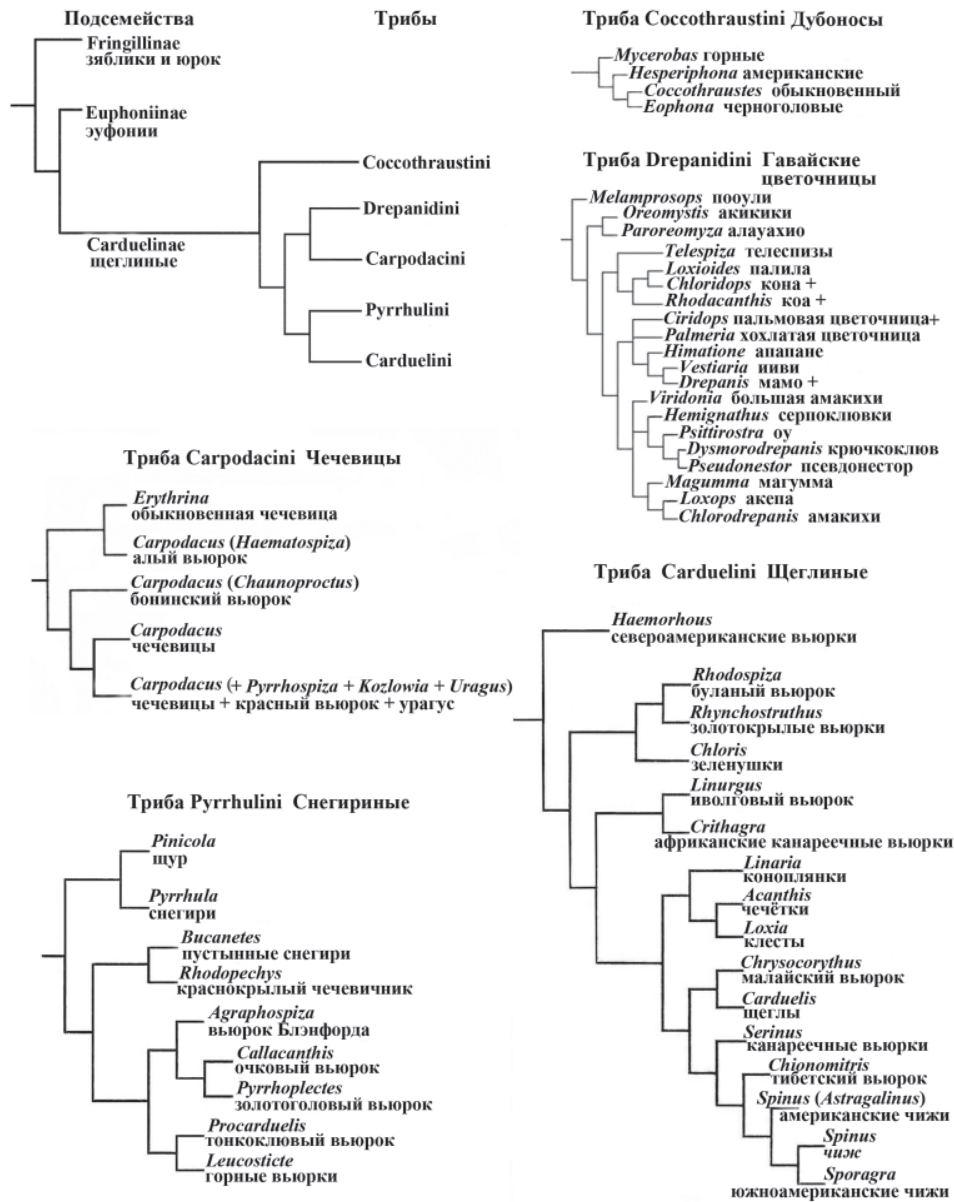


Рис. 6. Кладогаммы родственных связей подсемейств, триб и родов в семействе Fringillidae, составленные по совпадающим результатам нескольких молекулярно-генетических исследований (Groth, 2000; Yuri, Mindell, 2002; Arnaiz-Villena et al., 2007a; 2008; Nguembock et al., 2009; Lerner et al., 2011; Töpfer et al., 2011; Zuccon et al., 2012) и двух морфологических (Wolters, 1982; James, 2004). Знак + означает вымерший род гавайских цветочниц по: James, 2004.

тельными отличиями и вариацией в последовательности таксонов) предложена и в последнем списке отряда воробьиных птиц мира (Dickinson, Christidis, 2014).

Семейство Fringillidae Leach, 1820 — вьюрковые, 56 родов, 218 видов

Подсемейство Fringillinae Leach, 1820 — зяблики и юрок, 1 род, 3 вида

Подсемейство Euphoniinae Cabanis, 1847 — эуфонии, 2 рода, 32 вида

Подсемейство Carduelinae Vigors, 1825 — щеглиные вьюрковые и гавайские цветочницы, 53 рода, 183 вида

Триба Coccothraustini Swainson, 1831 — дубоносы, 4 рода, 9 видов

Триба Carpodacini Bonaparte, 1854 — чечевички, 2 рода, 25 видов

Триба Drepanidini Cabanis, 1847 — гавайские цветочницы, 22 рода, 33 вида

Триба Pyrrhulini Vigors, 1825 — снегири, пустынные снегири, щур, чечевичник, горные вьюрки, очковый, золотоголовый и тонкокловый вьюрки, 9 родов, 22 вида

Триба Carduelini Vigors, 1825 — щеглы, чижи, зеленушки, коноплянки, чечётки, клесты, буланный, иволговый, малайский и тибетский вьюрки, золотокрылые вьюрки, канареечные вьюрки, 16 родов, 94 вида

Схема филогенетических связей подсемейств, триб и родов в семействе вьюрковых по совпадающим результатам анализов отражена на рис. 6.

1.2.1. Систематический каталог вьюрковых

Нижеследующий систематический каталог семейства от подсемейств и триб до подвидов составлен на основании изучения сведений, изложенных во многих публикациях, обсуждаемых выше по результатам молекулярно-генетических исследований, а также в следующих сводках, монографиях и обзорах: Peters, 1931–1986; Дементьев, 1937; Дементьев, Гладков, 1954; Vaurie, 1959; Wolters, 1982; Cramp, Perrins, 1994; Dickinson, 2003; Dickinson, Christidis, 2014; Степанян, 2003; Pratt, 2005; Collar et al., 2010; Gill, Donsker, 2014; Паевский, 2014, 2015. Русские названия птиц приведены, за редкими исключениями, по двум изданиям: Бёме, Флинт, 1994; Коблик и др., 2006.

После названия рода и вида с указанием автора и года описания приведена ссылка в стандартной для такого каталога форме на соответствующую исходную публикацию с типовым таксоном. Номенклатурные термины использованы в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (2000), в частности: монотипия означает, что номинативный вид является его типовым видом (тип по монотипии), если номинативный таксон рода установлен только с одним первоначально включенным видом (статья Кодекса 68.3), а тавтономия — тождественное написание родового и видового названия одного из первоначально включенных в него видов (статья 68.4).

Синонимы («Син.»), иногда без указания автора и места публикации, даны или самые употребительные, которые встречаются в крупнейших сводках, или же

те, которые образовались в результате новейших исследований, повлекших переименования и переименования видов и родов. Некоторые очень редкие изменения систематического ранга и названий, выходящие за рамки вышеуказанных источников, отражают точку зрения автора. Последовательность перечисления подвидов (с указанием автора и года) приведена в основном по последней версии списка птиц мировой фауны (Gill, Donsker, 2014). По этому же списку приведены изменения в окончании видовых названий соответственно гендерного окончания родового названия при перемещении вида в другой род (хотя во многих случаях в этом списке и в других подобных списках данное правило не соблюдено вследствие особой трактовки правила приоритета).

Географическое распространение указано кратко, у политипических видов — отдельно для подвидов (при этом использованы следующие сокращения: в. — восточный, з. — западный, о. — остров, с. — северный, ц. — центральный, ю. — южный.). Знак † означает вымерший таксон.

Семейство **FRINGILLIDAE** Leach, 1820 — **ВЬЮРКОВЫЕ**

Подсемейство **Fringillinae** Leach, 1820 — **Зяблики и юрок**

Род **Fringilla** Linnaeus, 1758

Fringilla Linnaeus, 1758, Syst. Nat. (ed. 10) 1, p. 179. Тип, по тавтономии, *Fringilla coelebs* Linnaeus.

Fringilla coelebs Linnaeus, 1758. **Зяблик**. Chaffinch, or Common Chaffinch (вкл. 1)

Fringilla coelebs Linnaeus, 1758, Syst. Nat. (ed. 10) 1, p. 179. (Швеция).

F.c. coelebs Linnaeus, 1758: Европа без Британии, Крыма, ю.-з. Кавказа и Сардинии, Сев. Африка, з. и ц. Сибирь до Иркутска и Байкала. Завезен в Ю. Африку, Новую Зеландию и США.

F.c. gengleri O. Kleinschmidt, 1909: Британские о-ва.

F.c. solomkoi Menzbier et Sushkin, 1913: Крым, ю.-з. Кавказ.

F.c. balearica von Jordans, 1923: Испания и Балеарские о-ва.

F.c. tyrrhenica Schiebel, 1910: о. Корсика.

F.c. sarda Rapine, 1925: о. Сардиния.

F.c. schiebeli Stresemann, 1925: ю. Греция, Крит, з. Малая Азия.

F.c. syriaca Harrison, 1945: Кипр, ю.-в. Турция, с. Сирия, с. Ирак.

F.c. alexandrowi Zarudny, 1916: с. Иран.

F.c. transcaspicus Zarudny, 1916: Копетдаг.

F.c. caucasica Serebrowski, 1925: с. Кавказ, Закавказье, с. Турция, с.-з. Иран.

F.c. africana Levaillant, 1850: с. Африка до с.-з. Туниса.

F.c. spodiogenys Bonaparte, 1841: Тунис, с.-з. Ливия.

F.c. moreletti Pucheran, 1859: Азорские о-ва.

F.c. maderensis Sharpe, 1888: о. Мадейра.

F.c. palmae Tristram, 1889: о. Пальма.

F.c. ombriosa Hartert, 1913: о. Иерро.

F.c. canariensis Vieillot, 1817: о-ва Гран-Канария, Тенерифе и Гомера.

Fringilla teydea Webb, Berthelot et Moquin-Tandon, 1841. **Голубой зяблик**. Blue Chaffinch, or Teydefinch (вкл. 1)

Fringilla teydea Webb, Berthelot et Moquin-Tandon, 1841. Hist. Ptes Canaries, Ornith., 1836–42, p. 20, pl. 1.

F.t. teydea Webb, Berthelot et Moquin-Tandon, 1841: о. Тенерифе.

F.t. polatzeki Hartert, 1905: о. Гран-Канария.

Fringilla montifringilla Linnaeus, 1758. **Юрок**, или **Вьюрок**. Brambling (вкл. 1)

Fringilla montifringilla Linnaeus, 1758, Syst. Nat. (ed. 10) 1, p. 179. (Швеция).

С. Евразия от Скандинавии до Камчатки, к югу до ю. Норвегии и Швеции, Псковской, Московской, Нижегородской обл., в Сибири до Алтая, Саян, Забайкалья, Приамурья, Сахалина.

Подсемейство **Euphoniinae** Cabanis, 1847 — **Эуфонии**

Род ***Chlorophonia*** Bonaparte, 1851

Chlorophonia Bonaparte, 1851, Rev. Mag. Zool. (2)3, p. 137. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1855) *Tanagra viridis* Vieillot = *Pipra viridis* Vieillot.

Chlorophonia cyanocephala (Vieillot, 1819). **Синеголовая эуфония**. Golden-rumped Euphonia (вкл. 1)

*Tanagra aureata** Vieillot, 1819–1822, in Bonaterre et Vieillot, Tabl. Enc. Meth. Ornith., 2, p. 782.

[*О названии *cyanocephala* вместо *aureata* см. 7 Check-List AOU (1998). Виды *Chlorophonia* (*Euphonia*) *musica*, *C. (E.) cyanocephala* и *C. (E.) elegantissima* иногда рассматриваются как надвид Blue-hooded Euphonia. Он ближе *Chlorophonia*, чем к *Euphonia* (Zuccon et al., 2012)].

C.c. pelzelni Sclater, 1886: ю. Колумбия, з. Эквадор.

C.c. insignis Sclater et Salvin, 1877: ц. Эквадор.

C.c. cyanocephala (Vieillot, 1819): в. Колумбия, с. Венесуэла, Тринидад, Гайана, Перу, Боливия, ю.-в. Бразилия, с.-з. Аргентина, в. Парагвай.

Chlorophonia musica (Gmelin, 1789). **Антильская эуфония**. Antillean Euphonia (вкл. 2)

Pipra musica Gmelin, 1789, Syst. Nat. 1(2), p. 1004. (о. Эспаньола).

C.m. musica (Gmelin, 1789): о. Эспаньола.

C.m. sclateri (Sclater, 1854): Пуэрто-Рико.

C.m. flavifrons (Sparman, 1789): о. Малые Антильские.

Chlorophonia elegantissima (Bonaparte, 1838). **Элегантная эуфония**. Elegant, or blue-hooded Euphonia

Pipra elegantissima Bonaparte, 1838, Proc. Zool. Soc. London (1837), с. 112. (Мексика).

C.e. rileyi (van Rossem, 1942): с.-з. Мексика.

C.e. elegantissima (Bonaparte, 1838): ц. Мексика, Гондурас.

Chlorophonia cyanea (Thunberg, 1822). **Зеленый органист**. Blue-naped Chlorophonia (вкл. 1)

Pipra cyanea Thunberg, 1822, Mem. Acad. Imp. Sci. St. Petersburg, 8, p. 284. (Рио-де-Жанейро).

C.c. psittacina Bangs, 1902: с. Колумбия.

C.c. frontalis (Sclater, 1851): с. Венесуэла.

C.c. minuscula Hellmayr, 1922: с.-в. Венесуэла.

C.c. roraimae Salvin et Godman, 1884: ю. Венесуэла, с.-з. Бразилия, Гайана, з. Колумбия.

C.c. intensa Zimmer, 1943: з. Колумбия.

C.c. longipennis (Du Bus de Gisignies, 1855): з. Венесуэла, ц. Боливия.

C.c. cyanea (Thunberg, 1822): ю.-в. Бразилия, в. Парагвай, с.-в. Аргентина.

Chlorophonia pyrrhophrys (Sclater, 1851). **Чернобровый органист**. Chestnut-breasted Chlorophonia (вкл. 1)

Euphonia pyrrhophrys Sclater, 1851, in Jardine's Contrib. Ornith., 2, p. 89. (Колумбия).

З. Венесуэла, с. Колумбия, ц. Перу.

Chlorophonia flavirostris Sclater, 1861. **Ошейниковый органист**. Yellow-colored Chlorophonia

Chlorophonia flavirostris Sclater, 1861, Proc. Zool. Soc. London, p. 129. (Эквадор).

Ю.-з. Колумбия, с.-з. Эквадор.

Chlorophonia occipitalis (Du Bus de Gisignies, 1847). **Синешапочный органист**. Blue-crowned Chlorophonia (вкл. 2)

Euphonia occipitalis Du Bus de Gisignies, 1847, Esquisses Ornithol., livr. 3. (Мексика).

Ю.-в. Мексика, Никарагуа.

Chlorophonia callophrys (Cabanis, 1861). **Золотобровый органист**. Golden-browed Chlorophonia

Triglyphidia callophrys Cabanis, 1861, J. f. Ornithol. 8 (1860), p. 331. (Коста-Рика).

Коста-Рика, з. Панама.

Род *Euphonia* Desmarest, 1806

Euphonia Desmarest, 1806, Hist. Nat. Tangaras, Manakins, Todiers, livr. 10. Тип, по моно-типии, *Euphonia olivacea* Desmarest = *Euphonia minuta* Cabanis, 1849.

Euphonia jamaica (Linnaeus, 1766). **Ямайская эуфония**. Jamaican Euphonia
Fringilla jamaica Linnaeus, 1766, Syst. Nat. (ed. 12), 1, p. 323. (Ямайка).

О. Ямайка.

Euphonia plumbea Du Bus de Gisignies, 1855. **Свинцовая эуфония**. Plumbeous Euphonia

Euphonia plumbea Du Bus de Gisignies, 1855, Bull. Acad. Roy. Sci., Lettr. et Beaux-Arts de Belgique, 22(1), p. 156. (Брит. Гвиана).

Перу, Колумбия, Венесуэла, Гайана, Суринам, Фр. Гвиана, Бразилия.

Euphonia affinis (Lesson, 1842). **Кустарниковая эуфония**. Scrub Euphonia
Tanager (Euphonia) affinis Lesson, 1842, Rev. Zool. (Paris) 5, p. 175. (Никарагуа).

E.a. godmani Brewster, 1889: з. Мексика.

E.a. olmecorum Dickerman, 1981: ю. Мексика.

E.a. affinis (Lesson, 1842): от в. Мексики до Коста-Рики.

Euphonia luteicapilla (Cabanis, 1861). **Желтошапочная эуфония**. Yellow-crowned Euphonia

Phonasca luteicapilla Cabanis, 1861, J. f. Ornithol. 1860, 8, p. 332. (Коста-Рика).

В. Никарагуа, Коста-Рика, Панама.

Euphonia chlorotica (Linnaeus, 1766). **Пурпурногорлая эуфония**. Purple-throated Euphonia (вкл. 2)

Tanager chlorotica Linnaeus, 1766, Syst. Nat. (ed. 12), 1, p. 317. (Кайенна, Фр. Гвиана).

E.c. chlorotica (Linnaeus, 1766): Гайана, Фр. Гвиана, с. и с.-в. Бразилия.

E.c. synophora (Oberholser, 1918): в. Колумбия, ю. Венесуэла, с. Бразилия.

E.c. amazonica Parkes, 1969: ц. Бразилия.

E.c. taczanowskii Sclater, 1886: в. Перу, с. Боливия.

E.c. serrirostris d'Orbigny et Lafresnaye, 1837: от ю.-в. Боливии до Уругвая и ю. Бразилии.

Euphonia trinitatis Strickland, 1851. **Тринидадская эуфония**. Trinidad Euphonia
Euphonia trinitatis Strickland, 1851, Jardine's Contrib. Ornith., 1, p. 72. (Тринидад).

С. Колумбия, Венесуэла, о. Тринидад.

Euphonia concinna Sclater, 1855. **Бархатнолобая эуфония**. Velvet-fronted Euphonia

Euphonia concinna Sclater, 1855, Proc. Zool. Soc. London, 22 (1854), p. 98. (Богота).

Ц. Колумбия.

Euphonia saturata (Cabanis, 1861). **Оранжевошапочная эуфония**. Orange-crowned Euphonia

Phonasca saturata Cabanis, 1860, J. f. Ornith., 8, p. 336. (Колумбия).

З. Колумбия, з. Эквадор, с.-з. Перу.

Euphonia finschi Sclater et Salvin, 1877. **Эуфония Финша**. Finsch's Euphonia
Euphonia finschi Sclater and Salvin, Proc. Zool. Soc. London, 1877, p. 19. (Брит. Гвиана).
В. Венесуэла, Гайана, Суринам, Фр. Гвиана, с. Бразилия.

Euphonia violacea (Linnaeus, 1758). **Фиолетовая эуфония**. Violaceous Euphonia

Fringilla violacea Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 182. (Суринам).

E.v. rodwayi (Penard, 1919): Венесуэла, Тринидад.

E.v. violacea (Linnaeus, 1758): Гайана, Суринам, Фр. Гвиана, с. Бразилия.

E.v. aurantiicollis Bertoni, 1901: От в. Бразилии до Парагвая и с.-в. Аргентины.

Euphonia laniirostris D'Orbigny et Lafresnaye, 1837. **Толстоклювая эуфония**.
Thick-billed Euphonia (вкл. 2)

Euphonia laniirostris D'Orbigny et Lafresnaye, 1837, Mag. Zool. (Paris), 7 (2), p. 30. (Боливия).

E.l. laniirostris d'Orbigny et Lafresnaye, 1837: ю.-в. Перу, с. Боливия, ц. Бразилия.

E.l. crassirostris Sclater, 1857: от Коста-Рики до з. Венесуэлы.

E.l. melanura Sclater, 1851: в. Колумбия, в. Перу, с. ц. Бразилии.

E.l. hypoxantha von Berlepsch et Taczanowski, 1884: з. Эквадор, с.-з. Перу.

E.l. zopholega (Oberholser, 1918): в. Перу.

Euphonia hirundinacea Bonaparte, 1838. **Ласточковая эуфония**. Yellow-throated Euphonia

Euphonia hirundinacea Bonaparte, 1838, Proc. Zool. Soc. London, 5 (1837), p. 117. (Гватемала).

Син.: *Tanagra lauta lauta* Bangs et Penard, 1919.

E.h. suttoni Phillips, 1966: в. Мексика.

E.h. caribbaea Phillips, 1966: ю.-в. Мексика.

Euphonia chalybea (Mikan, 1825). **Зеленогорлая эуфония**. Green-throated Euphonia

Tanagra chalybea Mikan, 1825, De. Faun. Flor. Brasil., livr. 4, pl. 21, fig. 1, 2. (Бразилия).

Ю.в. Бразилия, в. Парагвай, с.-в. Аргентина.

Euphonia fulvicrissa Sclater, 1857. **Желтобрюхая эуфония**. Fulvous-vented Euphonia

Euphonia fulvicrissa P.L. Sclater, 1857, Proc. Zool. Soc. London, 24 (1856), p. 276. (? New Grenada).

E.f. fulvicrissa Sclater, 1857: Панама, с.-з. Колумбия.

E.f. omissa Hartert, 1913: ц. Колумбия.

E.f. purpurascens Hartert, 1901: ю.-з. Колумбия, с.-з. Эквадор.

Euphonia imitans (Hellmayr, 1936). **Венценосная эуфония**. Spot-crowned Euphonia

Tanagra imitans Hellmayr, 1936, Field Mus.Nat. Hist. Publ., Zool. Ser. 13, pt 9, p. 63. (Коста-Рика).

З. Коста-Рика, з. Панама.

Euphonia gouldi Sclater, 1857. **Оливковоспинная эуфония**. Olive-backed Euphonia

Euphonia gouldi P.L. Sclater, 1857, Proc. Zool. Soc. London, 25, p. 66. (Гватемала).

E.g. gouldi Sclater, 1857: от ю.-в. Мексики до Гондураса.

E.g. praetermissa (Peters, 1929): от в. Гондураса до Панамы.

Euphonia chrysopasta Sclater et Salvin, 1869. **Золотобрюхая эуфония**. Goldenbellied Euphonia

Euphonia chrysopasta P.L. Sclater et Salvin, 1869, Proc. Zool. Soc. London, p. 438. (Перу).

E.c. chrysopasta Sclater et Salvin, 1869: ю.в. Колумбия, Эквадор, Перу, з. Бразилия.

E.c. nitida (Penard, 1923): в. Колумбия, ю. Венесуэла, Суринам, Гайана, Фр. Гвиана, с. Бразилия.

Euphonia mesochrysa Salvadori, 1873. **Бронзовая эуфония**. Bronze-green Euphonia

Euphonia mesochrysa Salvadori, 1873, Atti R. Acad. Sci. Torino, 8, p. 193. (Колумбия).

E.m. mesochrysa Salvadori, 1873: ц. Колумбия, в. Эквадор.

E.m. media (Zimmer, 1943): с. Перу.

E.m. tavarae (Charman, 1925): ю.-в. Перу, ц. Боливия.

Euphonia minuta Cabanis, 1849. **Белобрюхая эуфония**. White-vented Euphonia

Euphonia minuta Cabanis, 1849, Schomburg, Reisen Brit. Guiana, 3, p. 671. (Гайана).

E.m. humilis Cabanis, 1860: от в. Мексики до з. Эквадора.

E.m. minuta Cabanis, 1849: Колумбия, ю. Венесуэла, Гайана, Суринам, Фр. Гвиана, в. Перу, з. Бразилия, ц. Боливия.

Euphonia annae Cassin, 1865. **Рыжешапочная эуфония**. Tawny-capped Euphonia

Euphonia annae Cassin, 1865, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, p. 172. (Коста Рика).

E.a. annae Cassin, 1865: з. Коста-Рика, з. Панама

E.a. rufivertex Salvin, 1866: з. Панама, с.-з. Колумбия.

Euphonia xanthogaster Sundevall, 1834. **Оранжевообрюхая эуфония**. Orangebellied Euphonia (вкл. 2)

Euphonia xanthogaster Sundevall, 1834, Vetensk. Akad. Handl., 1833, p. 310. (Бразилия).

E.x. oressinoma Olson, 1981: з. Панама, с.-з. Колумбия.

- E.x. chocoensis* Hellmayr, 1911: в. Панама, з. Колумбия, с.-з. Эквадор.
E.x. badissima Olson, 1981: с. Колумбия, с.-з. Венесуэла.
E.x. quitensis (Nelson, 1912): з. Эквадор, с.-з. Перу.
E.x. dilutior (Zimmer, 1943): ю.-в. Колумбия, с.-в. Перу.
E.x. cyanonota Parkes, 1969: з. и ц. Бразилия.
E.x. brunneifrons Chapman, 1901: ю.-в. Перу.
E.x. ruficeps d'Orbigny et Lafresnaye, 1837: з. Боливия.
E.x. brevirostris Bonaparte, 1851: в. Колумбия, в. Эквадор, в. Перу.
E.x. exsul Berlepsch, 1912: с.-в. Колумбия, с. Венесуэла, в. Бразилия.
E.x. xanthogaster Sundevall, 1834: в. Бразилия.

***Euphonia rufiventris* (Vieillot, 1819). Рыжебрюхая эуфония.** Rufous-bellied Euphonia

- Tanagra rufiventris* Vieillot, 1819, Nouv. Dict. Hist. Nat., nouv. ed., 32, p. 426. (Перу).
E.r. rufiventris (Vieillot, 1819): з. Амазония.
E.r. carnegiei Dickerman, 1988: ю. Венесуэла.

***Euphonia pectoralis* (Latham, 1801). Каштановобрюхая эуфония.** Chestnut-bellied Euphonia (вкл. 2)

- Pipra pectoralis* Latham, 1801, Index Ornith., suppl., p. **lvii**. (Бразилия).
 Ю.в. Бразилия, в. Парагвай, с.-в. Аргентина.

***Euphonia cayennensis* (Gmelin, 1789). Золотобокая эуфония.** Golden-sided Euphonia

- Tanagra cayennensis* Gmelin, 1789, Syst. Nat., 1(2), p. 894. (Фр. Гвиана).
 Венесуэла, Гайана, Суринам, Фр. Гвиана, с. Бразилия.

Подсемейство **Carduelinae** Vigors, 1825 — **Щеглиные**

Триба **Coccothraustini** Swainson, 1831 — **Дубоносы**

Род ***Mycerobas*** Cabanis, 1847

- Mycerobas* Cabanis, 1847, Archiv f. Naturg., 13 (1), p. 350. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1855) *Coccothraustes melanozanthos* Hodgson.

***Mycerobas icterioides* (Vigors, 1831). Чёрно-золотой дубонос.** Black-and-yellow Grosbeak (вкл. 3)

- Coccothraustes icterioides* Vigors, 1831, Proc. Zool. Soc. London, p. 8. (Гималаи).
 С.-з. Гималаи, с.-в. Афганистан.

***Mycerobas affinis* (Blyth, 1855). Ошейниковый дубонос.** Collared Grosbeak (вкл. 3)

- Hesperiphona affinis* Blyth, 1855, Journ. Asiat. Soc. Bengal, 24, p. 179. (Пенджаб).
 С.-з. Пакистан, Гималаи, Тибет, Мьянма, в Китае Юннань и Сычуань.

Mycerobas melanozanthos (Hodgson, 1836). **Пестрокрылый дубонос**. Spot-winged Grosbeak (вкл. 3)

Coccothraustes melanozanthos Hodgson, 1836, Asiatic Researches, 19, p. 150. (Непал).

С.-в. Пакистан, с.-в. Индия, Гималаи, с.-в. Мьянма, ю.-в. Китай, с. Вьетнам.

Mycerobas carnipes (Hodgson, 1836). **Арчовый дубонос**. White-winged Grosbeak (вкл. 3)

Coccothraustes carnipes Hodgson, 1836, Asiatic Researches, 19, p. 151. (Непал).

M.c. carnipes (Hodgson, 1836): с.-в. Афганистан, с. Пакистан, Гималаи, ц. Китай, с. Бирма.

M.c. speculigerus (J.F. Brandt, 1841): Иран, Туркмения, Таджикистан, ц. Афганистан, з. Пакистан.

M.c. merzbacheri Shalow, 1908: Памиро-Алай, Тянь-Шань, Синьцзян.

Род *Hesperiphona* Bonaparte, 1850

Hesperiphona Bonaparte, 1850, Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, 31, p. 424. Тип, по оригинальному обозначению, *Fringilla vespertina* Cooper.

Hesperiphona vespertina (W. Cooper, 1825). **Вечерний дубонос**. Evening Grosbeak (вкл. 4)

Fringilla vespertina W. Cooper, 1825, Ann. Lyc. Nat. Hist. New York, 1(2), p. 220. (Мичиган).

H.v. vespertina (W. Cooper, 1825): от ц. и в. Канады до с.-в. США.

H.v. brooksi (Grinnell, 1917): от з. Канады до ю.-з. США.

H.v. montana Ridgway, 1874: ю.-в. Аризона, з. и ю.-з. Мексика.

Hesperiphona abeillei (Lesson, 1839). **Капюшонный дубонос**. Hooded Grosbeak (вкл. 4)

Guiraca abeillei Lesson, 1839, Rev. Zool. (Paris), 2, p. 41. (Мексика).

H.a. pallida Nelson, 1928: с.-з. Мексика.

H.a. saturata Sutton et Burleigh, 1939: с.-в. Мексика

H.a. abeillei Lesson, 1839: ц. и ю. Мексика.

H.a. cobanensis Nelson, 1928: ю. Мексика и Гватемала.

Род *Coccothraustes* Brisson, 1760

Coccothraustes Brisson, 1760, Ornithologie, 1, p. 36. Тип, по тавтономии, “*coccothraustes*” = *Loxia coccothraustes* Linnaeus, 1758.

Coccothraustes coccothraustes (Linnaeus, 1758). **Обыкновенный дубонос**. Hawfinch (вкл. 4)

Loxia coccothraustes Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, p. 171. (Италия).

C.c. coccothraustes (Linnaeus, 1758): Европа, в Сибири к с. до 64–66° с.ш., с. Монголия, ц. и в. Азия.

- C.c. schulpini* Johansen, 1944: Дальний Восток России, с.-в. Китай, с. Корея.
C.c. buvryi Cabanis 1862: с.-з. Африка.
C.c. nigricans Buturlin, 1908: Кавказ, Крым, с.-в. Иран, Ближний Восток.
C.c. humii Sharpe, 1886: з. Тянь-Шань, Алайская горная система, Пакистан, с.-з. Индия.
C.c. japonicus Temminck et Schlegel, 1848: Сахалин, Итуруп, Кунашир, ю. Камчатка.

Род *Eophona* Gould, 1851

Eophona Gould, 1851, Birds Asia, pt. 3, pls 18–19. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1855) *Loxia melanura* Gmelin = *Eophona melanura migratoria* Hartert, 1903.

Eophona migratoria Hartert, 1903. **Малый черноголовый дубонос.** Yellow-billed, or Chinese Grosbeak (вкл. 4)

Eophona melanura migratoria Hartert, 1903, Vögel pal. Fauna, p. 59. (Южное Уссури).

E.m. migratoria Hartert, 1903: в. Забайкалье, с.-в. Китай, ср. Амур и Уссури, Корея, ю.-в. Азия.

E.m. sowerbyi (Riley, 1915): ц. и в. Китай.

Eophona personata (Temminck et Schlegel, 1848). **Большой черноголовый дубонос.** Japanese Grosbeak (вкл. 4)

Coccothraustes personatus Temminck et Schlegel, 1848, in Siebold Fauna Japonica, Aves, p. 91. (Япония).

E.p. personata (Temminck et Schlegel, 1848): Япония, о. Кунашир.

E.p. magnirostris Hartert, 1896: Дальний Восток России, Китай, Корея.

Триба *Carpodacini* Bonaparte, 1854 — **Чечевицы**Род *Erythrina* Brehm, 1829

Erythrina Brehm, 1828, Isis von Oken, 21, col. 1276. Тип, по монотипии, *Erythrina albifrons* Brehm = *E. erythrina*.

Erythrina erythrina (Pallas, 1770). **Обыкновенная чечевица.** Common Rosefinch (вкл. 10)

Loxia erythrina Pallas, 1770, Nov. Comm. Acad. Sci. Petrop., 14, pt.1, p. 587. (р. Волга и Самара).

E.e. erythrina (Pallas, 1770): с., ц. и в. Европа, Сибирь до басс. Лены и Колымы, Индия.

E.e. grebnitskii (Stejneger, 1885): в. Сибирь, с. Монголия, с.-в. Китай, Корея.

E.e. kubanensis (Laubmann, 1915): Балканы, Кавказ, Турция, Туркмения, с. Иран.

E.e. ferghanensis Kozlova, 1939): Афганистан, Пакистан, з. Гималаи, з. Китай.

E.e. roseatus (Blyth, 1842): от ц. и в. Гималаев до ц. и ю. Китая.

Род *Carpodacus* Каур, 1829

Carpodacus Каур, 1829, Skizz. Entw. Nat. Syst., 1, p. 161. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1842) *Fringilla rosea* Pallas.

Carpodacus sipahi (Hodgson, 1836). **Алый вьюрок**. Scarlet Finch (вкл. 11)

Corythus sipahi Hodgson, 1836, Asiatic Researches, 19, p. 151. (Непал).

Син. *Haematospiza sipahi* (Hodgson, 1836), *Erythrina sipahi*.

Гималаи, Мьянма, Таиланд, с.-з. Индокитай.

† ***Carpodacus ferreorostris*** (Vigors, 1829). **Бонинский вьюрок**. Bonin Grosbeak.

Coccothraustes ferreorostris Vigors, 1829, Zool. Journ., 4, p.354. (Бонинские о-ва).

Син. *Chaunoproctus ferreorostris* (Vigors, 1829), *Fringilla papa* (Kittlitz, 1830).

Carpodacus rubicilloides Przewalski, 1876. **Высокогорная чечевица**. Streaked Rosefinch

Carpodacus rubicilloides Przewalski, 1876, in: Монголия и страна тангутов, 2, с. 90. (Кансу).

C.r. rubicilloides Przewalski, 1876: от в. Тибета до ц. и ю. Китая.

C.r. lucifer R et A. Meinertzhagen, 1926: ю. Тибет, Гималаи.

Carpodacus rubicilla (Güldenstädt, 1775). **Большая чечевица**. Great Rosefinch (вкл. 9)

Loxia rubicilla Güldenstädt, 1775, Nov. Comm. Acad. Sci. Petrop., 19, p. 464. (Кавказ).

C.r. rubicilla (Güldenstädt, 1775): ц. и в. Кавказ.

C.r. diabolicus (Koelz, 1939): Таджикистан, с.-в. Афганистан.

C.r. kobdensis (Sushkin, 1925): Саяны, з. Монголия, с.-з. Китай.

C.r. severtzovi Sharpe, 1886: в. Казахстан, Таджикистан, з. Китай, с. Пакистан, Гималаи.

Carpodacus grandis Blyth, 1849. **Розовая чечевица**. Blyth's Rosefinch

Carpodacus grandis Blyth, 1849, Journ. Asiat. Soc. Bengal, 18, p. 810. (Симла).

Памиро-Алай, Тянь-Шань, от с.-з. Афганистана и з. Пакистана через з. Гималаи к Ладаку.

Син. *Erythrina rhodochlamys grandis*

Carpodacus rhodochlamys (Brandt, 1843). **Арчовая чечевица**. Red-mantled Rosefinch (вкл. 9)

Pyrhula (Corythus) rhodochlamys Brandt, 1843, Bull. Acad. Imp. Sci., St. Petersburg, Phys.-Math., 1, col. 363. (Тарбагатай).

Алтай, Тарбагатай, Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Куньлунь.

Син. *Erythrina rhodochlamys*

Carpodacus pulcherrimus (Moore, 1856). **Гималайская красивая чечевица**. Himalayan beautiful Rosefinch (вкл. 10)

Propasser pulcherrimus Moore, 1856, Proc. Zool. Soc. London 1855, p. 216. (Непал).

C.p. pulcherrimus (Moore, 1856): ц. и в. Гималаи.

C.p. argyrophrys Berlioz, 1929: ю. Монголия, з. и ц. Китай.

***Carpodacus davidianus* Milne-Edwards, 1865. Китайская красивая чечевица.**
Chinese beautiful Rosefinch

Carpodacus davidianus Milne-Edwards, 1865, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris), 1, bull., p. 19. (Монголия).

В. ц. Китая.

***Carpodacus waltoni* (Sharpe, 1905). Краснопоясничная чечевица.** Pink-rumped Rosefinch (вкл. 11)

Propasser waltoni Sharpe, 1905, Bull. Brit. Ornith. Club, 15, p. 95. (ю. Тибет).

Син. *Carpodacus eos* (Stresemann, 1930).

C.w. waltoni (Sharpe, 1905): ю.-в. Тибет, с.-в. Индия.

C.w. eos (Stresemann, 1930): з. Китай.

***Carpodacus rodochrous* (Vigors, 1831). Краснобровая чечевица.** Pink-browed Rosefinch (вкл. 11)

Fringilla rodochroa Vigors, 1831, Proc. Committee Sci. Zool. Soc. London, p. 23. (Гималаи).

С.-в. и ц. Гималаи.

***Carpodacus edwardsii* Verreaux, 1871. Чечевица Эдвардса.** Dark-rumped Rosefinch (вкл. 11)

Carpodacus edwardsii Verreaux, 1871, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris), 1870, 6, bull., p. 39. (Тибет).

C.e. edwardsii Verreaux, 1871: ю. ц. Китая.

C.e. rubicundus (Greenway, 1933): в. Гималаи, ю.-в. Тибет, с. Мьянма.

***Carpodacus rodopeplus* (Vigors, 1831). Пятнистая чечевица.** Spot-winged Rosefinch (вкл. 10)

Fringilla rodopepla Vigors, 1831, Proc. Committee Sci. Zool. Soc. London, p. 23. (Гималаи).

Гималаи от с. Индии до ю. Тибета.

***Carpodacus verreauxii* (David et Oustalet, 1877). Чечевица Шарпа.** Sharpe's Rosefinch

Propasser verreauxii David and Oustalet, 1877, Oiseaux Chine, p. 355. (в. Сиканг).

Ю.-з. Китай, с.-в. Мьянма.

***Carpodacus vinaceus* Verreaux, 1871. Винно-красная чечевица.** Vinaceous Rosefinch (вкл. 10)

Carpodacus vinaceus Verreaux, 1871, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris), 1870, 6, bull., p. 39. (Тибет).

Непал, с. Индия, ц. и ю. Китай, с. Мьянма.

Carpodacus formosanus Ogilvie-Grant, 1911. **Тайваньская чечевица.** Taiwan Rosefinch

Carpodacus formosanus Ogilvie-Grant, 1911, Bull. Brit. Ornith. Club, 27, p. 51. (Тайвань).
Горы Тайваня.

Carpodacus synoicus (Temminck, 1825). **Синайская чечевица.** Sinai Rosefinch (вкл. 9)

Pyrhula synoica Temminck, 1825, Pl., Col., livr. 63, pl. 375. (Синай).
С.-в. Египет, Израиль, Иордания, з. Саудовская Аравия.

Carpodacus stoliczkae (Hume, 1874). **Бледная чечевица.** Pale Rosefinch
Propasser stoliczkae Hume, 1874, Stray Feathers, 2, p. 523. (з. Куньлунь).

C.s. salimalii (Meinertzhagen, 1938): ц. Афганистан.
C.s. stoliczkae (Hume, 1874): з. Китай.
C.s. beicki (Stresemann, 1930): ц. Китай.

Carpodacus roborowskii (Przewalski, 1887). **Чечевица Роборовского.** Roborowski's Rosefinch

Leucosticte roborowskii Przewalski, 1887, Записки импер. Акад. наук, 55, с. 88. (Тибет, Шань).

Син. *Kozlowia roborowskii* (Przewalski, 1887).
Гималаи, до ц. Китая.

Carpodacus sibiricus (Pallas, 1773). **Урагус.** Long-tailed Rosefinch (вкл. 9)

Loxia sibirica Pallas, 1773, Reise versch. Prov. Russ. Reichs, 2, p. 711. (ю. Сибирь).
Син. *Uragus sibiricus* (Pallas, 1773).

C.s. sibiricus (Pallas, 1773): ю.-з. и ц. Сибирь, до ю. Алтая, в. Казахстан, с. Монголия, с. ц. Китая.

C.s. ussuriensis (Buturlin, 1915): от бассейна Зеи и Уссури на в. до с.-в. Китая и Кореи.

C.s. sanguinolentus (Temminck et Schlegel, 1848): Сахалин, ю. Курильские о-ва.
C.s. lepidus (David et Oustalet, 1877): с. Тибет, ц. Китай.
C.s. henrici (Oustalet, 1892): в. Тибет, ю. Китай.

Carpodacus roseus (Pallas, 1776). **Сибирская чечевица.** Pallas's Rosefinch (вкл. 10)

Fringilla rosea Pallas, 1776, Reise versch. Prov. Russ. Reichs, 3, p. 699. (р. Селенга и Уда).

C.r. roseus (Pallas, 1776): от Енисея, Кузнецкого Алатау, Алтая до басс. Колымы.
C.r. portenkoi Browning, 1988: Сахалин.

Carpodacus trifasciatus Verreaux, 1871. **Трёхпоясная чечевица.** Three-banded Rosefinch (вкл. 11)

Carpodacus trifasciatus Verreaux, 1871, Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. (Paris), 1870, 6, bull., p. 39. (Тибет).

В. Тибет до с. Юннаня и ю. Шаанкси, Непал.

Carpodacus thura Bonaparte et Schlegel, 1850. **Гималайская белобровая чечевица**. Himalayan white-browed Rosefinch (вкл. 11)

Carpodacus thura Bonaparte and Schlegel, 1850, Monogr. Loxiens, p.21, pl.23. (Непал).

C.t. blythi (Biddulph, 1882): с.-в. Афганистан, с.-з. Гималаи.

C.t. thura Bonaparte et Schlegel, 1850: ц. и в. Гималаи, ю.-в. Тибет.

Carpodacus dubius Przewalski, 1876. **Китайская белобровая чечевица**. Chinese white-browed Rosefinch

Carpodacus dubius Przewalski, 1876, in: Монголия и страна тангутов, 2, p. 92, pl. 13. (Алашань и Кансу).

C.d. femininus Rippon, 1906: в. Тибет, ю.-з. Китай.

C.d. dubius Przewalski, 1876: з. ц. Китая.

C.d. deserticolor Stegmann, 1931: ц. Китай.

Carpodacus puniceus (Blyth, 1845). **Скальная, или Краснолобая чечевица, или Красный вьюрок**. Red-fronted Rosefinch (вкл. 9)

Pyrhospiza punicea Blyth, 1845, Journ. Asiat. Soc. Bengal, 1844, 13, p. 953. (Непал).

Син. *Pyrhospiza punicea* Blyth, 1845

C.p. kilianensis Vaurie, 1956: Куньлунь, з. Китай.

C.p. humii (Sharpe, 1888): Джунгарский Алатау, Тянь-Шань, Памиро-Алай, с.-з. Гималаи.

C.p. puniceus Blyth, 1845: ц. Гималаи, ю. Тибет.

C.p. sikangensis Vaurie, 1956: ю. ц. Китая (Сычуань, Юннань).

C.p. longirostris Przewalski, 1876: Тибет, ц. Китай (Цинхай, Ганьсу, с. Сычуань).

Carpodacus subhimachalus (Hodgson, 1836). **Рододендровая чечевица**. Crimson-browed Finch

Corythus subhimachalus Hodgson, 1836, Asiatic Researches, 19, p. 152. (с. Непал).

Син. *Pinicola subhimachala* (Hodgson, 1836). Рододендровый щур.

В. Гималаи, Сычуань, Юннань, Непал, Ассам, с. Мьянма.

Триба **Drepanidini** Cabanis, 1847 — **гавайские цветочницы**

Род ***Melamprosops*** Casey et Jacobi, 1974

Melamprosops Casey and Jacobi, 1974, Occas. Pap. Bernice P., Bishop Mus., 12, p. 217. Тип, по оригинальному обозначению, *Melamprosops phaeosoma* Casey and Jacobi.

?†***Melamprosops phaeosoma*** Casey et Jacobi, 1974. **Поо-ули, или Чернолицая гавайская цветочница**. Po-o-uli, or Black-faced Honeycreeper

Melamprosops phaeosoma Casey and Jacobi, 1974, Occas. Pap. Bernice P., Bishop Mus., no 12, p. 219. (Вулкан Халеакала, Мауи, Гавай).

О. Мауи, Гавай.

Род *Paroreomyza* Perkins, 1901

Paroreomyza [subgenus] Perkins, 1901, Ibis, p. 583. Тип, по оригинальному обозначению, *Oreomyza* [= *Himatione*] *maculata* Cabanis.

Paroreomyza maculata (Cabanis, 1850). **Оаху Алауахио**. Oahu Alauahio, or Oahu Creeper

Himatione maculata Cabanis, 1850, Mus. Heineanum, 1, p. 100 (Оаху).

О. Оаху (Гавай).

?†*Paroreomyza flammea* (Wilson, 1890). **Какавахие**, или **Красная гавайская древесница**. Kakawahie, or Molokai Creeper

Loxops flammea S.B. Wilson, 1890, Proc. Zool. Soc. London 1889, p. 445. (Молокаи).

О. Молокаи (Гавай).

Paroreomyza montana (Wilson, 1890). **Мауи Алауахио**. Maui Alauahio, or Maui Creeper

Himatione montana S.B. Wilson, 1890, Proc. Zool. Soc. London 1889, p. 446. (Мауи).

P.m. newtoni (Rothschild, 1893): о. Мауи (Гавай).

†*P.m. montana* (Wilson, 1890): о. Ланаи (Гавай).

Род *Oreomystis* Stejneger, 1887

Oreomystis Stejneger, 1903, Proc. Biol. Soc. Washington, 16, p. 11. Новое имя для *Oreomyza*. Тип, по оригинальному обозначению, *Oreomyza bairdi* Stejneger.

Oreomystis bairdi (Stejneger, 1887). **Акикики**. Akikiki, or Kauai Creeper

Oreomyza bairdi Stejneger, 1887, Proc. U.S. Natl. Mus., 10, p. 99. (Кауаи).

О. Кауаи (Гавай).

Род *Telespiza* Wilson, 1890

Telespyza = *Telespiza* S.B. Wilson, 1890, Ibis, p. 341. Тип, по монотипии, *Telespyza cantans* Wilson.

Telespiza cantans Wilson, 1890. **Лайсанский вьюрок**. Laysan Finch (вкл. 12)

Telespyza [sic!] *cantans* S.B. Wilson, 1890, Ibis, p. 341, pl. 9. (о. Лайсан).

О. Лайсан (Гавай).

Telespiza ultima Вryan, 1917. **Вьюрок Нихоа**. Nihoa Finch

Telespiza ultima Вryan, 1917, Auk, 34, p. 70–71. (Нихоа).

О. Нихоа (Гавай).

Род *Loxioides* Oustalet, 1877

Loxioides Oustalet, 1877, Bull. Sci. Soc. Philom. Paris, (7) 1, p. 99. Тип, по монотипии, *Loxioides bailleui* Oustalet.

Loxioides bailleui Oustalet, 1877. **Палила.** Palila (вкл. 12)

Loxioides bailleui Oustalet, 1877, Bull. Sci. Philom. Paris, 7, 1, p. 100. (Гавайи).

О-ва Мауна Кеа, Мауна Лоа (Гавайи).

Род *Rhodacanthis* Rothschild, 1892

Rhodacanthis Rothschild, 1892, Ann. Mag. Nat. Hist., (6) 10, p. 110. Тип, по последующему обозначению (Bryan and Greenway, 1944), *Rhodacanthis palmeri* Rothschild.

†***Rhodacanthis flaviceps*** Rothschild. **Малый вьюрок-коа.** Lesser Koa-Finch, or Yellow-headed Koa-Finch

Rhodacanthis flaviceps Rothschild, 1892, Ann. Mag. Nat. Hist., (6)10, p. 111. (Кона).

Горы района Кона (Гавайи).

†***Rhodacanthis palmeri*** Rothschild, 1892. **Большой вьюрок-коа.** Greater Koa-Finch, or Orange Koa-Finch

Rhodacanthis palmeri Rothschild, 1892, Ann. Mag. Nat. Hist., (6)10, p. 111. (Кона).

Горы района Кона (Гавайи).

Род *Chloridops* Wilson, 1888

Chloridops S.B. Wilson, 1888, Proc. Zool. Soc. London, p. 218. Тип, по монотипии, *Chloridops kona* Wilson.

†***Chloridops kona*** Wilson, 1888. **Дубонос кона.** Kona Grosbeak, or Grosbeak Finch

Chloridops kona S.B. Wilson, 1888, Proc. Zool. Soc. London, p. 218. (Кона).

Район Кона (Гавайи).

Род *Psittirostra* Temminck, 1820

Psittirostra Temminck, 1820, Man. Ornithol. (ed. 2), 1, p. 70. Тип, по монотипии, *Loxia psittacea* Gmelin.

?†***Psittirostra psittacea*** (Gmelin, 1789). **Оу.** Ou.

Loxia psittacea Gmelin, 1789, Syst. Nat. 1(2), p. 844. Основано на "Parrot-billed Grosbeak" у Latham, 1828.

О-ва Кауаи и Оаху (Гавайи).

Род *Dysmorodrepanis* Perkins, 1919

Dysmorodrepanis Perkins, 1919, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, 3, p. 250. Тип, по монотипии, *Dysmorodrepanis munroi* Perkins.

†*Dysmorodrepanis munroi* Perkins, 1919. **Крючокклюв Ланаи**. Lanai Hookbill
Dysmorodrepanis munroi Perkins, 1919, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, 3, p. 251. (Ланаи).

О. Ланаи (Гавайи).

Род *Vestiaria* Jarocki, 1821

Vestiaria Jarocki, 1821, Zoologia 2, p. 75. Тип, по монотипии, *Certhia vestiaria* Latham = *Certhia coccinea* Forster.

Vestiaria coccinea (Forster, 1780). **И'ивви**, или **Айви** (sic!), или **Черно-алая цветочница**. Iiwi (вкл. 12)

Certhia coccinea J.R. Forster, 1780, Göttinger Mag. Wiss 1, p. 347. (Кона).

О-ва Кауаи, Оаху, Мауи, Гавайи (Гавайи).

Род *Drepanis* Temminck, 1820

Drepanis Temminck, 1820, Man. Ornithol. (ed. 2), 1, p. 86. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1840), *Certhia pacifica* Gmelin.

†*Drepanis pacifica* (Gmelin, 1788). **Желтогузая цветочница-мамо**. Hawaii Mamō
Certhia pacifica Gmelin, 1788, Syst. Nat. 1(1), p. 470. (Гавайи).

О. Гавайи (Гавайи).

†*Drepanis funerea* Newton, 1894. **Черная цветочница-мамо**. Black Mamō, or Perkins's Mamō

Drepanis funerea Newton, 1894, Proc. Zool. Soc. London, 1893, p. 690. (Молокаи).

О. Молокаи (Гавайи).

Род *Ciridops* Newton, 1892

Ciridops Newton, 1892, Nature 45, p. 469. Тип, по монотипии, *Fringilla anna* Dole.

†*Ciridops anna* (Dole, 1878). **Ула-аи-хаване**, или **Пальмовая гавайская цветочница**. Ula-ai-hawane

Fringilla anna Dole, 1878, in Thrum, Hawaiian Almanac Annual, 1879, p. 49. (Гавайи).

О. Гавайи, р-ны Кона и Хило (Гавайи).

Род *Palmeria* Rothschild, 1893

Palmeria Rothschild, 1893, Ibis, p.113. Тип, по монотипии, *Palmeria mirabilis* Rothschild = *Himatione dolei* Wilson.

Palmeria dolei (Wilson, 1891). **Акохекохе**, или **Хохлатая гавайская цветочница**. Akohekohe (вкл. 13)

Himatione dolei S.B. Wilson, 1891, Proc. Zool. Soc. London, p. 166. (Мауи).

О-ва Мауи и Молокаи (Гавайи).

Род *Himatione* Cabanis, 1850

Himatione Cabanis, 1850, Mus. Heineanum 1, p. 99. Тип, по монотипии, *Certhia sanguinea* Gmelin.

Himatione sanguinea (Gmelin, 1788). **Апапане**, или **Огненная гавайская цветочница**. Арапане (вкл. 12)

Certhia sanguinea Gmelin, 1788, Syst. Nat. 1(1), p. 479. (Гавайи).

О. Гавайи (Гавай).

†***Himatione fraithii*** Rothschild, 1892. **Лайсанская гавайская цветочница**. Laysan Honeycreeper

Himatione fraithii Rothschild, 1892, Ann. Mag. Nat. Hist., (6)10.

О. Лайсан (Гавай).

Род *Viridonia* Rothschild, 1892

Viridonia Rothschild, 1892, Ann. Mag. Nat. Hist. (6)10, p. 112. Тип, по монотипии, *Viridonia sagittirostris* Rothschild.

†***Viridonia sagittirostris*** Rothschild, 1892. **Большая амакихи**. Greater Amakihi

Viridonia sagittirostris Rothschild, 1892, Ann. Mag. Nat. Hist. (6)10, p. 112. (Мауна Кеа).

Син. *Hemignathus sagittirostris* (Rothschild, 1892).

О. Гавайи (Гавай).

Род *Akialoa* Olson et James, 1995

Akialoa Olson and James, 1995, Proc. Biol. Soc. Washington, 108, h. 384. Тип, по оригинальному обозначению, *Certhia obscura* Gmelin.

†***Akialoa obscura*** (Gmelin, 1788). **Малая акялоа**. Lesser Akialoa (вкл. 13)

Certhia obscura Gmelin, 1788, Syst. Nat. 1(2), p. 470. (Гавайи).

Син. *Hemignathus obscurus* (Gmelin, 1788).

О. Гавайи (Гавай).

?†***Akialoa ellisiana*** (Gray, 1860). **Большая акялоа**. Greater Akialoa
Drepanis ellisianus G.R. Gray, 1860, Cat. Birds Trop. Islands Pacific, p. 9. (Оаху).

Син. *Hemignathus ellisianus* Gray, 1860.

?†*A.e. stejnegeri* (Wilson, 1889): о. Кауаи (Гавай).

†*A.e. ellisiana* (Gray, 1860): о. Оаху (Гавай).

†*A.e. lanainensis* (Rothschild, 1893): о. Ланаи (Гавай).

Род *Hemignathus* Lichtenstein, 1839

Hemignathus Lichtenstein, 1839, Abh. Phys. Kl. Akad. Wiss. Berlin, 1838, p. 449. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1841), *Hemignathus lucidus* Lichtenstein.

Hemignathus lucidus Lichtenstein, 1939. Нукупуу, или Желтогорлая гавайская серпоклювка. Nukupuу

Hemignathus lucidus Lichtenstein, 1839, Abh. Phys. Kl. Akad. Wiss. Berlin, 1838, p. 451, pl. 5. (Оаху).

H.l. hanapepe Wilsoni, 1889: о. Кауаи (Гавайи).

†*H.l. lucidus* Lichtenstein, 1839: о. Оаху (Гавайи).

H.l. affinis Rothschild, 1893: о. Мауи (Гавайи).

Hemignathus wilsoni Rothschild, 1893. Акиаполау, или Насекомоядная гавайская серпоклювка. Akiapolaau (вкл. 12)

Heterorhynchus wilsoni Rothschild, 1893, Avifauna Laysan, p. 75. (Гавайи).

Син. *Hemignathus munroi* Pratt, 1979.

О. Гавайи (Гавайи).

Род *Pseudonestor* Rothschild, 1893

Pseudonestor Rothschild, 1893, Bull. Brit. Ornithol. Club, 1, p. 35. Тип, по монотипии, *Pseudonestor xanthophrys* Rothschild.

Pseudonestor xanthophrys Rothschild, 1893. Крючкоклювый гавайский вьюрок. Maui Parrotbill (вкл. 12)

Pseudonestor xanthophrys Rothschild, 1893, Bull. Brit. Ornithol. Club, 1, p. 36. (Мауи).

О. Мауи (Гавайи).

Род *Magumma* Mathews, 1925

Magumma Mathews, 1925, Bull. Brit. Ornith. Club, 45, p. 93. Тип *Himatione parva* Stejneger.

Magumma parva (Stejneger, 1887). Анианиау, или Малая гавайская древесница. Anianiau (вкл. 13)

Himatione parva Stejneger, 1887, Proc. U.S. Natl. Mus. 10, p. 94. (Кауаи).

Син. *Loxops parvus*, *Hemignathus parvus*, *Himatione parva*.

О. Кауаи (Гавайи).

Род *Manucerthia* Pratt, 2009

Manucerthia Pratt, 2009, Elepaio, 69, p. 47. Тип *Himatione mana* Wilson.

Manucerthia mana (Wilson, 1891). Гавайская цветочница. Hawaii Creeper

Himatione mana S.B. Wilson, 1891, Ann. Mag. Nat. Hist. (6)7, p. 460. (Гавайи).

Син. *Oreomystis mana*, *Himatione mana*, *Loxops mana*.

О. Гавайи (Гавайи).

Род *Loxops* Cabanis, 1847

Loxops Cabanis, 1847, Arch. Naturgesch. 13, p. 330. Тип, по оригинальному обозначению, *Fringilla coccinea* Gmelin.

Loxops caeruleirostris (Wilson, 1890). **Акекее**. Акекее, от Kauai Акера (вкл. 13)
Chrysomitridops caeruleirostris Wilson, 1890, Proc. Zool. Soc. London, p. 373. (Кауаи).
Син. *Loxops coccineus caeruleirostris*.

О. Кауаи (Гавайи).

Loxops coccineus (Gmelin, 1789). **Акепа**, или **Алая гавайская древесница**.
Common Акера (вкл. 13)

Fringilla coccinea Gmelin, 1789, Syst. Nat., 1(2), p. 921. (Гавайи).

†*L.c. wolstenholmei* Rothschild, 1893: о. Оаху (Гавайи).

L.c. ochraceus Rothschild, 1893: о. Мауи (Гавайи).

L.c. coccineus (Gmelin, 1789): о. Гавайи (Гавайи).

Род ***Chlorodrepanis*** Perkins, 1899

Chlorodrepanis Wilson et Evans (ex Perkins), 1899, Aves Hawaiiensis. Тип, по последующему обозначению (Richmond, 1902), *Himatione stejnegeri* Wilson.

Chlorodrepanis virens (Gmelin, 1788). **Амакихи гавайи**. Hawaii Amakihi
Certhia virens Gmelin, 1788, Syst. Nat. 1(1), p. 479.

Син. *Hemignathus virens*, *Viridonia virens*, *Loxops virens*.

C.v. wilsoni (Rothschild, 1893): о-ва Молокаи, Ланаи, Мауи (Гавайи).

C.v. virens (Gmelin, 1788): о. Гавайи (Гавайи).

Chlorodrepanis flava (Bloxam, 1827). **Амакихи оаху**. Oahu Amakihi
Nectarinia flava Bloxam, 1827, in Byron, Voyage H.M.S. Blonde, App. 3, p. 249. (Оаху).
Син. *Himatione chloris* Cabanis, 1850; *Hemignathus flavus*, *Viridonia flava*, *Loxops flavus*.

О. Оаху (Гавайи).

Chlorodrepanis stejnegeri (Wilson, 1890). **Амакихи кауаи**. Kauai Amakihi
(вкл. 13)

Himatione stejnegeri Wilson, 1890, Proc. Zool. Soc. London, 1889, p. 446. (Кауаи).

Син. *Hemignathus kauaiensis*, *Viridonia kauaiensis*, *Loxops kauaiensis*.

О. Кауаи (Гавайи).

Триба ***Pyrhulini*** Vigors, 1825 — **Снегириные**

Род ***Pinicola*** (Linnaeus, 1758)

Pinicola Vieillot, 1807, Hist. Nat. Ois. Amer. Sept. 1, iv, pl. 1, fig. 13. Тип, по монотипии,
Pinicola rubra Vieillot = *Loxia enucleator* Linnaeus.

Pinicola enucleator (Linnaeus, 1758). **Щур**. Pine Grosbeak (вкл. 5)

Loxia enucleator Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 171. (Швеция).

P.e. enucleator (Linnaeus, 1758): с. Скандинавия, с. Европ. России, с. Урал,
ц. Сибирь.

P.e. kamtschatkensis (Dybowski, 1883): от Енисея и Алтая до Камчатки, с. Китай.

- P.e. sakhalinensis* Buturlin, 1915: Сахалин, о. Курильские, с. Япония.
P.e. alascensis Ridgway, 1898: ц. Аляска, з. Канада, с.-з. США.
P.e. flammula Homeyer 1880: ю. Аляска, з. Канада.
P.e. carlottae Brooks, 1922: о-ва Королевы Шарлотты.
P.e. montana Ridgway, 1898: ю.-з. Канада, ц. США.
P.e. californica Price, 1897: в. Калифорния.
P.e. leucura (Statius Müller, 1776): ц. и в. Канады.
P.e. eschatoza Oberholser, 1914: ю.-в. Канады, с.-в. США.

Род *Pyrrhula* Brisson, 1760

Pyrrhula Brisson, 1760, Ornithologie, 1, p. 36. Тип, по тавтономии, *Loxia pyrrhula* Linnaeus, 1758.

- Pyrrhula nipalensis* Hodgson, 1836. Бурый снегирь.** Brown Bullfinch (вкл. 5)
Pyrrhula nipalensis Hodgson, 1836, Asiatic Researches, 19, p. 155. (Непал).
P.n. nipalensis Hodgson, 1836: Гималаи до Ассама в Индии.
P.n. ricketti La Touche, 1905: с.-в. Индия, с. Мьянма, ю.-в. Китай, с.-з. Вьетнам.
P.n. victoriae Rippon, 1906: з. Мьянма.
P.n. waterstradti Hartert, 1902: Малайский п-ов.
P.n. uchidai Kuroda, 1916: Тайвань.

***Pyrrhula aurantiaca* Gould, 1858. Желтоспинный снегирь.** Orange Bullfinch (вкл. 5)
Pyrrhula aurantiaca Gould, 1858, Proc. Zool. Soc. London, 1857, p. 222. (Кашмир).
 С.-з. Гималаи.

***Pyrrhula erythrocephala* Vigors, 1832. Красноголовый снегирь.** Red-headed Bullfinch (вкл. 5)
Pyrrhula erythrocephala Vigors, 1832, Proc. Zool. Soc. London, 1831, p. 174. (Гималаи).
 Гималаи от Кашмира до Бутана, Тибет.

***Pyrrhula erythaca* Blyth, 1862. Сероголовый снегирь.** Grey-headed Bullfinch (вкл. 5)
Pyrrhula erythaca Blyth, 1862, Ibis, p. 389. (Сикким).
P.e. erythaca Blyth, 1862: в. Гималаи, от с. Мьянмы до с.-в. Китая.
P.e. owstoni Hartert et Rothschild, 1907: Тайвань.

***Pyrrhula leucogenis* Ogilvie-Grant, 1895. Белощёкий снегирь.** White-cheeked Bullfinch (вкл. 5)
Pyrrhula leucogenis Ogilvie-Grant, 1895, Bull. Brit. Ornith. Club, 4, p. 41. (о. Лузон).
P.l. leucogenis Ogilvie-Grant, 1895: о. Лузон, Филиппины.
P.l. steerei Mearns, 1909: Минданао, ю. Филиппины.

Pyrrhula pyrrhula (Linnaeus, 1758). **Обыкновенный снегирь**. Eurasian Bullfinch (вкл. 6)

Loxia pyrrhula Linnaeus, 1758, Syst. Nat. ed. 10, 1, p. 171. (Европа).

Син. *Pyrrhula coccinea*.

P.p. pileata MacGillivray, 1837: Британские о-ва.

P.p. pyrrhula (Linnaeus, 1758): с. и ю.-в. Европа, з. и ц. Сибирь до Якутии, к ю. до с. Монголии.

P.p. europaea Vieillot, 1816: Дания, з. Германия, Бельгия, з. и ц. Франция, Италия.

P.p. iberiae Voous, 1951: ю.-з. Франция, с. Пиренейского п-ва.

P.p. raphlagoniae Roselaar, 1995: с.-з. Турция.

P.p. rossikowi Derjugin et Bianchi, 1901: Кавказ, с.-в. Малая Азия, с.-з. Иран.

P.p. caspica Witherby, 1908: Азербайджан, с. Иран.

P.p. cassinii Baird, 1869: Камчатка, Охотское побережье, с.-в. Китай.

P.p. griseiventris Lafresnaye, 1841: Курилы, Япония.

P.p. rosacea Seebohm, 1882: Сахалин, в. Китай, Корея.

Pyrrhula cineracea Cabanis, 1872. **Серый снегирь**. Grey, or Baikal Bullfinch (вкл. 6)

Pyrrhula cineracea Cabanis, 1872, Journ. f. Ornith., p. 316. (Байкал).

Южн. окраина средней и вост. Сибири.

Pyrrhula murina Godman, 1866. **Азорский снегирь**. Azores Bullfinch (вкл. 6)

Pyrrhula murina Godman, 1866, Ibis, p. 97. (Сан Мигель).

О. Сан Мигель, Азорские о-ва.

Род ***Bucanetes*** Cabanis, 1851

Bucanetes Cabanis, 1851, in: Cabanis et Heine, Mus. Heineanum, 1850–1851, 1, p. 164.

Тип, по монотипии, *Fringilla githaginea* Lichtenstein, 1823 (= *Pyrrhula payraudaei* Audouin, 1826)

Bucanetes githagineus (Lichtenstein, 1823). **Пустынный снегирь**. Trumpeter Finch (вкл. 6)

Fringilla githaginea Lichtenstein, 1823, Verz. Doubl. Zool. Mus. Berlin, p. 24. (Египет).

Син. *Rhodopechys githaginea* (Lichtenstein, 1823), *Erythrospiza githaginea*.

B.g. amantum (Hartert, 1903): Канарские о-ва.

B.g. zedlitzi (Neumann, 1907): ю. Испания, с.-з. Африка до с.-з. Судана.

B.g. githagineus (Lichtenstein, 1823): Египет, с. и с.-в. Судан.

B.g. crassirostris (Blyth, 1847): Синайский и Аравийский п-ов, ю. и в. Турция, Иран, Узбекистан, Индия.

Bucanetes mongolicus (Swinhoe, 1870). **Монгольский пустынный снегирь**. Mongolian Finch (вкл. 6)

Carpodacus mongolicus Swinhoe, 1870, Proc. Zool. Soc. London, p. 447. (Калган, Китай).

Монголия, ю. и в. Казахстан, в. Турция, от с. и в. Ирана на в. через ц. Азию до в. Китая.

Син. *Rhodopechys mongolica*, *Erythrospiza mongolica*, *Eremopsaltria mongolica*.

Род ***Rhodopechys*** Cabanis, 1851

Rhodopechys Cabanis, 1851, Mus. Heineanum, 1, p. 157. Тип, по первоначальному обозначению, *Fringilla sanguinea* Gould, 1838.

Rhodopechys sanguineus (Gould, 1838). **Краснокрылый чечевичник**. Eurasian Crimson-winged Finch (вкл. 6)

Fringilla sanguinea Gould, 1838, Proc. Zool. Soc. London, 1837, p. 127. (Эрзурум, Турция).

R.s. alienus Whitaker, 1897: Марокко, с.-в. Алжир.

R.s. sanguineus (Gould, 1838): в. Средиземноморье, Малая Азия, Кавказ, Иран, Афганистан, Средняя Азия, Тарбагатай.

Род ***Agraphospiza*** Blanford, 1872

Agraphospiza Zuccon, Prys-Jones, Rasmussen et Ericson, 2012. Тип, по первоначальному обозначению, *Procarduelis rubescens* Blanford, 1872.

Agraphospiza rubescens (Blanford, 1872). **Вьюрок Блэнфорда**. Blanford's Rosefinch (вкл. 7)

Procarduelis rubescens Blanford, 1872, Proc. Zool. Soc. London, 1871, p. 694. (Сикким).

Син. *Carpodacus rubescens* (Blanford, 1872). Чечевица Блэнфорда.

От ц. Гималаев на в. до ц. Китая.

Род ***Callacanthis*** Bonaparte, 1851

Callacanthis Bonaparte, 1851, Consp. Gen. Avium, 1850, 1, p. 507. Тип, по монотипии, *Carduelis burtoni* Gould, 1838.

Callacanthis burtoni (Gould, 1838). **Очковый вьюрок**. Spectacled Finch (вкл. 7)

Carduelis burtoni Gould, 1838, Proc. Zool. Soc. London, 1837, p. 90. (Гималаи).

С.-з. Пакистан, з. Гималаи, на в. через Непал до Сиккима.

Род ***Pyrhoptectes*** Hodgson, 1844

Pyrhoptectes Hodgson, 1844, in J.E. Gray, Zool. Misc., p. 85. Тип, по монотипии, *Pyrhula epauletta* Hodgson, 1836.

Pyrhoptectes epauletta (Hodgson, 1836). **Золотоголовый вьюрок**. Golden-naped Finch (вкл. 7)

Pyrhula epauletta Hodgson, 1836, Asiatic Researchers, 19, p. 156. (Непал).

Гималаи, от с.-в. Индии через Непал, Сикким, Бутан, Тибет, до Юньнана.

Род *Procarduelis* Blyth, 1843

Procarduelis Blyth, 1843, Journ. Asiat. Soc. Bengal, 12, p.985. Тип, по монотипии, *Carduelis nipalensis* Hodgson, 1836 (= *Linota saturata* Blyth, 1842).

Procarduelis nipalensis (Hodgson, 1836). **Тонкоклювый вьюрок.** Dark-breasted Rosefinch (вкл. 7)

Carduelis nipalensis Hodgson, 1836, Asiatic Researchers, 19, p. 157. (ц. и с. Непал).

Син. *Carpodacus nipalensis* (Hodgson, 1836). Тонкоклювая чечевица.

P.n. kangrae Whistler, 1939: с.-з. Гималаи.

P.n. nipalensis (Hodgson, 1836): ц. и в. Гималаи, с. Мьянма, з. и ц. Китай, с.-з. Вьетнам.

Род *Leucosticte* Swainson, 1832

Leucosticte Swainson, 1832, in Swainson and Richardson, Fauna Bor. America, 2 (1831), p. 265. Тип, по монотипии, *Linaria (Leucosticte) tephrocotis* Swainson.

Leucosticte nemoricola (Hodgson, 1836). **Гималайский горный вьюрок.** Plain Mountain Finch (вкл. 8)

Fringilauda nemoricola Hodgson, 1836, Asiatic Researches, 19, p. 158. (ц. и с. Непал).

L.n. altaica (Eversmann, 1848): с.-в. Афганистан, в. Казахстан, ю. Сибирь, з. Монголия, с.-з. Китай, с. Гималаи.

L.n. nemoricola (Hodgson, 1836): ц. Тибет, от ц. Гималаев до ц. Китая.

Leucosticte brandti Bonaparte, 1850. **Жемчужный горный вьюрок.** Brandt's Mountain Finch (вкл. 8)

Leucosticte brandti Bonaparte, 1850, Consp. Avium, 1, p. 537. (Заилийский Алатау).

L.b. margaritacea (Madarasz, 1904): с.-в. Казахстан, ю. Сибирь, с.-з. Китай.

L.b. brandti Bonaparte, 1850: Киргизия, ю.-в. Казахстан, с.-з. Китай.

L.b. pamirensis Severtsov, 1883: Памиро-Алай, Таджикистан, с.-в. Афганистан, з. Китай.

L.b. haematopygia (Gould, 1851): с. Пакистан, с.-з. Гималаи, з. Тибет.

L.b. pallidior Bianchi, 1908: с. Тибет, з. Нань-Шань.

L.b. intermedia Stegmann, 1932: с.-в. Тибет.

L.b. audreyana Stresemann, 1939: ю. Тибет, Непал, Бутан.

L.b. walteri (Hartert, 1904): в. Тибет, ю.-з. Китай.

Leucosticte sillemi Roselaar, 1992. **Горный вьюрок Силлема.** Sillem's Mountain Finch (вкл. 8)

Leucosticte sillemi Roselaar, 1992, Bull. Brit. Orn. Club, 112(4), p. 225. (Синьцзян).

з. Тибет (С. Индия и Синьцзян (з. Китай)).

Leucosticte arctoa (Pallas, 1811). **Сибирский горный вьюрок.** Asian Rosy Finch (вкл. 8)

Passer arctous Pallas, 1811, Zoogr. Rosso-Asiat., 2, p. 21. (Енисей и в. Сибирь).

L.a. arctoa (Pallas, 1811): альпийская зона Алтая, с.-в. Казахстан, с.-з. Монголия.

L.a. cognata (Madarasz, 1909): Саяны, с. Монголия.

L.a. sushkini Stegmann, 1932: з. Монголия.

L.a. gigliolii Salvadori, 1869: с.-в. Прибайкалье.

L.a. brunneonucha (von Brandt JF, 1842): в. Сибирь, с.-в. Китай.

***Leucosticte tephrocotis* (Swainson, 1832). Американский горный вьюрок.** Grey-crowned Rosy Finch (вкл. 8)

Linaria (Leucosticte) tephrocotis Swainson, 1832, in Swainson and Richardson (1831), Fauna Bor. Amer., 2, p. 265. (Саскачеван).

L.t. maxima Brooks, 1915: Командорские о-ва.

L.t. griseonucha (von Brandt, 1842): ю.-з. Аляска, Алеутские о-ва.

L.t. umbrina Murie, 1944: о-ва Прибылова, о. Св. Матвея.

L.t. irvingi Feinstein, 1958: с. Аляска.

L.t. littoralis Baird, 1869: в. Аляска, з. Канада.

L.t. tephrocotis (Swainson, 1832): з. и ц. Канада.

L.t. dawsoni Grinnell, 1913: в. Калифорния.

L.t. wallowa Miller, 1939: от с.-в. Орегона до з. Невады.

***Leucosticte atrata* Ridgway, 1874. Черный горный вьюрок.** Black Rosy Finch (вкл. 8)

Leucosticte atrata Ridgway, 1874, Amer. Sportsman, 4, p. 241. (Колорадо).

З. и ю. центр. США.

***Leucosticte australis* Ridgway, 1873. Бурошапочный горный вьюрок.** Brown-capped Rosy Finch

Leucosticte tephrocotis var. *australis* Ridgway, 1873, Bull. Essex Inst., 5, p. 197. (Колорадо).

З. США (Скалистые горы).

Триба **Carduelini** Vigors, 1825 — щеглиные

Род **Haemorhous** Swainson, 1837

Haemorhous Swainson, 1837, Nat. Hist. Classif. Birds, 2, p. 295. Тип, по последующему обозначению (Sharpe, 1888) *Fringilla purpurea* Gmelin.

***Haemorhous purpureus* (Gmelin, 1789). Пурпурный вьюрок, или пурпурная чечевица.** Purple Finch (вкл. 14)

Fringilla purpurea Gmelin, 1789, Syst. Nat., 1 (2), p. 923. (ю. Каролина).

Син. *Carpodacus purpureus* (Gmelin, 1789). *H.p. purpureus* (Gmelin, 1789): ю. Канада, с.-в. США.

H.p. californicus (Baird, 1858): ю.-з. Канада, з. США.

Haemorrhous cassinii (Baird, 1854). **Вьюрок Кассина**, или **красношапочная чечевица**. Cassin's Finch (вкл. 14)

Carpodacus cassinii Baird, 1854, Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, 7, no 3, p. 119. (Нью Мексико).

Син. *Carpodacus cassinii* Baird, 1854.

Ю.-з. Канада, з. США, с. Мексика.

Haemorrhous mexicanus (Statius Müller, 1776). **Домовый вьюрок**, или **мексиканская чечевица**. House Finch (вкл. 14)

Fringilla mexicana P.L.S. Müller, 1776, Natursyst., suppl., p. 165. (Мексика).

Син. *Carpodacus mexicanus* (Statius Müller, 1776).

H.m. frontalis (Say, 1822): с.-з. Канада, з. США, с.-з. Мексика.

H.m. clementis (Mearns, 1898): о-ва Сан-Клементо и Лос Коронадос.

†*H.m. mcgregori* (Anthony, 1897): о. Сан-Бенито.

H.m. amplus (Ridgway, 1876): о. Гваделупа.

H.m. ruberrimus (Ridgway, 1887): с.-з. Мексика.

H.m. rhodopnus (Moore, 1936): з. ц. Мексики.

H.m. coccineus (Moore, 1939): ю.з. Мексика.

H.m. potosinus (Griscom, 1928): с. ц. Мексики.

H.m. centralis (Moore, 1937): ц. Мексика.

H.m. mexicanus (Statius Müller, 1776): ю. ц. Мексики.

H.m. roseipectus (Sharpe, 1888): ю. Мексика.

H.m. griscomi (Moore, 1939): ю.-з. Мексика.

Род ***Rhodospiza*** Sharpe, 1888

Rhodospiza Sharpe, 1888, Cat. Birds Brit. Mus., 12, p. 282. Тип, по монотипии, *Fringilla obsoleta* Lichtenstein.

Rhodospiza obsoleta (Lichtenstein, 1823). **Буланный**, или **Пустынный вьюрок**. Desert Finch (вкл. 14)

Fringilla obsoleta Lichtenstein, 1823, in Eversmann Reise von Orenburg nach Buchara, p. 132. (Бухара).

Син. *Rhodopechys obsoleta* (Lichtenstein).

Казахстан, Таджикистан, Киргизия, Турция, Сирия, Иран, Афганистан, Китай.

Род ***Rhynchostruthus*** Sclater et Hartlaub, 1881

Rhynchostruthus P.L. Sclater and Hartlaub, 1881, Proc. Zool. Soc. London, p. 170. Тип, по монотипии, *Rhynchostruthus socotranus* Sclater and Hartlaub.

Rhynchostruthus socotranus Sclater et Hartlaub, 1881. **Сокотранский золотокрылый вьюрок** Socotra Golden-winged Grosbeak (вкл. 14)

Rhynchostruthus socotranus P.L. Sclater and Hartlaub, 1881, Proc. Zool. Soc. London, p. 171. (Сокотра).

О. Сокотра.

Rhynchostruthus percivali Ogilvie-Grant, 1900. **Аравийский золотокрылый вьюрок.** Arabian Golden-winged Grosbeak

Rhynchostruthus percivali Ogilvie-Grant, 1900, Bull. Brit. Ornith. Club, 11, p. 30. (Аден).

Ю.-з. Аравийского п-ова.

Rhynchostruthus louisae Phillips, 1897. **Сомалийский золотокрылый вьюрок.** Somali Golden-winged Grosbeak

Rhynchostruthus louisae Phillips, 1897, Bull. Brit. Ornith. Club, 6, p. 47. (горы Голлис).

Сомали.

Род *Chloris* Cuvier, 1800

Chloris Cuvier, 1800, Lecons Anat. Comp., 1, tab. 2. Тип, по тавтономии, *Loxia chloris* Linnaeus.

Chloris chloris (Linnaeus, 1758). **Обыкновенная зеленушка.** European Greenfinch (вкл. 15)

Loxia chloris Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, p. 174. (Швеция).

Син. *Carduelis chloris* (Linnaeus, 1758).

C.s. harrisoni Clancey, 1940: Великобритания и Ирландия, кроме с. Шотландии.

C.s. chloris (Linnaeus, 1758): с. Шотландия, Скандинавия, от с. и ц. Франции к в. до з. Сибири.

C.s. muehlei (Parrot, 1905): Сербия, Черногория, Молдавия, Болгария, Греция.

C.s. aurantiiventris (Cabanis, 1851): ю. Европа, от ю. Испании до з. Греции.

C.s. madarasz Tschusi, 1911: Корсика и Сардиния.

C.s. vanmarli (Voous, 1951): с.-з. Испания, Португалия и с.-з. Марокко.

C.s. voousi (Roselaar, 1993): ц. Марокко и с. Алжир.

C.s. chlorotica (Bonaparte, 1850): от ю. ц. Турции до с. Египта.

C.s. bilkevitchi Zarudny, 1911: ю. Украина, Кавказ, с.-в. Турция, с. Иран, ю.-з. Туркмения.

C.s. turkestanica Zarudny, 1907: Киргизия и ц. Таджикистан.

Chloris sinica (Linnaeus, 1766). **Китайская зеленушка.** Grey-capped, or Oriental Greenfinch (вкл. 15)

Fringilla sinica Linnaeus, 1766, Syst. Nat., ed. 12, 1, p. 321. (Китай).

Син. *Carduelis sinica* (Linnaeus, 1766).

C.s. ussuriensis Hartert, 1903: с.-в. Китай, Корея, в. Сибирь.

C.s. kawarahiba (Temminck, 1836): Камчатка, Курильские о-ва, с.-в. Хоккайдо.

C.s. minor (Temminck et Schlegel, 1848): Япония.

C.s. kittlitzi (Seebohm, 1890): о-ва Бонин, Иво.

C.s. sinica (Linnaeus, 1766): от ц. и в. Китая до ц. Вьетнама.

Chloris spinoides (Vigors, 1831). **Гималайская зеленушка.** Yellow-breasted Greenfinch (вкл. 15)

Carduelis spinoides Vigors, 1831, Proc. Zool. Soc. London, p. 44. (Гималаи).

C.s. spinoides (Vigors, 1831): Пакистан, Гималаи, с.-в. Индия, ю. Тибет.

C.s. heinrichi (Stresemann, 1940): Мьянма.

Chloris monguilloti (Delacour, 1926). **Вьетнамская зеленушка.** Vietnamese Greenfinch (вкл. 15)

Hypocanthi monguilloti Delacour, 1926, Bull. Brit. Ornith. Club, 47, p. 20. (Сев. Вьетнам).

Вьетнам.

Chloris ambigua (Oustalet, 1896). **Черноголовая зеленушка.** Black-headed Greenfinch (вкл. 15)

Chrysomytris ambigua Oustalet, 1896, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 2, p. 186. (Юннань).

C.a. taylori (Kinnear, 1939): ю.-в. Тибет.

C.a. ambigua (Oustalet, 1896): с.-в. Мьянма, ю. Китай, с. Индокитай.

Род *Linurgus* Reichenbach, 1850

Linurgus Reichenbach, 1850, Av. Syst. Nat. pl. 78, fig. 9. Тип, по монотипии, *Coccothraustes olivaceus* Fraser.

Linurgus olivaceus (Fraser, 1843). **Иволговый вьюрок.** Oriole Finch (вкл. 14)

Coccothraustes olivaceus Fraser, 1843, Proc. Zool. Soc. London, p. 144. (Нигерия).

L.o. olivaceus (Fraser, 1843): ю.-в. Нигерия, з. Камерун, о. Биоко.

L.o. prigoginei Schouteden, 1950: в. Дем. Р. Конго, ю.-з. Уганда, з. Руанда, з. Бурунди.

L.o. elgonensis van Someren, 1918: ю.-в. Судан, в. Уганда, з. и ц. Кения.

L.o. kilimensis (Reichenow et Neumann, 1895): ю. Кения, Танзания, с. Малави.

Род *Crithagra* Swainson, 1827

Crithagra Swainson, 1827, Zool. Journ., 3, p. 348. Тип, по последующему обозначению (Sharpe, 1888), *Loxia sulphurata* Linnaeus.

Син. *Serinus* Koch, 1816.

Crithagra rufobrunnea (Gray, 1862). **Красно-бурый канареечный вьюрок.** Principe Seed-eater

Linurgus rufobrunneus G.R. Gray, 1862, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 3, 10, p. 444. (о. Принсипи).

C.r. rufobrunnea (Gray, 1862): о. Принсипи.

C.r. fradei (Naurois, 1975): о. Ильхеу Кароко.

C.r. thomensis (Barboza du Bocage, 1888): о. Сан Томе.

Crithagra concolor (Barboza du Bocage, 1888). **Одноцветный вьюрок.** Sao Tome Grosbeak

Amblyospyza concolor Barboza du Bocage, 1888, J. Sci. Math. Phys. Nat. Lisboa, p. 229. (Сан Томе).

Син. *Neospiza concolor* (Bocage).

О. Сан Томе, Гвинейский залив.

***Crithagra citrinelloides* (Rüppel, 1840). Африканский канареечный вьюрок.**
African Citril (вкл. 17)

Serinus citrinelloides Rüppel, 1840, Neue Wirbelt., Vögel, p. 95, pl. 34. (Эфиопия).

Син. *Chrysomitris citrinelloides*.

C.c. citrinelloides (Rüppel, 1840): Эфиопия, Эритрея.

C.c. kikuyensis (Neumann, 1905): э. Кения.

***Crithagra frontalis* (Reichenow, 1904). Желтолобый канареечный вьюрок.**
Western Citril

Serinus citrinelloides frontalis Reichenow, 1904, Vögel Afrikas, 3, p. 275. (Кения).

Кения, Уганда, Конго, Танзания, Замбия.

***Crithagra hyposticta* (Reichenow, 1904). Полосатый канареечный вьюрок.**
Southern Citril

Serinus citrinelloides hypostictus Reichenow, 1904, Vögel Afrikas, 3, p. 275. (Килиманджаро).

C.h. brittoni (Traylor, 1970): от ю. Судана до з. Кении.

C.h. hyposticta (Reichenow, 1904): от ю.-в. Кении до с.-в. Замбии и Малави.

***Crithagra capistrata* Finsch, 1870. Чернолицый канареечный вьюрок.** Black-faced Canary (вкл. 16)

Crithagra capistrata Finch et Hartlaub, 1870, Vög. Ost.-Afr., p. 458. (Ангола).

Син. *Serinus capistratus* (Finsch et Hartlaub).

C.c. capistrata Finsch, 1870: Габон, Конго, Дем. Р. Конго, Бурунди, с. Ангола, с. Замбия.

C.c. hildegardae Rand et Traylor, 1959: ц. Ангола.

***Crithagra koliensis* (Grant et Mackworth-Praed, 1952). Папирусковый канареечный вьюрок.** Papyrus Canary

Serinus capistratus koliensis Grant et Mackworth-Praed, 1952, Bull. Brit. Ornith. Club, 72, p. 1. (Уганда).

В. Конго, ц. и в. Уганда, з. Кения.

***Crithagra scotops* Sundevall, 1850. Лесной канареечный вьюрок.** Forest Canary (вкл. 17)

Crithagra scotops Sundevall, 1850, Öfv. K. Sverige Vet.-Akad. Förh., 7, p. 98. (Наталь).

Син. *Serinus scotops* (Sundevall).

C.s. kirbyi Dowsett, 2012: с.-в. ЮАР.

C.s. umbrosa (Clancey, 1964): ю. ЮАР (Трансвааль, Зулуленд, Наталь).

C.s. scotops Sundevall, 1850: низменные части в. и ю. ЮАР.

Crithagra leucopygia Sundevall, 1850. **Белопоясничный канареечный вьюрок.** White-rumped Seedeater

Crithagra leucopygia Sundevall, 1850, Öfv. K. Sverige Vet.-Akad. Förh., 7, p. 127. (Сеннар, Судан).

Син. *Serinus leucopygius* (Sundevall).

C.l. riggenbachi (Neumann, 1908): Мавритания, Сенегал, Гамбия, з. Судан, ЦАР.

C.l. pallens (Vaurie, 1956): Нигер.

C.l. leucopygia Sundevall, 1850: в. Судан, Эритрея, Эфиопия, с.-з. Уганда.

Crithagra atrogularis (Smith, 1836). **Черногорлый канареечный вьюрок.** Black-throated Canary

Linaria atrogularis A. Smith, 1836, Rept. Exped. Centr. Africa, p. 49. (з. Трансвааль).

Син. *Serinus atrogularis* (Smith).

C.a. somereni (Hartert, 1912): Уганда, с.-в. Дем. Р. Конго, з. Кения, с.-з. Танзания.

C.a. lwenarum (White, 1944): ц. Ангола, ц. Замбия, ю.-з. Танзания, Конго, Габон.

C.a. atrogularis (Smith, 1836): ю.-в. Ботсвана, Зимбабве, с. ЮАР.

C.a. impiger (Clancey, 1959): Лесото, ц. ЮАР.

C.a. semideserti (Roberts, 1932): ю. Ангола, с.-в. Намибия, з. Зимбабве.

C.a. deserti (Reichenow, 1918): з. ЮАР, ю.-з. Ангола.

Crithagra xanthopygia (Rüppell, 1840). **Желтогузый канареечный вьюрок.** Yellow-rumped Seedeater (вкл. 17)

Serinus xanthopygius Rüppell, 1840, Neue Wirbelt. Vögel, p. 96. (Эфиопия).

Эритрея, Эфиопия.

Crithagra reichenowi (Salvadori, 1888). **Канареечный вьюрок Рейхенова.** Reichenow's Seedeater (вкл. 16)

Serinus reichenowi Salvadori, 1888, Ann. Mus. Civ. Genova, 26, p. 272. (Шоа, Эфиопия).

Син. *Serinus collaris* Reichenow.

Crithagra rothschildi (Ogilvie-Grant, 1902). **Канареечный вьюрок Ротшильда.** Arabian Serin

Serinus rothschildi Ogilvie-Grant, 1902, Bull. Brit. Ornith. Club, 13, p. 21. (Хаушаби, Йемен).

З. и ю-з. Аравийского п-ова.

Crithagra flavigula (Salvadori, 1888). **Желтогорлый канареечный вьюрок.** Yellow-throated Seedeater

Serinus flavigula Salvadori, 1888, Ann. Mus. Civ. Genova, 26, p. 272. (Шоа, Эфиопия).

Эфиопия.

Crithagra xantholaema (Salvadori, 1896). **Канареечный вьюрок Сальвадори.** Salvadori's Seedeater (вкл. 17)

Serinus xantholaemus T. Salvadori, 1896. Mus. Ann. Civ. Genova. (Эфиопия).

Эфиопия.

Crithagra citrinipecta (Clancey et Lawson, 1960). **Лимонногрудый канареечный вьюрок.** Lemon-breasted Canary

Serinus citrinipectus Clancey et Lawson, 1960, Durban Mus. Novit., 6, p. 62. (Иньямбане, Мозамбик).

Мозамбик, Малави, Зимбабве.

Crithagra mozambica (S. Müller, 1776). **Мозамбикский канареечный вьюрок.** Yellow-fronted Canary, or Green Singing-Finch (вкл. 16)

Fringilla mozambica S. Müller, 1776, Natursyst., suppl., p. 163. (Мозамбик).

Син. *Fringilla ictera* Vieillot, 1823; *Serinus icterus*.

C.m. caniceps (d'Orbigny, 1839): ю. Мавритания, Сенегал, Гамбия, с. Камерун.

C.m. punctigula (Reichenow, 1898): ю. и ц. Камерун.

C.m. grotei (Sclater et Mackworth-Praed, 1931): в. Судан, ю.-з. Эфиопия.

C.m. gommeensis (Grant et Mackworth-Praed, 1945): Эритрея, с.-з. и ц. Эфиопия.

C.m. barbata Heuglin, 1864: ЦАР, ю. Чад, ю.-з. Кения, ц. Танзания.

C.m. tando (Sclater et Mackworth-Praed, 1918): Ангола, Габон.

C.m. samaliyae (White, 1947): ю.-в. Дем. Р. Конго, ю.-з. Танзания, с.-в. Замбия.

C.m. vansonii (Roberts, 1932): ю.-з. Замбия, с.-в. Намибия, ю.-в. Ангола.

C.m. mozambica (S. Müller, 1776): Кения, Ботсвана, Зимбабве, с.-в. ЮАР, ц. Мозамбик.

C.m. granti (Clancey, 1957): ю. Мозамбик, в. ЮАР.

Crithagra dorsostriata Reichenow, 1887. **Белобрюхий канареечный вьюрок.** White-bellied Canary (вкл. 16)

Crithagra dorsostriata Reichenow, 1887, Journ. F. Ornithol. 35, p. 72. (Танганьика).

Син. *Serinus dorsostriatus* Reichenow, 1918.

C.d. maculicollis (Sharpe, 1895): Эфиопия, Сомали, ц. и в. Кения, с.-в. Танзания.

C.d. dorsostriata Reichenow, 1887: Кения, с.-з. Танзания.

Crithagra ankoberensis (Ash, 1979). **Анкобэрский канареечный вьюрок.** Ankober Serin

Serinus ankoberensis Ash, 1979. (Шоа, Эфиопия).

Син. *Carduelis ankoberensis* (Ash).

С. и ц. Эфиопия.

Crithagra menachensis (Ogilvie-Grant, 1913). **Йеменский канареечный вьюрок.** Yemen Serin

Poliospiza menachensis Ogilvie-Grant, 1913, Dull. Brit. Ornith. Club, 31, p. 90. (Менаха, Йемен).

Син. *Serinus menachensis* (Ogilvie-Grant).

Ю.-з. Аравийского п-ова.

***Crithagra totta* (Sparrrman, 1786). Капский канареечный вьюрок.** Cape Siskin (Canary)

Loxia totta Sparrrman, 1786, Mus. Carlsonianum, fasc. 1, pl. 18. (ю. ЮАР).

Син. *Serinus totta* (Sparrrman).

ЮАР.

***Crithagra symonsi* (Roberts, 1916). Южноафриканский канареечный вьюрок.** Drakensberg Siskin (Canary)

Spinus symonsi Roberts, 1916, Ann. Transvaal Mus., 5(3), suppl. 1, p. 1. (ЮАР).

Син. *Serinus totta* (Roberts).

ЮАР.

***Crithagra donaldsoni* (Sharpe, 1895). Северный дубоносый канареечный вьюрок.** Northern Grosbeak-Canary (вкл. 17)

Serinus donaldsoni Sharpe, 1895, Bull. Brit. Ornith. Club, 4, p. 41. (Сомали).

Син. *Poliospiza pachyrhyncha* Reichenow, 1905.

Сомали, в. и ю. Эфиопия, с. Кения.

***Crithagra buchanani* (Hartert, 1919). Южный дубоносый канареечный вьюрок.** Southern Grosbeak-Canary

Serinus buchanani Hartert, 1919, Bull. Brit. Ornith. Club, 39, p. 50. (Кения).

Ю. Кения, с.-в. Танзания.

***Crithagra flaviventris* Swainson, 1828. Желтобрюхий канареечный вьюрок.** Yellow Canary

Crithagra flaviventris Swainson, 1828, Zool. Journ., 3, p. 348. (ЮАР).

Син. *Serinus flaviventris* Gmelin, 1789; *Serinus maculicollis* Sharpe, 1859; *Serinops flaviventris* Roberts, 1922.

C.f. damarensis (Roberts, 1922): ю.-з. Ангола, Намибия, Ботсвана, с. и ц. ЮАР.

C.f. flaviventris Swainson, 1828: ю. Намибия, з. и ю.-з. ЮАР.

C.f. guillarmodi (Roberts, 1936): возвышенности Лесото.

C.f. marshalii (Shelley, 1902): низменности Лесото, с.-в. и ц. ЮАР, ю.-в. Ботсвана.

***Crithagra sulphurata* (Linnaeus, 1766). Сернисто-желтый канареечный вьюрок.** Brimstone Canary (вкл. 16)

Loxia sulphurata Linnaeus, 1766, Syst. Natur., ed. 12, 1, p. 305. (ЮАР).

Син. *Serinus sulphuratus* (Linnaeus, 1766); *Serinus sharpii* Neumann, 1900; *Serinus shelleyi* Neumann, 1903; *Serinus frommi* Kothe, 1911.

C.s. sharpii (Neumann, 1900): Ангола, с.-в. Дем. Р. Конго, Кения, Танзания, с. Мозамбик.

C.s. wilsoni Roberts, 1936: Зимбабве, ю. Мозамбик, Свазиленд, в. ЮАР.

C.s. sulphurata (Linnaeus, 1766): ю. ЮАР.

***Crithagra reichardi* (Reichenow, 1882). Пестрогрудый канареечный вьюрок.**
Reichard's Seedeater

Polioispiza reichardi Reichenow, 1882, Journ. F. Ornith., 30, p. 209. (Танганьика).

Син. *Serinus gularis reichardi* Reichenow.

C.r. striatipecta (Sharpe, 1891): с. Кения, ю. Эфиопия, ю. Судан.

C.r. reichardi (Reichenow, 1882): ю. Дем. Р. Конго, ц. Танзания, с. Мозамбик.

***Crithagra gularis* (Smith, 1836). Пестроголовый канареечный вьюрок.**
Streaky-headed Seedeater (вкл. 16)

Linaria gularis A. Smith, 1836, Rept. Exped. Centr. Africa, p. 49. (Ботсвана).

Син. *Polioispiza flegeli* Hartert, 1886; *Polioispiza gularis*; *Serinus gularis* (Smith, 1836).

C.g. benguellensis (Reichenow, 1904): Гвинея, Сьерра Леоне, ю. Мали, с. Камерун.

C.g. elgonensis (Ogilvie-Grant, 1912): ю. Чад, ю. Судан, з. Кения, с. Дем.

Р. Конго.

C.g. endemion (Clancey, 1952): ю. Мозамбик, в. ЮАР.

C.g. gularis (Smith, 1836): ю.-в. Ботсвана, с. ЮАР.

C.g. humilis (Bonaparte, 1850): ю. ЮАР.

C.g. mendosa (Clancey, 1966): с.-в. Ботсвана, Зимбабве, с.-з. Мозамбик.

C.g. montanorum (Bannerman, 1923): в. Нигерия, ц. Камерун.

***Crithagra canicapilla* (Du Bus de Gisignies, 1855). Коричневощекий канареечный вьюрок.** West African Seedeater

Polioispiza canicapilla Du Bus de Gisignies, 1855, Bull. Acad. Roy. Sci., Bruxelles, 22, p. 151. (Сенегал).

Син. *Serinus gularis canicapilla* (Du Bus de Gisignies, 1855).

З. ц. Африки.

***Crithagra mennelli* (Chubb, 1908). Черноухий канареечный вьюрок.** Black-eared Seedeater

Polioispiza mennelli Chubb, 1908, Bull. Brit. Ornith. Club, 21, p. 62. (Зимбабве).

Син. *Serinus mennelli* (Chubb, 1908).

Ц. Ангола, ю.-в. Конго, Замбия, Малави, Мозамбик, Зимбабве.

***Crithagra tristriata* (Rüppell, 1840). Буропоясничный канареечный вьюрок.**
Brown-rumped Seedeater

Serinus tristriatus Rüppell, 1840, Neue Wirbelt., Vögel, p. 97. (Эфиопия).

Син. *Polioispiza pallidior* Phillips, 1898.

Эритрея, Сомали, Эфиопия.

***Crithagra albogularis* Smith, 1833. Белогорлый канареечный вьюрок. White-throated Canary**

Crithagra albogularis Smith, 1833, South Afric. Quart. Journ., p. 48. (з. ЮАР).

Син. *Poliospiza albogularis*; *Serinus albogularis*; *Crithagra albigularis* (sic!).

C.a. crococygia (Sharpe, 1871): с. Намибия, ю.-з. Ангола.

C.a. sordahlae (Friedmann, 1932): ю.-з. ЮАР.

C.a. orangensis Roberts, 1937: с. ЮАР.

C.a. albogularis Smith, 1833: з. ЮАР.

C.a. hewitti Roberts, 1937: ц. и ю.-в. ЮАР.

***Crithagra burtoni* (Gray, 1862). Толстоклювый канареечный вьюрок. Thick-billed Seedeater (вкл. 16)**

Strobilophaga burtoni G.R. Gray, 1862, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 3, 10, p. 445. (Камерун).

Син. *Serinus burtoni*, *Serinus melanochrous*, *Poliospiza monticola*, *Poliospiza burtoni*.

C.b. burtoni (Gray, 1862): о. Биоко, ю.-з. Камерун, ю.-в. Нигерия.

C.b. tanganjicae (Granvik, 1923): з. Ангола, в. Дем. Р. Конго, з. Уганда, з. Руанда, з. Бурунди.

C.b. kilimensis Richmond, 1897: в. Уганда, ю.-з. Кения, з. Танзания.

C.b. albifrons Sharpe, 1891: в. Кения.

***Crithagra striolata* (Rüppell, 1840). Пестрый канареечный вьюрок. Streaky Seedeater (вкл. 17)**

Pyrrhula striolata Rüppell, 1840, Neue Wirbelt., Vögel, p. 99. (Эритрея).

Син. *Serinus striolatus*, *Poliospiza striolata*.

C.s. graueri (Hartert, 1907): Бурунди, Руанда, ю.-з. Уганда, в. Дем. Р. Конго.

C.s. striolata (Rüppell, 1840): Эритрея, Эфиопия, ю.-в. Судан, Танзания, с. Малави.

***Crithagra whytii* (Shelley, 1897). Желтобровый канареечный вьюрок. Yellow-browed Seedeater**

Serinus whytii Shelley, 1897, Ibis, p. 528. (Малави).

С. Малави, ю. Танзания.

***Crithagra melanochroa* (Reichenow, 1900). Танзанийский канареечный вьюрок. Kipengere Seedeater**

Serinus melanochrous Reichenow, 1900, Ornith. Monatsb., 8, p. 122. (Укинга, Танзания).

Танзания.

***Crithagra leucoptera* Sharpe, 1871. Белокрылый канареечный вьюрок. Protea Canary**

Crithagra leucoptera Sharpe, 1871, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, 8, p. 235. (ЮАР).

Син. *Serinus leucopterus*.

ЮАР.

Род *Neospiza* Salvadori, 1903

Neospiza Salvadori, 1903, Mem. Acad. Torino, ser. 2, vol. 53, p. 26; тип по монотипии *Amblyospiza concolor* Bocage, 1888.

Neospiza concolor (Bocage, 1888). **Сантомейский зерноед.** São Tome Grosbeak *Amblyospyza* [sic] *concolor* Barboza du Bocage, 1888, Jorn. Sci. Math. Phys. Nat. Lisboa, p. 229. São João dos Angolares, São Tomé Island.

Род *Linaria* Bechstein, 1802

Linaria Bechstein, 1802, Ornith. Taschenbuch, 1, p. 121. Тип: *Fringilla cannabina* Linnaeus.

Linaria cannabina (Linnaeus, 1758). **Обыкновенная коноплянка.** Common Linnet (вкл. 19)

Fringilla cannabina Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, p. 182. (Швеция).

Син. *Acanthis cannabina*, *Cannabina cannabina*, *Carduelis cannabina*, *Linota cannabina*.

L.c. cannabina (Linnaeus, 1758): почти вся Европа (без Шотландии и Средиземноморья), зап. Сибирь до бассейна Оби.

L.c. autochthona (Clancey, 1946): Шотландия.

L.c. bella (C.L. Brehm, 1845): Кавказ, Иран, Средняя Азия, Бурятия, Алтай, Афганистан, Монголия.

L.c. mediterranea (Tschusi, 1903): Пиренейский п-ов, Алжир, Тунис, Италия, Корсика, Сицилия, Сардиния, Греция, Болгария, Кипр, Крит.

L.c. nana (Tschusi, 1901): о. Мадейра.

L.c. meadowaldoi (Hartert, 1901): з. и ц. Канарские о-ва.

L.c. harterti (Bannerman, 1913): в. Канарские о-ва.

Linaria flavirostris (Linnaeus, 1758). **Горная коноплянка, или Горная чечётка.** Twite (вкл. 19)

Fringilla flavirostris Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, p. 182. (Швеция).

Син. *Acanthis flavirostris*, *Cannabina flavirostris*, *Carduelis flavirostris*, *Linota flavirostris*.

L.f. bensonorum (Meinertzhagen, 1934): з. Шотландия.

L.f. pipilans (Latham, 1787): с. Ирландия, с. Великобритания.

L.f. flavirostris (Linnaeus, 1758): Скандинавский п-ов, Лапландия, крайний с.-з. России.

L.f. brevirostris (Bonaparte, 1855): Кавказ, с. Иран, с. Малой Азии.

L.f. kirghizorum (Sushkin, 1925): с. и ц. Казахстан.

L.f. korejevi (Zarudny et Harms, 1914): от с.-в. Казахстана до с.-з. Китая.

L.f. altaica (Sushkin, 1925): ю.-в. Алтай, с.-з. Монголия.

L.f. montanella (Hume, 1873): от Иссык-Куля до Нань-Шаня и Гильгита.

L.f. pamirensis (Zarudny et Harms, 1914): Памир, с. Афганистан, с.-з. Пакистан.

L.f. miniakensis (Jacobi, 1923): в. Тибет, з. Китай.

L.f. rufostrigata (Walton, 1905): з. и ю. Тибет, с. Индия, с. Непал.

Linaria yemenensis (Ogilvie-Grant, 1913). **Йеменская коноплянка**. Yemen Linnet (вкл. 19)

Pseudacanthis yemenensis Ogilvie-Grant, 1913, Bull. Brit. Ornith. Club, 31, p. 89. (Менаха, Йемен).

Син. *Acanthis yemenensis*.

Ю.-з. Аравийского п-ова.

Linaria johannis (Clarke, 1919). **Сомалийская коноплянка**. Warsanglia Linnet (вкл. 19)

Warsanglia johannis Clarke, 1919, Bull. Brit. Ornith. Club, 40, p. 48. (Сомали).

Син. *Acanthis johannis*.

С.-в. Сомали.

Род *Acanthis* Borkhausen, 1797

Acanthis Borkhausen, 1797, Deutsche Fauna, 1, p. 248. Тип, по последующему обозначению (Stejneger, 1884), *Fringilla linaria* = *Fringilla flammea* Linnaeus.

Acanthis flammea (Linnaeus, 1758). **Обыкновенная чечётка**. Common Redpoll (вкл. 19)

Fringilla flammea Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 182. (Норрланд, Швеция).

Син. *Fringilla linaria*, *Linaria holboellii*, *Linaria borealis*, *Acanthis intermedius*, *Acanthis innominatus*.

A.f. rostrata (Coues, 1861): Исландия, Гренландия, с.-в. Канада.

A.f. cabaret (S. Müller, 1776): Британские о-ва, Альпы и др. горы ц. Европы.

A.f. flammea (Linnaeus, 1758): Аляска, с. Канада, с. Сибирь, с. Европа.

Acanthis hornemanni (Holboell, 1843). **Пепельная, или тундрная чечётка**. Arctic, or Hoary Redpoll (вкл. 19)

Linota hornemanni Holboell, 1843, Naturhist. Tidsskr., 4, p. 398. (Гренландия).

Син. *Carduelis hornemanni*.

A.h. exilipes (Coues, 1862): с. Евразия от Лапландии до Чукотки, Аляска, с.-з. Канада.

A.h. hornemanni (Holboell, 1843): Гренландия, с.-в. Канада.

Род *Loxia* Linnaeus, 1758

Loxia Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, p. 171. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1840), *Loxia curvirostra* Linnaeus.

Loxia pytyopsittacus Borkhausen, 1793. **Клёст-сосновик**. Parrot Crossbill (вкл. 20)

Loxia pytyopsittacus Borkhausen, 1793, Rheinisches Magazin, 1, p. 139. (Швеция).

Скандинавия, Финляндия, С.-з. Россия, с. Германия, с. Польша.

Loxia scotica Hartert, 1904. **Шотландский клёст**. Scottish Crossbill (вкл. 20)
Loxia curvirostra scotica Hartert, 1904, Vögel palearct. Fauna, p. 120. (сев. Шотландия).
 Син. *Loxia pytyopsittacus scotica*.

Шотландия.

Loxia curvirostra Linnaeus, 1758. **Клёст-еловик**, или **Обыкновенный клёст**.
 Red Crossbill (вкл. 20)

Loxia curvirostra Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 171. (Швеция).
 Син. *Crucirostra abietina* Meyer, 1815.

L. c. curvirostra Linnaeus, 1758: от з., с. и ц. Европы до с.-в. Сибири и с. Монголии.

L. c. balearica (Homeyer, 1862): Балеарские о-ва, ц. и ю. Испания.

L. c. corsicana Tschusi, 1912: о. Корсика.

L. c. poliogyna Whitaker, 1898: ю. Италия, с.-з. Африка.

L. c. caucasica Buturlin, 1907: Кавказ.

L. c. guillemardi Madarasz, 1903: Турция.

L. c. altaiensis Sushkin, 1925: с.-в. Казахстан, ю.-з. Сибирь, з. Монголия.

L. c. tianschanica Laubmann, 1927: ю.-в. Казахстан, Таджикистан, с.-з. Китай.

L. c. himalayensis Blyth, 1845: Гималаи, ю. Китай.

L. c. meridionalis Robinson et Kloss, 1919: ю. Вьетнам.

L. c. japonica Ridgway, 1884: ю.-в. Сибирь, с.-в. Китай, Корея, Сахалин, Курильские о-ва, Япония.

L. c. luzoniensis Ogilvie-Grant, 1894: с. Филиппины.

L. c. minor (C.L. Brehm, 1846): ю.-в. Канада, с.-в. США.

L. c. percna Bent, 1912: Ньюфаундленд.

L. c. sitkensis Grinnell, 1909: ю. Аляска, з. США.

L. c. bendirei Ridgway, 1884: ю.-з. Канада, с.-з. США.

L. c. benti Griscom, 1937: Скалистые горы, США.

L. c. grinnelli Griscom, 1937: з. и ю.-з. США.

L. c. stricklandi Ridgway, 1885: от ю.-з. США до ю. Мексики.

L. c. mesamericana Griscom, 1937: Никарагуа, Белиз, Гватемала.

Loxia leucoptera Gmelin, 1789. **Белокрылый клёст**. Two-barred Crossbill (вкл. 20)

Loxia leucoptera Gmelin, 1789, Syst. Nat., 1, pt.2, p. 844. (Нью-Йорк, Гудзонов залив).

L. l. bifasciata (C.L. Brehm, 1827): сев. Евразия от Швеции до з. побережья Охотского моря, с.-в. Китай.

L. l. leucoptera Gmelin. 1789: Аляска, Канада, с. США.

Loxia megalaga Riley, 1916. **Гаитянский клёст**. Hispaniolan Crossbill (вкл. 20)

Loxia megalaga Riley, 1916, Smiths. Misc. Coll., 66, No 15, p. 1. (Санто-Доминго).

Син. *Loxia leucoptera megalaga* Riley.

Горы о. Гаити.

Род *Chrysocorythus* Wolters, 1967

Chrysocorythus Wolters, 1967, Bonn. Zool. Beitr., 18, p. 171. Тип, по оригинальному обозначению, *Serinus mindanensis* Ripley et Rabor.

Chrysocorythus estherae (Finsch, 1902). **Горный**, или **Малайский вьюрок**. Mountain Serin, or Malay Goldfinch

Crithagra estherae Finsch, 1902, Notes Leyden Mus. 23, p. 151. (з. Ява).

Син. *Serinus estherae*.

C.e. mindanensis (Ripley et Rabor, 1961): о. Минданао, Филиппины.

C.e. vanderbilti (Meyer de Schauensee, 1939): о. Суматра.

C.e. estherae (Finsch, 1902): з. Ява.

C.e. chaseni (Kinzelbach, Dickinson et Somadikarta, 2009): в. Ява.

C.e. renatae (Schuchmann et Wolters, 1982): о. Сулавеси.

Род *Carduelis* Brisson, 1760

Carduelis Brisson, 1760, Ornithologie, 1, p. 36, 3, p. 53. Тип, по тавтономии, *Fringilla carduelis* Linnaeus.

Carduelis carduelis (Linnaeus, 1758). **Щегол**, или **Черноголовый щегол**. European Goldfinch (вкл. 21)

Fringilla carduelis Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 180. (Швеция).

Син. *Fringilla albigularis* Madarasz, *Carduelis elegans* Stephens, *Carduelis septentrionalis* Brehm, *Carduelis linnei* Malm.

Интродуцирован в Австралию, Новую Зеландию, Аргентину, Северную Америку.

C.c. carduelis (Linnaeus, 1758): от ю. Скандинавии до ц. Франции, Италии, ц. европ. России, Урал.

C.c. britannica (Hartert, 1903): Британские о-ва, с.-з. Франция, з. Нидерланды.

C.c. parva Tschusi, 1901: ю.з. Европа, с.-з. Африка, Мадейра, Балеарские и Канарские о-ва.

C.c. tschusii Arrigoni degli Oddi, 1902: Сицилия, Сардиния, Корсика.

C.c. balcanica Sachtleben, 1919: Балканский п-ов, Греция, Крит, с.-з. Турция.

C.c. niediecki Reichenow, 1907: Кипр, Малая Азия, с. Египет, с. Ирак, ю.-з. Иран.

C.c. brevirostris Zarudny, 1889: в. Турция, ю. Кавказ, с. Иран.

C.c. colchica Koudashev, 1915: с. Кавказ, Крым.

C.c. volgensis Buturlin, 1906: ю. европ. Россия, с.-з. Казахстан.

C.c. major Taczanowski, 1879: з. Сибирь, к в. до Енисея.

Carduelis caniceps Vigors, 1831. **Седоголовый щегол**. Grey-headed Goldfinch (вкл. 21)

Carduelis caniceps Vigors, 1831, Proc. Zool. Soc. London, p. 23. (Гималаи).

C.c. paropansis Kollibaу, 1910: в. Иран, с. Афганистан, ю. Узбекистан, Таджикистан, Казахстан, с.-з. Китай.

C.s. subulata (Gloger, 1833): ю.ц. Сибири, от ю. Алтая до Забайкалья, с.-з. Монголия.

C.s. caniceps Vigors, 1831: з. Гималаи, ц. Непал, з. Тибет.

Carduelis citrinella (Pallas, 1764). **Лимонный**, или **Желтый вьюрок**. Citril Finch (вкл. 21)

Fringilla citrinella Pallas, 1764, Cat. raisonne, Oiseaux, adumbrat., p. 3. (Европа).

Син. *Serinus citrinella*, *Serinus alpinus*.

Альпы, Италия, Франция, Балеарские о-ва.

Carduelis corsicana (Koenig, 1899). **Корсиканский вьюрок**. Corsican Finch (вкл. 21)

Citrinella corsicana Koenig, 1899, Ornith. Monatsb., 7, p. 120. (Корсика).

Син. *Serinus citrinella corsicanus*.

Сардиния, Корсика.

Род ***Serinus*** Koch, 1816

Serinus Koch, 1816, Syst. Baierischen Zool., Säug. Vögel, 1, p. 228, pl. 6A. Тип, по монотипии, *Serinus hortulanus* Koch = *Fringilla serinus* Linnaeus.

Serinus pusillus (Pallas, 1811). **Красношапочный**, или **Корольковый вьюрок**. Red-fronted Serin (вкл. 18)

Passer pusillus Pallas, 1811, Zoogr. Rosso-Asiatica, 2, p. 28. (Кавказ).

Син. *Fringilla rufifrons* Hay, *Emberiza aurifrons* Blyth, *Linota pygmaea* Stoliczka, *Oraegithus indicus* Homeyer.

Горы Кавказа, Ирана, Киргизии, Казахстана, Афганистана, с.-з. Пакистана. Памир, Гималаи.

Serinus serinus (Linnaeus, 1766). **Европейский**, или **Канаречный вьюрок**. European Serin (вкл. 18)

Fringilla serinus Linnaeus, 1766, Syst. Nat., ed. 12, 1, p. 320. (Швейцария).

Син. *Serinus canaria*, *Serinus hortulanus*, *Serinus flavescens*, *Carduelis canaria*.

З. и ц. Европа, Средиземноморье, с.-з. Африка.

Serinus syriacus Bonaparte, 1850. **Сирийский канаречный вьюрок**. Syrian Serin

Serinus syriacus Bonaparte, 1850, Consp. Avium, 1, p. 523. (место неизв.).

Горы Ливана и Сирии.

Serinus canaria (Linnaeus, 1758). **Канарский канаречный вьюрок**. Common, or Atlantic, or Island Canary (вкл. 18)

Fringilla canaria Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 181. (Канарские о-ва).

Канарские и Азорские о-ва, Мадейра.

Serinus canicollis (Swainson, 1838). **Серошейный канареечный вьюрок.** Cape, or Yellow-crowned Canary (вкл. 18)

Crithagra canicollis Swainson, 1838, Anim. Menag., p. 317. (Африка).

S.c. griseitergum Clancey, 1967: в. Зимбабве, з. Мозамбик.

S.c. canicollis (Swainson, 1838): ЮАР.

Serinus flavivertex (Blanford, 1869). **Желтовенечный канареечный вьюрок.** Yellow-crowned Canary

Crithagra flavivertex Blanford, 1869, Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 4, 4, p. 330. (Эфиопия).

Син. *Serinus canicollis flavivertex*.

S.f. flavivertex (Blanford, 1869): Эфиопия, Эритрея, с. Танзания.

S.f. sassi Neumann, 1922: в. Дем. Р. Конго, ю.-з. Уганда, с.-в. Замбия, с. Малави.

S.f. huillensis Sousa, 1889: ц. Ангола.

Serinus nigriceps Rüppell, 1840. **Эфиопский канареечный вьюрок.** Ethiopian Siskin (вкл. 18)

Serinus nigriceps Rüppell, 1840, Neue Wirbelt., Vögel, p. 96, pl. 34. (Эфиопия).

Син. *Chrysomitris nigriceps*.

С. и ц. Эфиопия.

Serinus alario (Linnaeus, 1758). **Черноголовый канареечный вьюрок.** Black-headed Canary (вкл. 18)

Emberiza alario Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 179. (Мыс Доброй Надежды).

Син. *Fringilla alario*, *Alario alario*.

S.a. leucolaemus (Sharpe, 1903): ц. и з. ЮАР, ю. Намибия.

S.a. alario (Linnaeus, 1758): Лесото, з. и ц. ЮАР.

Род *Chionomitris* Wolters, 1979

Chionomitris Wolters, 1979, Die Vogelarten der Erde, Lieferung 4, p. 302. Тип: *Chrysomitris thibetana* Hume, Ibis 1872, p. 107.

Chionomitris thibetana (Hume, 1872). **Тибетский вьюрок.** Tibetan Serin

Chrysomitris thibetana Hume, 1872, Ibis, p. 107. (Тибет).

Непал, ю.-з. Китай, с. Мьянма.

Род *Spinus* Koch, 1816

Spinus Koch, 1816, Syst. Baierischen Zool., Säug. Vögel, 1, p. 232. Тип, по тавтономии, *Fringilla spinus* Linnaeus.

Spinus lawrencei (Cassin, 1850). **Маскированный чиж.** Lawrence's Goldfinch (вкл. 21)

Carduelis lawrencei Cassin, 1850, Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, 5, p. 105. (Калифорния).

Син. *Chrysomitris lawrencei*, *Astragalinus lawrencei*.

Ю.-з. США, с.-з. Мексика.

***Spinus tristis* (Linnaeus, 1758). Американский чиж.** American Goldfinch (вкл. 21)

Fringilla tristis Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, 1, p. 181. (Южная Каролина).

Син. *Carduelis tristis*, *Astragalinus tristis*, *Chrysomitris tristis*.

S.t. pallida Mearns, 1890: ю. ц. Канады, з. и ц. США.

S.t. jewetti van Rossem, 1943: ю.-з. Канада, с.-з. США.

S.t. salicamans Grinnell, 1897: ю.-з. США, с.-з. Мексика.

S.t. tristis (Linnaeus, 1758): ю.-в. Канада, ц. и в. США.

***Spinus psaltria* (Say, 1822). Мексиканский чиж.** Lesser, or Dark-backed Goldfinch (вкл. 22)

Fringilla psaltria Say, 1823, Exped. Rocky Mountains, 2, p. 40. (Колорадо).

Син. *Carduelis psaltria*, *Astragalinus psaltria*, *Chrysomitris psaltria*.

S.p. hesperophila (Oberholser, 1903): с.-з. Мексика, з. США.

S.p. witti Grant, 1964: о-ва Трес-Мариса, Мексика.

S.p. psaltria (Say, 1822): з. ц. США, ю. ц. Мексика.

S.p. jouyi (Ridgway, 1898): ю.-в. Мексика, с.-з. Белиз.

S.p. colombiana (Lafresnaye, 1843): ю. Мексика, Перу, Венесуэла.

***Spinus spinus* (Linnaeus, 1758). Чиж, или Обыкновенный чиж.** Eurasian Siskin (вкл. 22)

Fringilla spinus Linnaeus, 1758, Syst. Nat., ed. 10, p. 181. (Швеция).

Син. *Carduelis spinus*.

Ареал разорван на отдельные части: большая часть Европы (изолированно в Пиренеях), Иран, Сибирь (ряд отдельных районов), Дальний Восток (до Охотского и Японского морей, с.-в. Китая, Японии), с. Африка.

***Spinus dominicensis* (Bryant, 1867). Антильский чиж.** Antillean Siskin *Chrysomitris dominicensis* Bryant, 1867, Proc. Boston Soc. Nat. Hist., 11 (1866), p. 93. (Гаити).

Син. *Carduelis dominicensis*, *Loximitris dominicensis*.

О. Гаити.

***Spinus pinus* (Wilson, 1810). Сосновый чиж.** Pine Siskin (вкл. 22)

Fringilla pinus Wilson, 1810, Amer. Ornithol. 2, p. 133, pl. 17, fig. 1. (Филадельфия).

Син. *Carduelis pinus*, *Chrysomitris pinus*.

S.p. pinus (Wilson, 1810): Аляска, Канада, з. и с.-в. США.

S.p. macroptera (Bonaparte, 1850): ц. и с.-з. Мексика.

S.p. perplexa van Rossem, 1938: ю. Мексика, з. Гватемала.

***Spinus atriceps* (Salvin, 1863). Гватемальский чиж.** Black-capped Siskin (вкл. 22)

Chrysomitris atriceps Salvin, 1863, Proc. Zool. Soc. London, p. 190. (Кесальтенанго).
Син. *Carduelis atriceps*.

Ю. Мексика, Гватемала.

***Spinus notatus* (Du Bus de Gisignies, 1847). Черногрудый, или Черноголовый чиж.** Black-headed Siskin (вкл. 22)

Carduelis notata Du Bus de Gisignies, 1847, Bull. Acad. Roy. Sci., Bruxelles, 14, pt. 2, p. 106. (Веракруз).

Син. *Chrysomitris notatus*.

S.n. notatus (Du Bus de Gisignies, 1847): в. и ц. Мексика, с. Гватемала.

S.n. forreri (Salvin et Godman, 1866): з. Мексика.

S.n. oleacea Griscom, 1932: Белиз, с. Никарагуа.

Род ***Sporagra*** Reichenbach, 1850.

Sporagra Reichenbach, 1850, Av. Syst. Nat., pl. 79. Тип, по последующему обозначению (Gray, 1855) *Fringilla magellanica* Vieillot.

***Sporagra barbata* (Molina, 1782). Бородатый чиж.** Black-chinned Siskin (вкл. 23)

Fringilla barbata Molina, 1782, Saggio Stor. Nat. Chile, p. 247 and 345. (Вальпарайсо).

Син. *Spinus barbata*, *Carduelis barbata*.

Ю. Чили, з. Аргентина.

***Sporagra xanthogastra* (Du Bus de Gisignies, 1855). Желтобрюхий чиж.** Yellow-bellied Siskin (вкл. 23)

Chrysomitris xanthogastra Du Bus, 1855, Bull. Acad. Roy. Sci., Bruxelles, 22, pt. 1, p. 152. (Колумбия).

Син. *Carduelis xanthogastra*, *Spinus xanthogastrus*.

S.x. xanthogastra (Du Bus de Gisignies, 1855): Коста Рика, Эквадор, Колумбия, Венесуэла.

S.x. stejnegeri (Sharpe, 1888): ю.-в. Перу, ц. Боливия.

***Sporagra olivacea* (von Berlepsch et Stolzmann, 1894). Оливковый чиж.** Olivaceous Siskin

Spinus olivaceus von Berlepsch and Stolzmann, 1894, Ibis, p. 387. (Перу).

Син. *Carduelis olivacea*, *Carduelis elaeochlora*.

Ю.-в. Эквадор, Перу, ц. Боливия.

***Sporagra magellanica* (Vieillot, 1805). Магелланов, или Капюшонный чиж.** Hooded Siskin (вкл. 23)

Fringilla magellanica Vieillot, 1805, Ois. Chant., pl. 30. (Буэнос Айрес).

Син. *Spinus magellanicus*, *Carduelis magellanica*, *Chrysomitris magellanica*.

S.m. capitalis (Cabanis, 1866): ц. Колумбия, ц. Эквадор, с.-з. Перу.

- S.m. paula* Todd, 1926: ю. Эквадор, ю.-з. Перу.
S.m. peruana von Berlepsch et Stolzmann: ц. Перу.
S.m. urubambensis Todd, 1926: ю. Перу, с. Чили.
S.m. santaecrucis Todd, 1926: ц. Боливия.
S.m. boliviana (Sharpe, 1888): ю. Боливия.
S.m. hoyi (König, 1981): ц. Анды (с.-з. Аргентина).
S.m. tucumana Todd, 1926: з. Анды.
S.m. alleni Ridgway, 1899: ю.-в. Боливия, з. Парагвай, с.-в. Аргентина.
S.m. icterica (Lichtenstein, 1823): в. и ю. Парагвай, ю.-в. Бразилия.
S.m. magellanica (Vieillot, 1805): Уругвай, в. Аргентина.
S.m. longirostris (Sharpe, 1888): ю. Венесуэла, з. Гайана, с. Бразилия.

Sporagra siemiradzkii (von Berlepsch et Taczanowski, 1884). **Шафрановый чиж**. Saffron Siskin

Chrysomitris siemiradzkii von Berlepsch et Taczanowski, 1883, Proc. Zool. Soc. London, p. 551. (Гуаякиль).

Син. *Spinus siemiradzkii*, *Carduelis siemiradzkii*.

Ю.-з. Эквадор, с.-з. Перу.

Sporagra yarrellii (Audubon, 1839). **Желтолицый чиж**. Yellow-faced Siskin
Fringilla mexicana Audubon, 1839, Ornith. Biogr., 5, p. 282, pl. 433, fig. 4. (Калифорния).

Син. *Spinus yarrellii*, *Carduelis yarrellii*.

С. Венесуэла, с.-в. Бразилия.

Sporagra cucullata (Swainson, 1820). **Красный чиж**. Red Siskin (вкл. 23)

Carduelis cucullata Swainson, 1820, Zool. Illus., 1, pl. 7. (Венесуэла).

Син. *Spinus cucullata*.

С.-в. Колумбия, с. Венесуэла, о. Тринидад.

Sporagra atrata (d'Orbigny et Lafresnaye, 1837). **Черный чиж**. Black Siskin (вкл. 23)

Carduelis atratus d'Orbigny et Lafresnaye, 1837, Mag. Zool.(Paris), 7, p.83. (Боливия).

Син. *Spinus atratus*.

Ю. Перу, ц. Боливия, с. Чили, з. Аргентина.

Sporagra uropygialis (Sclater, 1862). **Желтопоясничный чиж**. Yellow-rumped Siskin (вкл. 23)

Chrysomitris uropygialis P. L. Sclater, 1862, Cat. Coll. Amer. Birds, p. 125. (Чили).

Син. *Carduelis uropygialis*, *Spinus uropygialis*.

Ю. Перу, ю.-з. Боливия, ц. Чили, з. Аргентина.

Sporagra crassirostris (Landbeck, 1877). **Толстоклювый чиж**. Thick-billed Siskin (вкл. 23)

Chrysomitris crassirostris Landbeck, 1877, Zool. Garten, 18, p. 254. (Мендоза).

Син. *Carduelis crassirostris*, *Spinus crassirostris*.

S.c. amadoni George, 1964: ю.-в. Перу.

S.c. crassirostris (Landbeck, 1877): ю. Боливия, ц. Чили, с.-з. Аргентина.

Sporagra spinescens (Bonaparte, 1850). **Андский чиж**. Andean Siskin

Chrysomitris spinescens Bonaparte, 1850, Consp. Avium, 1, p. 517. (Санта-Фе-де-Богота).

Син. *Carduelis spinescens*, *Spinus spinescens*.

S.s. spinescens Bonaparte, 1850: с.-в. Колумбия, з. и с. Венесуэла.

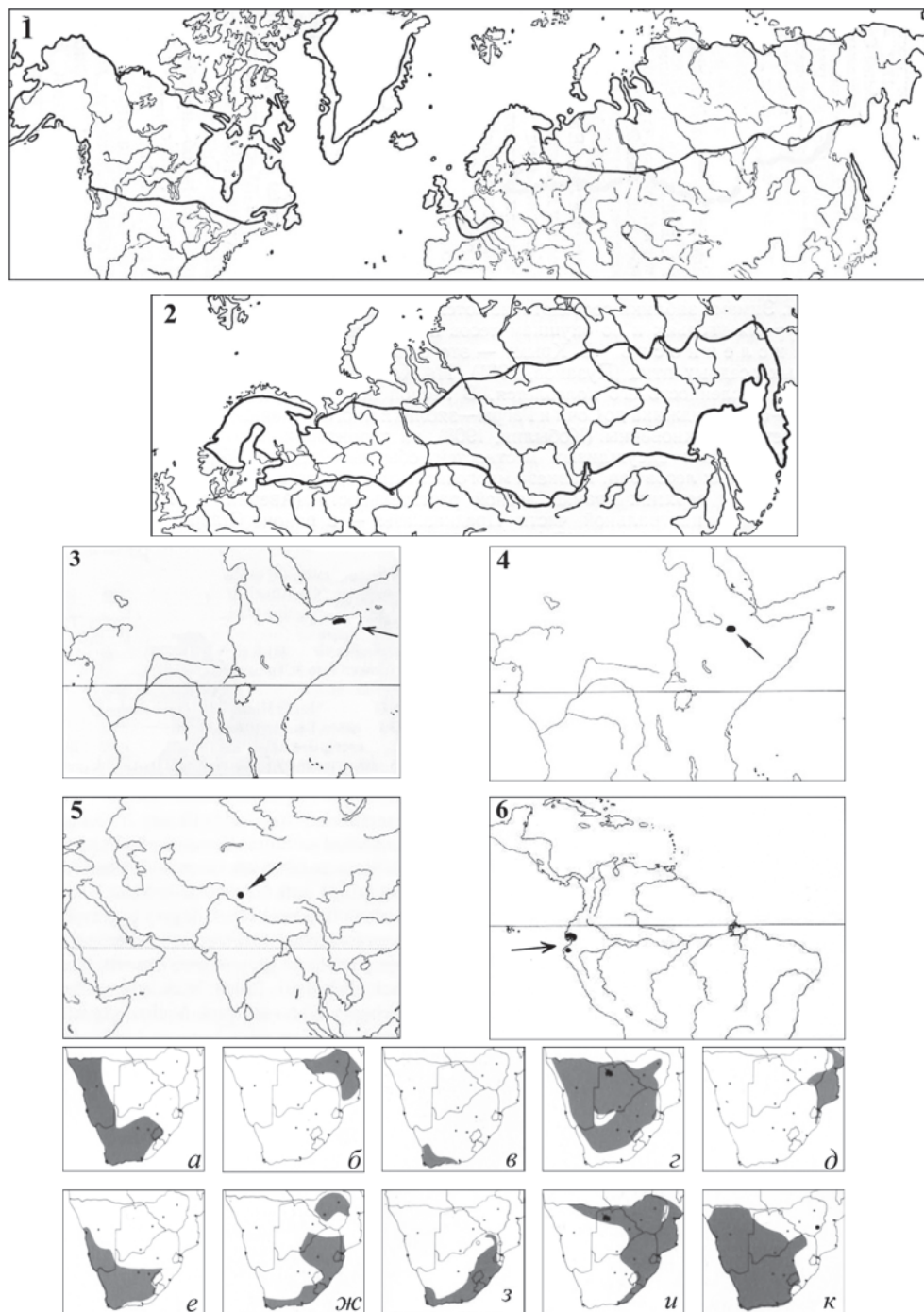
S.s. capitanea Bangs, 1898: с. Колумбия.

S.s. nigricauda Chapman, 1912: з. Колумбия, с. Эквадор.

1.2.2. Характеристика ареалов и экспансия вьюрковых

Как следует из сведений об ареалах вьюрковых из систематического каталога (предыдущий раздел), одни виды широкоареальные, у некоторых из них гнездовой ареал огромный, захватывающий и Палеарктику, и Неарктику, как, например, у обыкновенной чечётки, щура, клеста-еловика, а у других — весьма обширный ареал в пределах Палеарктики (обыкновенная чечевица, юрок), или в пределах Африки (пестроголовый и мозамбикский канареечные вьюрки), и наконец, есть узкоареальные виды, у которых ареал ограничен лишь несколькими сотнями или даже десятками квадратных километров. К редким узкоареальным охраняемым видам относятся: голубой зяблик, анкобэрский и желтогорлый канареечные вьюрки, красный (огненный), шафрановый и желтолицый чижи, сомалийская коноплянка (Винокуров, 1992) и ряд видов гавайских цветочниц (глава 4, табл. 4). Примеры разнообразных по величине ареалов приведены на рис. 7.

Как уже упоминалось выше (раздел 1.1.11), не обнаружено зависимости между величиной ареала и моно- или политипичностью вида, хотя казалось бы, что при широком ареале возможностей для внутривидового разнообразия значительно больше, поскольку оно может определяться разным направлением отбора. Тем не менее, оказалось, что существует связь между характером зимнего территориального распределения и степенью внутривидовой изменчивости у европейских воробьиных. По результатам кольцевания 13 видов воробьиных на юге восточной Прибалтики установлено, что между углом разлета птиц после прохождения точки кольцевания на осенней миграционной трассе и количеством подвидов в ареалах этих видов есть достоверная отрицательная корреляция: $-0,84$ при $p < 0,01$ (Паевский, 1975а). Следовательно, виды с более широким разлетом особей популяций во внегнездовое время имеют тенденцию к образованию меньшего количества внутривидовых форм. Среди исследованных видов было три вида вьюрковых — зяблик, юрок и чиж. При обсуждении полученного результата можно предположить, что широкий разлет неизбежно приводит к синхемии, т.е. совместной зимовке разных популяций, и к усилению генного обмена путем образования смешанных пар при возвращении на места размножения. Однако это



противоречит явлению филопатрии (см. раздел 5.2.1), и скорее всего сходная среда обуславливает и сходное действие отбора. Если вид, занимающий обширный гнездовой ареал, подвергается действию отбора в направлении специализации отдельных популяций в разных частях ареала, но этому противостоит интенсивная дисперсия, то изменчивость может иметь клинальный характер. Если же давление отбора на местах зимовки оказывается решающим для синхроничных популяций, то даже при незначительной степени генного обмена изменчивость может быть минимальной или отсутствовать.

Особый интерес представляют разорванные ареалы птиц. В Евразии наиболее яркий пример — ареал горной коноплянки, состоящий из трех обширных и совершенно обособленных частей, где обитают 11 внутривидовых форм, значительно отличающихся размерами и окраской оперения. Основная часть ареала охватывает горы Центральной Азии, Среднюю Азию и Казахстан, вторая часть включает Кавказ, Малую Азию и Иран, а третья — Британские острова, Норвегию и север Швеции, Финляндии и Кольского полуострова. Обзор опубликованных предположений о становлении такого необычного ареала этого вида и собственная гипотеза (Потапов, 2006) позволили представить такой путь его формирования. По-видимому, как предполагал Э. Штреземанн, первоначально образовался сплошной ареал во время одного из ледниковых периодов, но впоследствии, 18–20 тысяч лет назад, разделился. Обширные пространства тундростепей верхнего плейстоцена были для этих птиц вполне оптимальны благодаря тому, что для климата того времени были характерны практически бесснежные зимы. Разделение прежде единого ареала горной коноплянки и изоляция его северо-западной части были обусловлены возникновением и развитием на месте тундростепей сплошной лесной зоны из-за глобальных климатических изменений на рубеже плейстоцена и голоцена.

Географическое распространение птиц складывалось, как и у всех животных, под влиянием множества факторов, из которых наибольшее значение имели положение первичного очага происхождения отдельных групп видов и путь их эволюции, а в самое последнее время — весь комплекс антропогенных воздействий на природу. При региональном принципе деления Палеарктики на зоогеографические подобласти особое место всегда занимала специфическая орнитофауна Тибетского нагорья и Гималаев, являющаяся центром происхождения ряда фауни-

Рис. 7. Примеры гнездовых ареалов вьюрковых.

Наиболее обширные: 1 — обыкновенная чечётка, 2 — юрок. Самые крошечные: 3 — сомалийская коноплянка, 4 — желтогорлый канареечный вьюрок, 5 — горный вьюрок Силлема, 6 — шафрановый чиж. Последние два ряда — ареалы 10 видов канареечных вьюрков в пределах южной Африки из рода *Crithagra*: *a* — белогорлый, *б* — черноухий, *в* — белокрылый, *г* — черногорлый, *д* — лимонногрудый, *ж* — пестроголовый, *и* — мозамбикский, *к* — желтобрюхий, и из рода *Serinus*: *е* — черноголовый, *з* — серошейный.

стических комплексов (Бёме, 1975; Бёме, Банин, 2001; Белик, 2006). Различные горные ландшафты Тибета и Гималаев определяют своеобразие горных авифаун и их многочисленный видовой состав. Листопадные и хвойные, влажные и ксерофитные леса, пустынные и полупустынные горные ландшафты, горные степи и луга, — всё это способствовало эволюции в этих разнообразных условиях многочисленной орнитофауны. В наше время в субальпийской и альпийской фауне присутствует множество видов вьюрковых: дубоносы (черно-золотой, ошейниковый, пестрокрылый, арчовый), снегири (бурый, желтоспинный, красноголовый, сероголовый), горные вьюрки (гималайский, жемчужный, вьюрок Силлема), очковый и золотоголовый вьюрок, вьюрок Блэнфорда, черноголовая и гималайская зеленушки, и обилие видов чечевиц (высокогорная, большая, розовая, арчовая, красивая, краснопоясничная, красnobровая, пятнистая, винно-красная, трёхпоясная, белобровая, скальная, рододендровая, чечевица Эдвардса, чечевица Шарпа и алый вьюрок).

Несмотря на способности быстрого преодоления огромных пространств, расселение птиц в целом по сравнению с другими животными не происходит более быстрыми темпами. Существенное значение в ограничении гнездовых ареалов по отношению к обширности территорий, по которым передвигаются птицы вне периода размножения, имеют, с одной стороны, климатические факторы, с другой — закономерности территориальной дисперсии. Верность птиц определенной территории способствует тонкой адаптации к местным условиям (см. раздел 5.2.1). Это ограничивает расселение и облегчает процесс видообразования (Мауг, 1963), несмотря на отрицательную роль крайнего выражения стеноитности. В то же время расселение птиц путем дисперсии осуществляется в первую очередь молодыми особями. Чаще всего занятие новых для вида территорий происходит по направлениям путей весенних перелетов, при так называемой «продлонгации миграции», с каждой весной все далее от прежней границы ареала.

К классическим примерам быстрой экспансии относится расселение канареечного вьюрка и обыкновенной чечевицы. К концу XVIII века ареал канареечного вьюрка охватывал Испанию, Италию, часть Швейцарии и Балканы. С 1800 г. начинается расширение ареала этого вида (рис. 8), зарегистрированное во многих публикациях и обзорах (Мауг, 1926; Olsson, 1969; Nowak, 1971; Белик, 1977; Носков, Шапов, 1983; Бардин, 2001; Паевский, 2004; Кныш, 2011; Кныш, Малышок, 2015). Пространства к северу от Альп на территории Швейцарии он заселил в первые годы XIX века, затем постепенно распространялся по южной Франции, а во второй половине века и в начале XX века — в юго-западной и северо-восточной части страны. В Париже он загнезвился в 1874 г., однако в северную часть Франции он проник только в 1950–1960-е гг. Бельгию и Нидерланды заселил в начале XX века; первое гнездование в южной Англии зарегистрировано в 1967 г., а вскоре он был обнаружен и в Ирландии.

На территории Германии канареечный вьюрок был впервые отмечен в 1790 г. во Франкфурте-на-Майне. Бавария была заселена во второй половине XIX века.

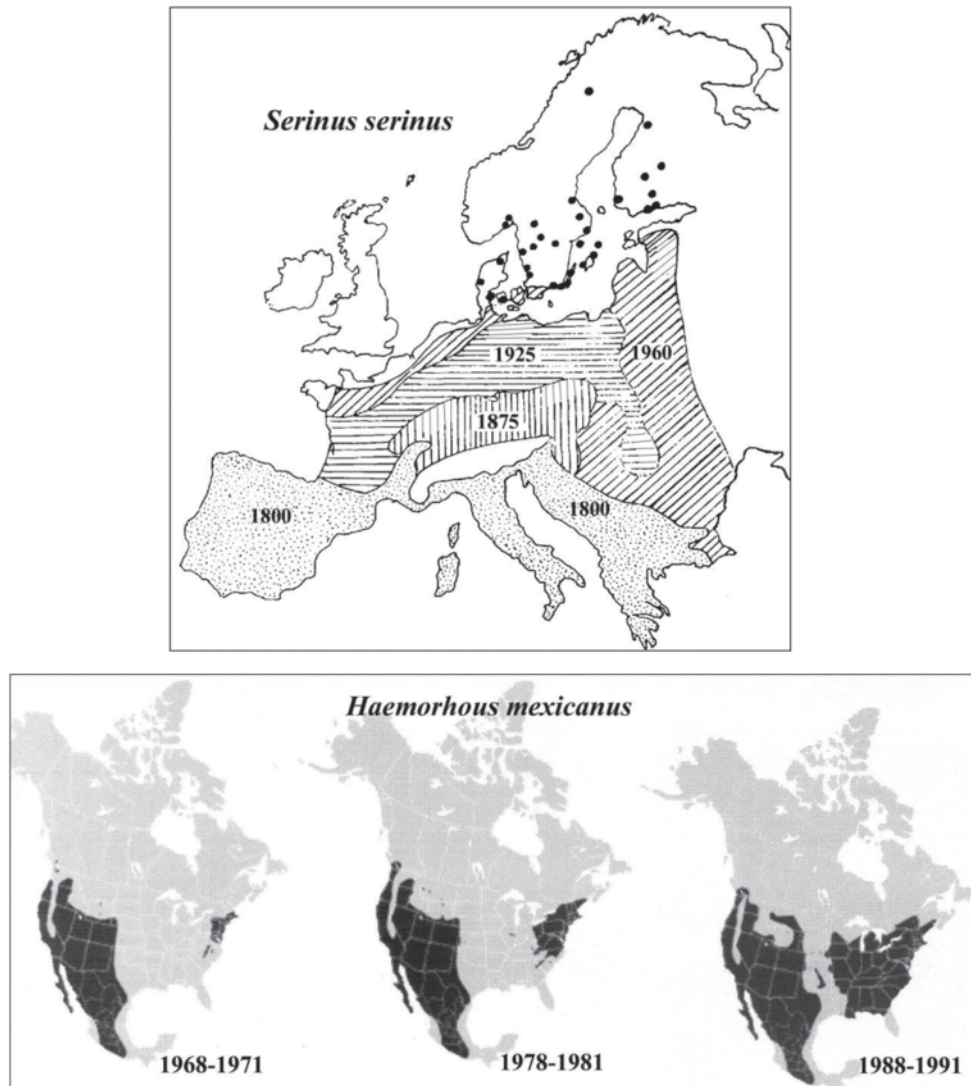


Рис. 8. Примеры экспансии вьюрковых. На верхнем рисунке европейский канареечный вьюрок за 1800–1970 гг. в Западной Европе (черные точки обозначают находки вида после 1968 г.), на нижнем — домовый вьюрок (мексиканская чечевица) в Северной Америке в 1960-е – 1990-е гг. По: Olsson, 1969 и Bird Life International.

В Берлин вьюрок добрался в 1877 г., в Гамбург и Росток — в 1915–1923 гг. В XIX и начале XX века заселил Австрию, Румынию, Чехословакию и Польшу. В Швеции стал гнездиться в 1940-е гг., в Финляндии — в 1967 г. В 1948–1949 гг. единичные гнездящиеся пары обнаружены возле Киева, хотя западную Украину и Молдавию заселил гораздо ранее, а в 1960–1970-х гг. отмечен на севере Сумской обл. В Латвии впервые был отмечен в 1935–1938 гг., а в Литве первое размножение установлено только в 1957 г. На северной части Куршской косы Балтийского моря автором в мае 1959 г. отмечены 8 поющих самцов, а в июле того же года возле г. Нида — молодые птицы. В Ленинградской обл. за период 1960–1964 гг. весной было поймано 30 птиц возле Ст. Петергофа, а в 1972–1973 гг. возле Усть-Нарвы установлено и гнездование. В Псковской обл. канареечные вьюрки появились в 1973 г., и гнездились в течение 6 лет, а потом внезапно исчезли.

В целом за 170 лет канареечный вьюрок заселил примерно 2,5 миллиона квадратных километров, что составляет почти половину его современного ареала. Скорость распространения была очень высокой, в среднем за год птицы занимали 14300 км². Первые регистрации вида чаще всего происходили в пунктах, отстоящих от предыдущих мест регистрации на расстояниях от 100 до 270 км. Это свидетельствует о том, что занятие новых территорий осуществлялось внезапными дальними бросками. Результаты кольцевания гнездящихся птиц и их птенцов показали, что из 80 окольцованных особей 62 птицы в следующие годы обнаружены не далее 10 км от места кольцевания, в то же время 5 особей улетели на 50 км, 7 особей — на 51–100 км, 3 особи — на 101–200 км, и по одной птице — на 323, 415 и 660 км. Следовательно, лишь примерно 20% популяций составляют особи, которые и осуществляют быструю экспансию вида.

Характер расселения канареечного вьюрка был полностью естественным процессом, без какого-либо влияния случайных интродукций. Расселение сопровождалось некоторым изменением в привязанности определенным биотопам. От лесных опушек, вырубок и отдельных куртин деревьев на холмах вьюрок перешел к обитанию в типичном культурном ландшафте — в парках, на кладбищах, в садах, в пригородах с разреженной растительностью и плотными колючими изгородями, т.е. как коренной обитатель Средиземноморья, нашел в европейских садах среду обитания, очень похожую на исконную (Белик, 1977). Быстрое расселение в северном направлении, считает Э. Майр (Maug, 1926), возможно, объясняется появлением в популяциях особей-мутантов, с новыми признаками стремления к экспансии.

Экспансия обыкновенной чечевицы в западном направлении была замечена почти два столетия назад, а потом многократно отмечалась орнитологами при последовательной регистрации в новых местах (Bozhko, 1980; Jung, 1983; Stjernberg, 1985; Бокотей, 1991; Wallace, 1999; Паевский, 2004). Первая стадия расселения происходила с начала XIX века, когда чечевица достигла юго-восточной Финляндии, восточной Германии, Чехословакии и Австрии. В новых местах обитания чечевица долгое время оставалась редким видом и гнездование отмеча-

лось лишь изредка. До начала XX века она размножалась спорадически, отдельными парами на юго-востоке Финляндии, на востоке и юго-востоке Польши, но начиная с последнего десятилетия XVIII и до середины XIX века количество наблюдаемых особей чечевиц постепенно росло. Южная граница ареала в этой части Европы тогда проходила по верховьям рек Буга и Днестра, южным склонам Татр, южной Силезии. Однако в следующий период, с 1880 по 1930 г., чечевица исчезает из многих районов, и южная граница ареала поднимается до Померании и Мазурской области. Новая, вторая волна экспансии чечевицы начинается в 1930-е гг. с пиком в 1960–1970-е гг. На территории Ленинградской обл. чечевица была обычным видом еще в конце XIX века, но в 1940–1950-е гг. численность ее резко возросла, особенно в пригородных и городских парках. Одновременно увеличилась численность в Финляндии, Карелии и во многих местах европейской части СССР. Гнездовой ареал достигает побережий Белого моря, а в Финляндии — 64° с.ш. В последующие годы численность чечевиц продолжала увеличиваться, а ареал расширяться к северу. В Швеции количество наблюдаемых птиц возросло от 30 в 1959 г. до 1400 в 1974 г. К настоящему времени гнездовой ареал чечевицы в Скандинавии перешел Северный полярный круг, на границе Швеции и Финляндии доходит до 67° с.ш., занимает большую часть Швеции и южную часть Норвегии.

Расширение ареала на запад, в Польше и Германии, в большей степени проходило вдоль побережий Балтийского и Северного морей. В восточной Германии чечевица регулярно гнездится с 1968 г., в западной — с 1982 г., в Нижней Саксонии — с 1985 г., на о. Гельголанд — с 1987 г. Украину, Чехословакию, Австрию, Югославию и Швейцарию чечевица заселила в период с 1959 по 1985 г. В Нидерландах первое размножение зарегистрировано в 1987 г., а в Шотландии — в 1982 г. Основная волна вторжения чечевицы на Британские острова началась весной 1992 г. по всему восточному побережью, что привело в том же году к первым случаям гнездования в собственно Англии.

О причинах экспансии чечевицы высказаны разные предположения. Основные из них сводятся к росту численности популяций, вызванному погодными условиями. В годы, предшествовавшие второй волне экспансии, майские и июньские температуры воздуха были значительно выше, чем до этого, и, соответственно, развитие растительности было значительно ускорено. А успешность размножения чечевицы напрямую зависит от скрытного расположения ее довольно заметного гнезда. Раннее развитие листвы обеспечивает лучшую защиту от хищников. Помимо этого, в XX веке произошли существенные ландшафтные изменения в европейской части СССР, в Финляндии и Швеции, способствовавшие повсеместному появлению подходящих для чечевицы биотопов: вырубки и прочистки в сплошных лесных массивах, расширение пригородных поселений человека, вторичное облесение заброшенных земель. Натальная филопатрия у чечевицы выражена в гораздо меньшей степени, чем у других видов птиц, и весеннее оседание молодых птиц в новых районах более вероятно. Высокие температуры

воздуха, как во время послегнездовой дисперсии, так и во время весенней миграции, стимулируют птиц-первогодков к более активному разлету и занятию новых территорий.

Обыкновенный дубонос до 1960-х гг. был в Ленинградской обл. очень редким видом, но начиная с середины этого десятилетия в крупных парках Пушкина, Петергофа, Павловска, Гатчины стали находить его гнёзда. Автором, в частности, 13 июня 1967 г. в Гатчинском парке обнаружено гнездо с кладкой, впоследствии разоренное. В 1970-х гг. гнездование дубоноса отмечено на Карельском перешейке, в Финляндии и в Вологодской обл. (Мальчевский, Пукинский, 1983). С 1973 г. началась экспансия дубоноса в Карелию, где первые гнезда также были обнаружены в парках и садах городов, и за 5 лет этот вид освоил всю южную Карелию; наибольшей интенсивности экспансия достигла в 1978 и 1979 гг., хотя в следующие годы число встреч дубоноса резко сократилось (Хохлова и др., 1983; Зимин и др., 1993). На Ладожском орнитологическом стационаре в Гумбарицах первых дубоносов стали регистрировать с 1968 г., а с 1973 г. они регулярно появлялись на весеннем и осеннем пролёте, и численность перемещающихся в отдельные годы доходила до 300 птиц за сезон (Носков и др., 1981).

В последние годы наблюдается постепенное расселение обыкновенной зеленушки и в северном, и в восточном направлении. Продвигаясь на север, зеленушка недавно, с 1999 г. стала гнездиться на Кольском полуострове (Коханов, 2004) и в Мурманске (Большаков, 2010). Гораздо ранее она стала продвигаться за Уральские горы, где до этого регистрировалась только как залетный вид. В 1975 г. зеленушка была впервые найдена гнездящейся у Тюмени, а в 1978 г. — на гнездовье у Томска, где её численность в 1980-е гг. доходила до 5–7 особей в садах и парках (Миловидов, 1990). В Новосибирской области она остаётся ещё относительно редким гнездящимся видом, хотя для этого региона уже известно более 10 случаев её гнездования (Жуков, 2012).

Расселение зяблика в восточном направлении, в Восточную Сибирь, происходило в основном во второй половине XX века, и к настоящему времени зяблик там довольно широко распространен. Продвижение ареала на восток и север продолжается и сейчас, в частности на западном побережье Южного Байкала, в Забайкальском крае и Амурской области. В последние годы он отмечается во многих типах местообитаний, но наибольшей плотности достигает во вторичных березово-осиновых лесах (Горошко, Бальжимаева, 2013; Мельников, 2015).

В Северной Америке наиболее известный пример расселения вьюрковых — экспансия домового вьюрка. Его исходный ареал — юго-западные штаты США и Мексика, но за счет естественного расселения и частично интродукции теперь он является многочисленным видом на всей территории континента. Впервые залетные птицы были обнаружены в бассейне р. Колумбия в 1885 г. Впоследствии некоторое количество птиц интродуцировано в восточные штаты, а в 1940 г. клеточные птицы были выпущены в Нью-Йорке. По данным рождественских учетов

птиц, его распространение по Северной Америке шло очень быстрыми темпами (Bird Life International, рис. 8). Возле населенных пунктов этот вид конкурирует с двумя родственными видами, вьюрком Кассина и пурпурным вьюрком, и снижение численности последнего связывают с этой конкуренцией.

Все факторы, которыми пытались объяснить причины наблюдавшихся экспансий разных видов птиц, можно свести к нескольким группам: а) климатические изменения, б) ландшафтные изменения, в том числе антропогенного характера, в) внутривидовые процессы, приводящие к росту численности или к генетическим сдвигам. Повидимому, любое естественное расширение ареала зиждется на демографической основе стабильного превышения рождаемости над смертностью и превышения нормальной плотности популяций. В противном случае было бы возможным сокращение ареала или превращение его из сплошного в ареал кружевного типа. Следовательно, упомянутые факторы могут приводить прежде всего к росту численности популяций и как следствие — к расселению вида на новые территории. Для птиц рост численности может определяться повышением продуктивности размножения тремя путями: повышением успешности каждой попытки гнездования, увеличением количества кладок за один сезон гнездования, и снижением смертности самостоятельных молодых особей, независимых от родительской опеки. Во всех этих случаях более благоприятные погодные условия могут играть важнейшую роль. В последнее время в связи с глобальным потеплением климата северные границы ареалов многих северных птиц сдвигались в северном направлении в среднем на 6 км за 10 лет (Parmesan, Yohe, 2003).

Глава 2. НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ ВЬЮРКОВЫХ

В этой главе преимущественное внимание уделено тем морфологическим структурам вьюрковых, которые по ряду характеристик могут служить важными признаками при обсуждении адаптаций этой группы, её систематики, а также при определении пола и возраста птиц.

Одна из морфологических особенностей вьюрковых — количество функциональных первостепенных маховых перьев в качестве систематического признака — уже подробно обсуждалась в разделе 1.1.4.

2.1. Особенности черепа и челюстного аппарата

Огромное разнообразие певчих воробьиных определяется освоением ими широчайшего спектра экологических ниш, что связано в первую очередь с конструкцией, биомеханикой и функционированием ротового аппарата. Его морфофункциональные характеристики — основной компонент трофических адаптаций певчих птиц (Калякин, 2011). Морфологические исследования вьюрковых и других конусоклювых, прежде всего их черепа, как уже было отмечено ранее (раздел 1.1.1), приводили исследователей к разным выводам об их родственных отношениях. Изучение систематики вьюрковых на основании морфологии черепа, проведенные Г. Тордоффом (Tordoff, 1954) дали ему возможность заключить, что сам по себе сильный конический клюв, которым прежде всего характеризуется большинство вьюрковых, представляет собой весьма адаптивную структуру и не может быть таксономическим признаком семейства, и лишь по отдельным его наиболее консервативным частям можно судить о родственных связях отдельных групп птиц. Однако в целом функционально-морфологические исследования челюстного аппарата птиц имеют важный общебиологический интерес, поскольку именно трофические связи могут прояснить отдельные звенья эволюционного процесса, приведшего к современному состоянию класса птиц (Юдин, 1970; Дзержинский, 1972). Специальные исследования челюстного аппарата вьюрковых и других конусоклювых птиц (Некрасов, 1958, 1961, 1964, 1968, 1978; Коблик, 1994а, б, 2007) позволили четко представить не только особенности строения, но и детали функционирования клюва в процессе механической обработки семян перед их проглатыванием.

Череп вьюрковых относится к кинетическим черепам, у которых есть два подвижно связанных отдела — челюстной и затылочный. Верхняя челюсть подвижна только по отношению к черепной коробке из-за гибкой зоны в предглазничной области (лобно-носовой шарнир), а сама по себе представляет жесткую конструкцию. Костная часть клюва состоит из непарной межчелюстной кости и парных челюстных, квадратных, крыловидных, небных и квадратно-скуловых.

Форму клюва определяет прежде всего межчелюстная кость, тремя отростками соединяющаяся с лобными, челюстными и нёбными костями (рис. 9). Средством причленения нижней челюсти к черепу служит квадратная кость. Она же системой перекладин в виде скуловых дуг и подвижно сочлененных нёбной и крыловидной костей соединяется с верхней челюстью. Ряд отдельных элементов челюстного аппарата соединен связками из плотной соединительной ткани. Изучение сочленения и связи отдельных костных элементов очень важно, так как

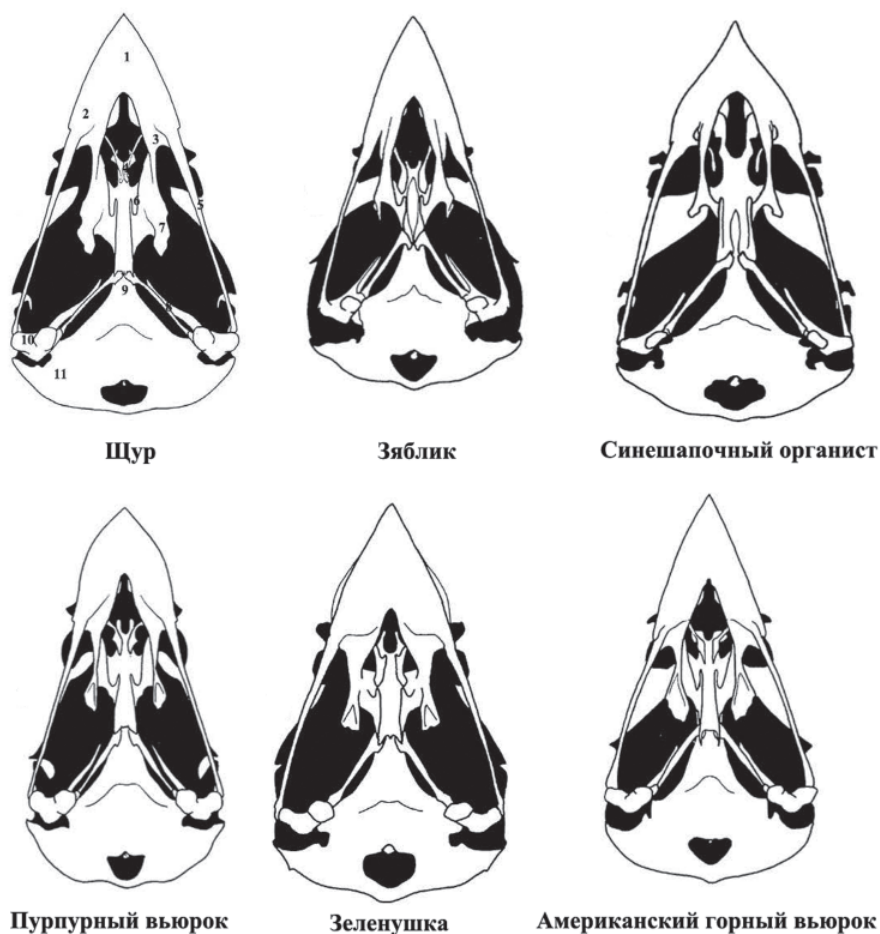


Рис. 9. Схематическое изображение черепов некоторых выюрковых с деталями соотношения нёбных и других костей. На рисунке черепа щура в качестве образца для всех приведенных черепов цифрами обозначены кости: 1 — межчелюстная, 2 — верхнечелюстные, 3 — нёбночелюстные, 4 — сошник, 5 — скуловые, 6 и 7 — нёбные отростки, 8 — крыловидные, 9 — клюв клиновидной кости, 10 — квадратные, 11 — чешуйчатая кость (из: Tordoff, 1954).

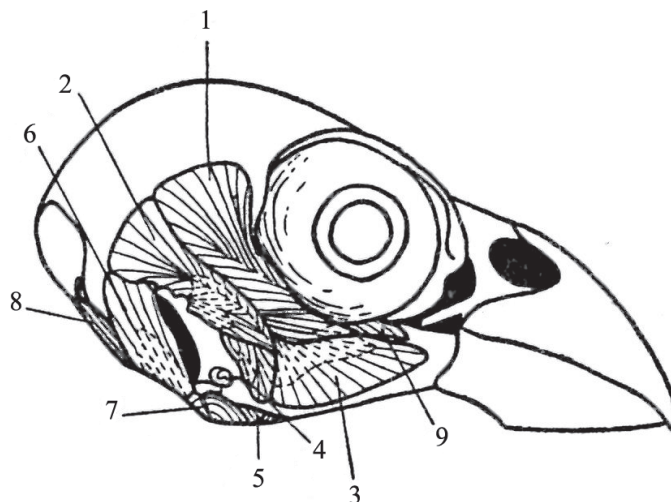


Рис. 10. Голова обыкновенной чечевицы с отпрепарированной поверхностной челюстной мускулатурой.

1 — musculus adductor mandibulae externus, ростральная доля, 2 — то же, каудальная доля, 3 — то же, вентральная доля, 4 — m. adductor mandibulae posterior, 5 — m. pterygoideus, 6 — m. depressor mandibulae, 7 — m. stylohyoideus, 8 — m. geniohyoideus, 9 — m. pseudotemporalis superficialis (из: Некрасов, 1964).

это определяет всю систему движений челюстей. Это движение начинается давлением открывающейся нижней челюсти на квадратную кость, передающую движение клюву через квадратно-скуловую, скуловую, верхнечелюстную, крыловидную и небную кости.

Особенности челюстной мускулатуры большинства вьюрковых (рис. 10), по исследованиям Б.В. Некрасова (1961, 1978) состоят в следующем. Почти все их челюстные мускулы значительно превосходят по относительной к черепу величине такие же мускулы наименее специализированных представителей насекомоядных певчих птиц и по сравнению с ними имеют более сложную перистую структуру. Мускулатура языка также развита несравненно сильнее, чем у насекомоядных, в связи с тем, что у большинства видов вьюрковых язык активно участвует в процессе механической обработки семян в клюве, совершая сложные движения. Его форма также изменилась: в концевой части языка вьюрковых появилась мягкая соединительнотканная подушечка, что обеспечивает крепкое сцепление языка с перемещаемым семенем. Медиальная порция поверхностного ложновисочного мускула, по сравнению с таковым насекомоядных птиц, приобрела дополнительное мясистое окончание, продвинутое далеко вперед. У подсемейств зябликовых и щеглиных существуют четкие различия в особенностях строения и расположения одной из частей крыловидного мускула. В целом большинство отличий челюстной мускулатуры вьюрковых (не считая ряда видов из

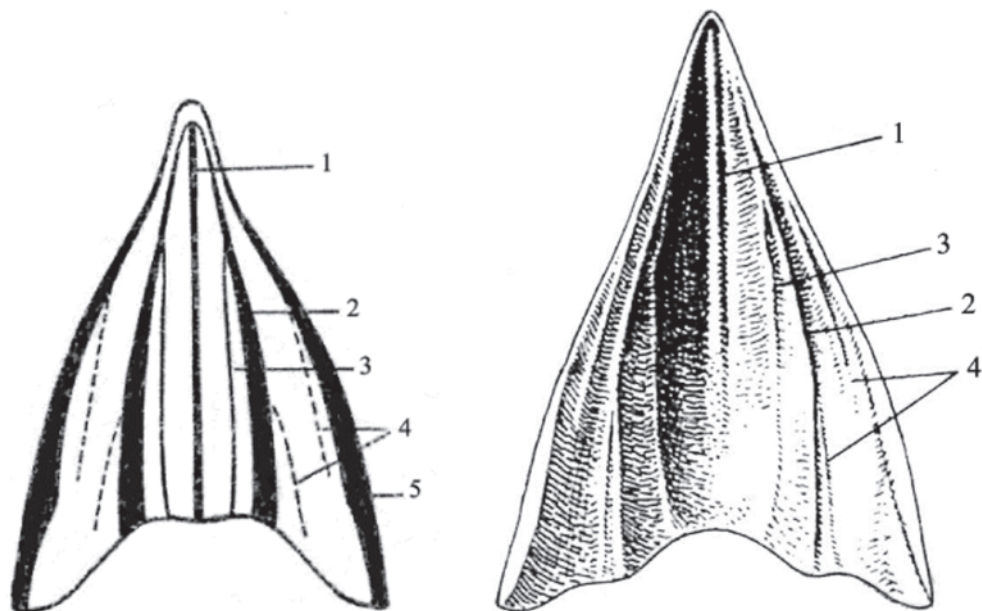


Рис. 11. Строение рогового нёба вьюрковых.

Слева — общая схема валиков, справа — роговое нёбо обыкновенной зеленушки. Валики: 1 — срединный, 2 — боковой, 3 — промежуточный, 4 — дополнительные, 5 — режущий край челюсти (из: Некрасов, 1968, 1978).

трибы Drepanidini) от таковой насекомоядных отмечаются также и у ряда других семейств конусоклювых птиц.

Клюв большинства вьюрковых птиц (без ряда видов гавайских цветочниц) относительно короткий по сравнению с клювами насекомоядных птиц, крепкий, конической формы или же в форме закругленного конуса (как, например, у снегирей). Концы челюстей заострены, поскольку вся вершинная часть клюва сжата по бокам. Рамфотека, т.е. роговой чехол клюва, весьма твердая и достигает особенно большой толщины на нёбе и на краях нижней челюсти.

Роговое нёбо вьюрковых образует поверхность довольно сложного строения. Оно имеет несколько, до семи, продольных валиков, основных из них пять. Наиболее часто эти валики расположены следующим образом. В середине нёба находится непарный срединный валик с одинаковой толщиной по всей своей длине, далее к краям клюва проходит пара промежуточных валиков, а между ними и режущим краем надклювья находится пара боковых валиков (рис. 11). Продольные углубления между краем надклювья и боковыми валиками достигают наибольшей глубины в основании клюва. Режущие края подклювья в виде острых лезвий входят при закрытом клюве в боковые углубления. Такая конструкция рогового нёба характерна почти для всех семяядных вьюрковых, хотя в деталях может и

отличаться. Например, у снегирей рода *Pyrrhula* и дубоносов рода *Coccothraustes* отсутствует промежуточная пара валиков.

Значительная подвижность верхней челюсти вьюрковых обуславливает особенности процесса шелушения семян. Механически этот процесс происходит следующим образом (Некрасов, 1958, 1961; Коблик, 2001). Любое семя, независимо от его формы и свойств оболочки, устанавливается языком в одно из боковых углублений рогового нёба, левое или правое, челюсти смыкаются и оболочка семени взрезается острым режущим лезвием подклювья. Далее лезвие проникает в пространство между оболочкой семени и ядром. Затем горизонтальными движениями нижней челюсти, а также движениями надклювья и подклювья относительно друг друга в вертикальном направлении оболочка полностью отделяется от ядра, выходит из клюва вбок в распластанном виде и отбрасывается, а ядро подвижным языком поворачивается параллельно боковому углублению. Мелкие семена обрабатываются ближе к концу клюва, а крупные — ближе к его основанию.

Сравнение строения и функции клюва вьюрковых, ткачиковых и овсянковых показало, что техника шелушения семян, как и строение рогового нёба, специфична. Однако среди овсянковых есть виды и группы видов с разной морфологией рамфотеки, в том числе и похожие на вьюрковый тип строения и функции. А овсянковый способ шелушения семян могут применять и дубоносы: у них в задней части рогового нёба есть плоская ребристая площадка, где оболочка зерна раздавливается, а не взрезается. Сравнение техники шелушения семян у представителей рода *Carduelis* и астрильдов показало, что она различается, но различия объясняются не столько строением черепа, сколько степенью развития челюстной мускулатуры — у *Carduelis* она развита сильнее (Bout, van der Meij, 2001).

В заключение следует подчеркнуть, что уникальной особенностью вьюрковых, присущей большинству видам и отличающей их от большинства других воробьиных птиц, является именно сочетание особого строения рогового нёба с заостренностью режущего края подклювья. Эта особенность отражает адаптации существенного биологического значения, поскольку удаление оболочек семян повышает коэффициент полезного действия пищеварительной системы, а потому и поддерживается естественным отбором.

2.2. Пневматизация черепа

Вьюрковые, как и все воробьиные, появляются на свет с непневматизированным черепом и процесс его пневматизации продолжается в течение первых месяцев жизни. В первые дни после вылета из гнезд свод черепа состоит из одного слоя кости. Второй слой кости формируется под первым, закладываясь обычно в затылочной области и заканчиваясь на лбу. Между слоями находятся небольшие костные подпорки. Циркуляция воздуха между этими слоями осуществляется за

счет воздушных мешков носовой и ушной областей. Пневматизация и состоит в появлении и сохранении воздушных полостей между двумя костными слоями свода черепа птицы.

У многих видов неворобьиных птиц пневматизация завершается к тому времени, когда молодые птицы достигают размера взрослых птиц. У воробьиных же процесс пневматизации только начинается к этому времени, т.е. после вылета из гнезд. Эти различия связаны с разным развитием мозга у неворобьиных и воробьиных. У неворобьиных мозг растет непрерывно до окончательного взрослого размера. У воробьиных развитие мозга проходит через фазы, когда мозг молодых птиц превышает массу и объем мозга взрослых птиц, а затем сжимается до финального размера вследствие потери жидкости. При этом свод черепа молодых птиц остается непневматизированным до достижения своего максимального размера, а пневматизация начинается только при начале процесса сокращения размера мозга (обзор: Jenni, Winkler, 1994).

У разных видов воробьиных на весь процесс пневматизации требуется разное время — от двух до восьми месяцев. Поскольку этот процесс проходит по мере взросления птицы, то стадия пневматизации является указанием возраста в этот период жизни. На очищенных коллекционных экземплярах различия между пневматизированными и непневматизированными участками свода черепа хорошо видны: непневматизированные участки прозрачные, глянцевые, желтоватые, а пневматизированные — матовые, молочно-белые, испещренные точками — местами прикрепления костных подпорок между костными слоями (рис. 12). У живых птиц через тонкую кожу также можно увидеть границу между пневматизированными и непневматизированными участками и таким образом определить возраст птицы, что часто используется орнитологами при кольцевании при за-

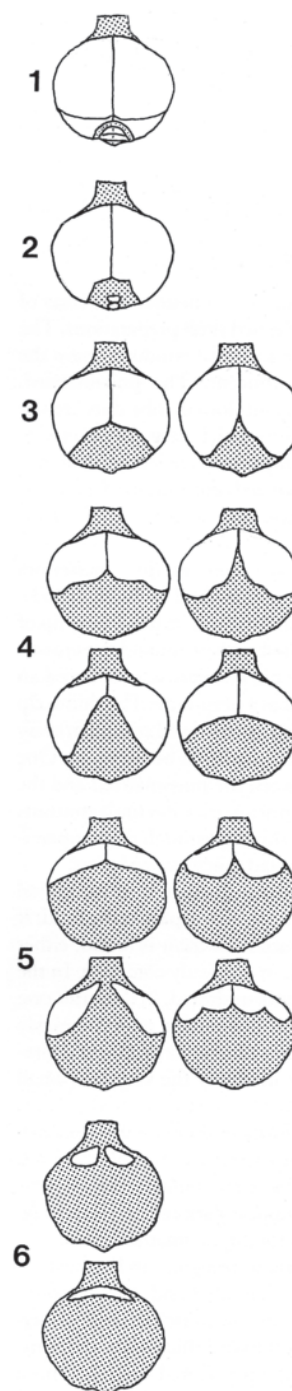


Рис. 12. Схематическое изображение последовательных стадий (1—6) пневматизации черепа и их вариаций у воробьиных птиц (из: Jenni, Winkler, 1994).

труднениях в определении возраста по другим признакам. Фиксируя голову птицы одной рукой, другой рукой смачивают перья на темени и раздвигают их влево и вправо. Через образовавшееся окошко, передвигая его, можно обнаружить границу пневматизированного и непневматизированного участков (Виноградова и др., 1976; Pyle et al., 1987; Svensson, 1992). Летом эта граница обычно видна в затылочной области, а осенью — в передней части черепа. Если границу не удастся увидеть, то это может означать либо не начавшуюся пневматизацию, либо уже завершённую.

У вьюрковых такой способ применяют редко, поскольку у них возраст достаточно хорошо определяется по особенностям оперения (см. раздел 2.4.3). Кроме того, применение этого метода возможно не для всех видов, например у дубоносов кожа на черепе слишком толстая для просмотра. Однако для многих видов он может оказаться полезным как независимый критерий для проверки каких-то других, не всегда очевидных признаков возраста.

По материалам исследования мигрирующих птиц в южной Европе самое раннее завершение пневматизации черепа отмечено у отдельных особей зяблика и чижа в конце второй декады сентября, у зеленушки и коноплянки — в первой декаде октября, а у юрка и чечётки — во второй декаде октября (Jenni, Winkler, 1994).

2.3. Подъязычные мешки вьюрковых

Ротовая полость (полость клюва) всех птиц выстлана слизистой оболочкой, и дно ротовой полости заполнено телом языка, весьма разнообразного и по форме, и по размерам, даже в пределах семейства, в том числе и у вьюрковых. Под языком у некоторых видов птиц находится полость, способные сильно растягиваться в некоторые сезоны года. Их называют подъязычными, или шейными мешками (по-английски “gular, or throat sacks”, или “buccal, or sublingual pouches”, т.е. горловые, или внутриротовые, или подъязычные мешки) и служат они вместилищем для временного хранения собираемой пищи. О существовании у птиц подъязычных мешков очень мало данных. До сих пор тщательно не изучено их строение и функционирование, а также их наличие в разных группах птиц. Публикации по обсуждаемой теме на примере отдельных видов ограничиваются несколькими краткими упоминаниями в сводках по орнитофауне ряда регионов и лишь в семи специальных статьях, иногда с обзором имеющихся сведений у других птиц. Однако пять из этих статей посвящены подъязычным мешкам вьюрковых птиц (Miller, 1941; French, 1954; Niethammer, 1966; Ковшарь, Некрасов, 1967; Баккал, 2013). Последние две статьи — обзорные, с подробным обсуждением морфологии, встречаемости у разных видов и адаптивном значении подъязычных мешков. Все эти сведения можно кратко суммировать следующим образом.

К настоящему времени подъязычные мешки как специальные морфологические образования обнаружены у восьми видов вьюрковых: американского, ги-

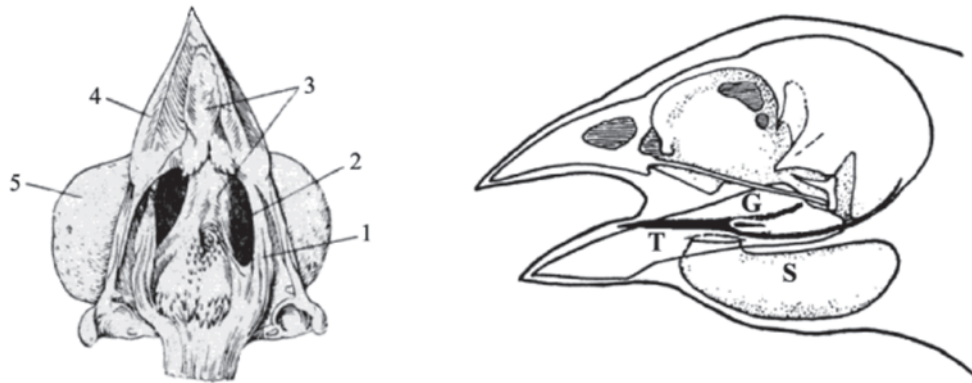


Рис. 13. Подъязычные мешки вьюрковых.

Слева — открытое подклювье краснокрылого чечевичника с растянутыми подъязычными мешками. 1 — выстилка ротовой полости, 2 — входное отверстие правого мешка, 3 — язык, 4 — роговой чехол подклювья, 5 — левый мешок (из: Ковшарь, Некрасов, 1967). Справа — схема внутренних элементов головы американского горного вьюрка. S — левый подъязычный мешок, T — язык, G — голосовая щель (из: Miller, 1941).

малайского и жемчужного горных вьюрков, краснокрылого чечевичника, щура, обыкновенного, пустынного и серого снегиря. У видов, мешки которых были непосредственно обследованы, устройство последних было одинаково и они представляли собой две рядом расположенные под языком полости, тянущиеся и расширяющиеся в каудальном направлении. Входные отверстия мешков располагались по бокам основания языка (рис. 13). Ткань мешков весьма растяжима и их совместный объем может достигать полтора кубического сантиметра и более, а в полностью спавшемся состоянии мешки, например, у щура и снегиря, могут не превышать 2–3 мм и быть совершенно незаметными (Newton, 1972). Наполненные кормом мешки значительно выдаются за дно ротовой полости и настолько выпячивают кожу подбородка, что перья на нем встают торчком (Потапов, 1966). При кормлении птенцов птица проделывает целый ряд специальных телодвижений, помогающих ей освободить наполненные подъязычные мешки — несколько раз опускать в разные стороны и поднимать голову, вытягивать шею, выдавливая содержимое. Это отмечалось разными исследователями и у разных вышеперечисленных видов.

Несомненное преимущество появления в процессе эволюции обсуждаемых образований имеется у тех видов птиц, которые вынуждены собирать корм для птенцов далеко от гнездовой территории, улетаая надолго, а благодаря функционированию подъязычных мешков сокращать и силы, и время. За один прилет кормящая птица оделяет пищей сразу весь выводок, причем мелкими пищевыми объектами. У некоторых из этих видов (американского горного вьюрка, серого снегиря) в подъязычных мешках переносятся не только семена, но и насекомые и пауки.

Наличие подклюзчатых мешков пока обнаружено лишь у нескольких видов вьюрковых, но другие виды из этого семейства тоже характеризуются редкими посещениями гнезд для кормления птенцов в связи с далекими полетами за пищей. Например, кавказские большие чечевицы свой растяжимый эластичный пищевод целиком заполняли семенами, уплотняя его содержимое боковыми движениями шеи и головы (Лоскот, 1991). По-видимому, явление переноса пищи в подклюзчатых мешках требует дальнейшего широкого изучения на разных видах вьюрковых.

2.4. Оперение и его линька

Оперение вьюрковых плотное, разнообразных цветовых вариаций, у большинства видов — с четко выраженным половым диморфизмом окраски. Помимо уникальной функции перьев в осуществлении полета, они образуют у птиц необходимую аэродинамическую форму, а также теплоизоляционный слой, играя основную роль в терморегуляции, и формируют почти невесомый и гибкий защитный барьер от механических воздействий, влажности и солнечной радиации. Внешний вид птиц также в первую очередь определяется оперением. У воробьиных большинство перьев — контурные (*реппае*, или *plumae*), и они образуют поверхность оперения и придают птице её форму и окраску. Здесь существует выработанный эволюцией компромисс между заметностью и защитной окраской перьев, т.е. между сигнальной и криптической окраской в разные сезоны года и у птиц разного возраста и пола.

Интерес человека к окраске оперения птиц имеет длинную историю, от эстетического наслаждения цветом и украшающими элементами до научных проблем определения таксонов и теории полового отбора Чарльза Дарвина. В систематике окраска оперения сыграла значительную роль, особенно на уровне подвидов. Следует, однако, заметить, что существование индивидуальных, половых, возрастных и сезонных отличий весьма осложняет беспристрастный анализ географической изменчивости. У самих птиц цвет оперения служит разнообразным жизненным целям, включая видовое и внутривидовое распознавание в целях размножения и препятствие для межвидовой гибридизации, разные виды сигнализации и демонстративного поведения, а также охранную роль камуфляжа в естественных условиях.

Среди позвоночных животных именно у птиц встречается наибольшее разнообразие пигментных окрасок внешних покровов. Два типа пигментов, меланины и каротиноиды, играют основную роль в становлении рисунка перьев. Меланины придают всевозможные оттенки черного и красноватого цвета, а разнообразные каротиноиды (ксантофилл, каротин, порфирин, птилопин и другие), составляющие основную часть липохромов как жирных красящих веществ, создают палитру наиболее ярких окрасок. Цвет оперения, однако, зависит не только от пигментов, но и от разных вариаций сочетания пигментов со структурными особенностями пера и физическими деталями микроскопического строения, что

определяет разную лучепреломляемость. Белые перья, лишенные пигмента, представляют простейшую структурную окраску. Многие другие структурные окраски, в основном синих, голубых и зеленых оттенков, образуются при комбинации пигментного слоя в нескольких рядах клеток с утолщенными стенками, накрытых прозрачными клетками коркового слоя. А шелковистый отлив ряда перьев обусловлен зеркальной поверхностью длинных боронок пера, лишенных крючочков. Обнашивание структурных элементов на поверхности и вершинах перьев приводит к изменению их окраски (Войткевич, 1962).

Несмотря на долгую историю научного интереса к окраске оперения птиц, первые попытки инструментально анализировать и сравнительно оценивать цвет перьев начались лишь в 1970-е гг. Практически все исследования такого рода требовали особых методов, позволяющих анализировать цвет пера на уровне особи, популяции и вида. Обзор этих методов и всех результатов, как в отношении измерения и механизмов продуцирования цвета, так и в отношении факторов, контролирующих выраженность цвета перьев, а также функции и эволюции цвета оперения, сосредоточены в специальной двухтомной сводке (Hill, McGraw, 2006).

Важным разделом изучения окраски оперения птиц явились типологизация расцветки и рисунка, оценка эволюционного значения их элементов и выявление связей между характером рисунка и степенью родства таксонов. У воробьиных основной формой рисунка оперения являются пластроны, т.е. дискретные элементы окраски, возникающие путем сочетания сходных по рисунку партий перьев. Эволюция окраски оперения в классе птиц шла по пути последовательного отказа от её криптической функции под влиянием прежде всего полового отбора (Мосалов, 2001; Коблик, Мосалов, 2006).

2.4.1. Половой дихроматизм вьюрковых

У большинства вьюрковых половой дихроматизм оперения выражен очень ярко, и оперение самцов, как правило, отличается гораздо более яркой цветной окраской, чем у самок, как и у большинства птиц. Однако у ряда видов не удается, по крайней мере на расстоянии, увидеть половые различия в окраске оперения, и лишь при ближайшем рассмотрении можно обнаружить незначительные отличия на некоторых участках перьев, чаще всего в интенсивности цвета (ярче или тусклее). Например, у большого черноголового дубоноса самка и самец окрашены одинаково, но у самки чуть более тусклый цвет крыльев и не столь интенсивный синий блеск на второстепенных маховых. Такие весьма слабо выраженные отличия оперения самцов и самок присутствуют еще у многих вьюрковых: черноголового и седоголового щеглов, гималайского, жемчужного и американского горных вьюрков, красношапочного вьюрка, и у ряда канареечных вьюрков Африки — белопоясничного, желтогузого, желтогорлого, пестрогрудого, буропоясничного, пестрого, толстоклювого, красно-бурого, белокрылого, йеменского и танзанийского. Почти одинаковы по цвету оперения самец и самка соснового

чижа, но в отличие от всех остальных чижей, у этого вида самец имеет типичную «самочью» окраску. Разные вариации полового дихроматизма вьюрковых представлены на вкладке 24.

Со времени появления теории полового отбора Чарльза Дарвина считается, что эволюция дихроматизма и подчас экстравагантные особенности оперения самцов — классический пример такого отбора. Обзор и критический анализ разных мнений относительно обоснованности этой теории (Панов, 2014) показал, что в последнее время превалируют сомнения в реальности полового отбора. Тем не менее, несмотря на всегда существовавшую критику, многие исследователи согласны в том, что отбор на половой диморфизм может возникать и усиливаться половым отбором, проистекающим из вариаций в репродуктивной успешности самцов. На нескольких видах вьюрков подсем. *Carduelinae* показано, что размер и окраска каротиноидных пигментных пятен оперения играют значительную роль в половом отборе у этих птиц (Hill, 1999; MacDougall, Montgomerie, 2003). Заметные украшения и хорошее состояние яркого перьевого покрова самца является для самки надежной гарантией отличного здоровья и прекрасной физической формы, что обеспечит лучшее качество её потомства. Изучение влияния паразитов на яркость оперения мексиканского домового вьюрка в течение линьки показало, что значительная зараженность и перьевыми клещами, и эндопаразитами, отрицательно сказывалась на яркости оперения (Thompson et al., 1997). Такие же результаты получены и у европейского канареечного вьюрка: обилие перьевых клещей в течение линьки негативно коррелировало с яркостью и насыщенностью цвета оперения самцов (Figuerola et al., 2003). Считается, что каротиноидные пигменты сами по себе поддерживают иммунную систему птиц в адекватном состоянии, и птицы попеременно пользуются двумя их функциями — поддержанием иммунитета и привлекающими свойствами при размножении. Однако экспериментальная проверка этой гипотезы со специальной каротиноидной диетой и иммунным ответом у американского чижа не поддержала её (Navara, Hill, 2003). Существует и гипотеза о функции разных цветовых пятен в оперении птиц как знака социального статуса у зимующих птиц, что дает выгоду при использовании ограниченных пищевых ресурсов во время зимовки (Rohwer, 1975). Многочисленные обсуждения этой гипотезы выявили её значительную противоречивость, в особенности относительно того, поддерживается ли этот статус только между возрастно-половыми классами или внутри их (Senar, 1999).

Межвидовые различия в родительской заботе самки и самца могут эволюционно повлиять на половой диморфизм. Интенсивный отбор на украшение самцового наряда, возникающий из-за больших вариаций в репродуктивной успешности самца, должен все морфологические признаки самца изменять от того первичного состояния, что оптимально при естественном отборе. Если же самки получают меньше выгоды от всякого украшательства оперения, то в результате также неизбежно увеличение полового дихроматизма. Вариации репродуктивной успешности самцов ожидаются выше у полигамного, чем у моногамного вида, и

потому можно предсказать большой половой дихроматизм в полигинных брачных системах (Andersson, 1994; Owens, Bennett, 1997).

Однако вариации в предполагаемом давлении полового отбора зависят и от экологических условий. Разная степень хищничества, паразитизма, распространения и обилия пищевых ресурсов могут сдвигать баланс между пользой декоративного оперения в размножении и ценой поддержания таких особенностей оперения. Экологические факторы могут воздействовать на выраженность этих признаков в разных условиях среды, и действовать на оперение и самцов, и самок с разной степенью независимости. Следовательно, разнообразие экологических условий может приводить к широко выраженному внутри- и межвидовому разнообразию полового дихроматизма (Badyaev, Hill, 1999).

2.4.2. Линька оперения

У большинства вьюрковых послебрачная и пост-ювенильная линьки происходят во второй половине лета. При зимовке в холодном и умеренном климате восстановление нового оперения перед зимой обладает явным преимуществом, поскольку экспериментами доказано, что общая теплоизоляция у вьюрковых выше после линьки, чем перед ней (Dolnik, Gavrilov, 1979). Цена, которую приходится платить организму птицы за процесс линьки, может рассматриваться в двух аспектах. Первый — изменение функций оперения при потере части перьев, второй — необходимость дополнительной энергии для самого процесса смены перьев. Помимо линьки, т.е. полной замены перьев, существует такая форма цветного обновления, как их обнашивание. Например, у зяблика, юрка, коноплянки, вечернего дубоноса и других вьюрковых в течение зимы светлые окончания перьев тела обнашиваются настолько, что к весне открывают цветное блестящее брачное оперение.

Измерение расхода энергии во время линьки воробьиных птиц и в частности, вьюрковых, в особенности зяблика (Гаврилов, Дольник, 1974; Дольник, 1995) показало, что смена оперения — только небольшая часть происходящих в течение линьки процессов в теле птицы, связанных с усиленным катаболизмом протеинов. Наиболее высокие показатели метаболизма характерны только для самых начальных стадий линьки, сопровождающихся повышенным потреблением энергии из пищи. В это время организм получает две аминокислоты — цистин и цистеин, содержание которых в птичьем перье в несколько раз выше, чем в потребляемой пище. Продуктивная энергия синтеза оперения, выраженная в килоджоулях на 1 г массы оперения птицы, составляет у зяблика от 230 при расчете по базальному метаболизму до 449 при расчете по содержанию цистина и цистеина, а в среднем по шести экспериментальным данным составляет 424 килоджоуля, при этом величина продуктивной энергии линьки составляет 0,36 от величины базального метаболизма. Попытка проанализировать зависимость продолжительности линьки первостепенных маховых от массы тела (в анализе были, помимо других во-

робьиных, также восемь вьюрковых) показала, что несмотря на большие индивидуальные и популяционные различия продолжительности смены этих перьев, в среднем её продолжительность возрастала с увеличением массы тела (Дольник, 1995).

Вьюрковые умеренной климатической зоны, как и большинство всех воробьиных, обычно сменяют оперение по крайней мере один раз в год. У тропических видов в связи с разными сроками и в целом более продолжительным сезоном размножения линька проходит медленнее и по срокам более вариабельна. Среди евразийских вьюрковых тенденция к разной стратегии линьки у разных популяций и подвидов существует лишь у клестов и иногда у чечёток в связи с разными сроками размножения в разных регионах, что определяется прежде всего узкой пищевой специализацией и нестабильными урожаями основного кормового растения (Иовченко, 2008).

Обширные многолетние материалы изучения линьки воробьиных птиц по материалам отлова и обследования на Северо-Западе России дали возможность выявить все особенности и характерные черты смены оперения у 70 видов, в том числе у 12 вьюрковых птиц (Рымкевич, 1990). По этим данным послебрачная линька начинается или по завершении гнездования, или на его последних этапах, однако есть случаи совмещения начальных этапов линьки с насиживанием кладки, например, у чечётки. Более того, при необычном массовом и позднем размножении чечёток в июле и августе в южной Карелии птицы находились в состоянии линьки маховых перьев (Хохлова, Морошенко, 1976). Совмещение размножения и послебрачной линьки, в основном при позднем размножении, характерно и для седоголового щегла в Киргизии (Иовченко, 1993). Сходную картину можно наблюдать и у тянь-шанского подвида *Loxia curvirostra tianshanica*, который размножается в основном начиная с середины июля до первой декады сентября в связи с созреванием в этот период основной пищи — семян ели Шренка. Половина всех размножающихся птиц, как самцы с с максимально развитыми семенниками, так и самки при откладке яиц и насиживании, находятся в состоянии линьки маховых, а некоторые особи — с прерванной линькой. Молодые птицы этой популяции, родившиеся осенью, не имеют пост-ювентильной линьки и впоследствии могут размножаться в ювентильном оперении (Iovchenko, 2003).

Хотя у большинства видов линька происходит на летнем участке обитания, у некоторых она протекает или начинается во время послегнездовых перемещений или осеннего отлета, например, у обыкновенной чечевицы — в направлении зимовок, а у клестов — в любом направлении. Индивидуальные различия полноты линьки в одно и то же время сезона в одной и той же популяции очень велики. Например, степень продвинутости послебрачной линьки маховых перьев в июле и августе у обыкновенного дубоноса в Полтавской области различалась и у самцов и самок, и индивидуально (Шаповал, 2014).

Поскольку каждый из периодов жизни птиц — размножение, линька и миграция требуют больших энергетических затрат и разных гормональных ситуаций в

организме, их совмещение невыгодно в метаболическом отношении и тормозит эти процессы. Тем не менее частичное совмещение линьки с размножением и миграцией наблюдается у многих популяций, а у некоторых видов — явление значительного перекрытия процесса размножения и линьки. Так, у арчового дубоноса совмещение этих процессов есть и при поздних сроках размножения, и во время разгара периода размножения — в июне и июле, и общая длительность перекрытия размножения и линьки длится почти 2 с половиной месяца (Иовченко, 1990).

Совмещение линьки с началом миграционных передвижений чаще отмечают у мигрантов на ближние расстояния в умеренных широтах. Так, в восточной Прибалтике, по данным обследования пойманных мигрирующих осенью птиц, у обыкновенных чечеток доля линяющих птиц составляла 20% в начале и 10% в конце пролета, а у половины всех обследованных обыкновенных зеленушек и у 20–30% зябликов в этот период заканчивался рост перьев (Блюменталь, 1971). На островах Кандалакшского залива среди мигрирующих юрков первые взрослые птицы с линькой маховых и молодые с линькой контурного пера пойманы в третьей декаде июля, а с середины августа среди взрослых и в сентябре среди молодых были уже перелинявшие птицы (Бойко, Чигрова, 1978).

Пост-ювенильная линька вьюрковых начинается после завершения послегнездовой ювенильной дисперсии и характеризуется большой видовой и индивидуальной изменчивостью в отношении полноты и продолжительности процесса, что зависит от сроков размножения. Возраст птиц при начале линьки может варьировать от 20 дней после вылупления у поздних выводков юрка до 110 дней у клеста-еловика, а продолжительность линьки разных особей одного региона — от 35 до 70 суток у зяблика и от 30 до 60 суток у клеста-еловика (Рымкевич, 1990). Судя по отловам птиц в Карелии и южной Прибалтике, у зяблика и ряда других вьюрковых, в летний период наблюдаются массовые передвижения, при этом птиц, интенсивно сменяющих оперение на большинстве птерилий, несколько меньше, чем не линяющих или завершающих линьку. Это свидетельствует, с одной стороны, о необходимости снижения затрат на процессы, не связанные с линькой, а с другой стороны об ухудшении аэродинамических свойств оперения во время интенсивной линьки (Блюменталь, 1971; Артемьев, 1988). У молодых зябликов, различающихся по дате вылупления почти на месяц, к началу осеннего миграционного периода наблюдалась синхронизация фаз годового цикла за счет ускоренной линьки птиц из поздних выводков (Шумаков и др., 1972).

Данные, приведенные в табл. 1, дают представление о разнообразии видовой, популяционной и индивидуальной изменчивости сроков и продолжительности процесса смены оперения. Сравнение в этом отношении европейских вьюрковых с их тропическими родственниками — гавайскими цветочницами свидетельствует о том, что совмещение размножения и линьки у последних — явление закономерное, присущее многим этим тропическим видам, в отличие от наблюдаемого совмещения последних стадий размножения с началом линьки у европейских

птиц. И хотя основная линька многих видов гавайских цветочниц проходит не в самый пик размножения, но длится очень долго, с июля до января; размножающиеся и линяющие птицы могут быть встречены одновременно на протяжении многих месяцев, иногда всего года, например у насекомоядной гавайской серпоклювки (Pratt et al., 2009).

Таблица 1

Сроки и продолжительность линьки у взрослых и молодых птиц некоторых видов вьюрковых в разных географических точках

Вид, регион, источник	Послебрачная линька		Пост-ювенильная линька		
	Сроки	Индивидуальная продолжительность, сутки	Возраст начала, сутки от вылупления	Сроки	Индивидуальная продолжительность, сутки
<i>Fringilla coelebs</i> Ленинградск. обл. Рымкевич и др., 1990	конец июня – конец сентября	60–80	35–56	сер. июля – сер. октября	35–52
Южная Карелия, Артемьев, 1988	с начала июля		37–55		50–70
Калининградск. обл. Блюменталь, 1971	конец июня – конец октября			август– октябрь	
<i>Chloris chloris</i> Ленинградск. обл. Рымкевич и др., 1990	начало июля – конец октября	65–90	70–80	июль– сентябрь	50–70
Зап. Европа. Blümel, 1976				август– сентябрь	
Англия. Newton, 1968		85			
Калининградск. обл. Блюменталь, 1971				с начала августа	
<i>Spinus spinus</i> Ленинградск. обл. Рымкевич и др., 1990	сер. июня – октябрь	70–120	30–85	июль– сентябрь	20–65
<i>Acanthis flammea</i> Ленинградск. обл. Рымкевич и др., 1990	конец июля – середина октября	58–70	28–70	конец июля – конец сентября	32–88
<i>Pyrrhula pyrrhula</i> Ленинградск. обл. Рымкевич и др., 1990	июль–ноябрь	82–90	32–70	Июль–ноябрь	60–80
Англия. Newton, 1966		85			
Drepanidini Pratt et al., 2009					
<i>Vestiaria coccinea</i>	апрель–январь				
<i>Chlorodrepanis virens</i>	апрель–сентябрь				
<i>Loxops coccineus</i>	май–ноябрь				
<i>Manucerthia mana</i>	весь год				
<i>Hemignathus wilsoni</i>	весь год				

Сроки и продолжительность линьки регулируются внешними условиями, в первую очередь длиной световой части суток. Вопросы действия механизмов фотопериодического контроля линьки птиц — особая область изучения с долгой историей, многочисленными экспериментами и противоречивыми результатами. Поскольку фотопериод обладает строгой и постоянной календарной периодичностью, с ним и синхронизируется эндогенный цирканый, т.е. околородовой эндогенный ритм птиц. Эксперименты одних исследователей на разных видах, в том числе и вьюрковых, показали, что сокращение продолжительности светового дня осенью приводит к сокращению продолжительности и объема линьки, и наоборот, длинный день пролонгирует линьку (Ларионов, 1941; Kobayashi, Okubo, 1955; Newton, 1966, и др.), тогда как по данным других авторов сроки окончания линьки одинаковы при длинном и коротком световом дне (Leshner, Kendeigh, 1941; Дольник, Гаврилов, 1972; Гаврилов, Дольник, 1974; Дольник, 1975а, б). Суть разногласий состоит в том, что одна концепция основывается на существовании активной фотопериодической регуляции сроков и длительности линьки в течение самого процесса смены перьев, что показано на разных видах вьюрковых (Носков, 1975, 1977; Носков, Рымкевич, 1978; Носков, Смирнов, 1979; Смирнов, 1986; Иовченко, Смирнов, 1987; Смирнов, Далецкая, 1991). Другая концепция предполагает, что регуляция сроков послебрачной линьки происходит путем эндогенного отсчета времени от момента весеннего прихода в состояние половой активности, то есть считается, что весенний фотопериод определяет сроки всех других явлений годового цикла, что возможно при рефрактерности гипоталамо-гипофизарного аппарата летом и осенью (Дольник, 1975а). Во всяком случае, многими исследователями показано, что фотопериод контролирует не только время и скорость развития гонад, но также и развитие весеннего миграционного состояния, прохождение послебрачной линьки и развитие и угасание осеннего миграционного состояния. Экспериментальное изучение фотопериодического контроля размножения, линьки и миграции, проведенное на 7 видах вьюрковых, различающихся по структуре годовых циклов и пищевой специализации, показало действенную роль фотопериода во многих сезонных явлениях, в том числе в сроках линьки у всех исследованных видов (Iovchenko, 2014).

2.4.3. Определение возраста и пола по особенностям оперения

Определить возраст и пол живой единственной птицы без сравнения её с другими, а также с коллекционной серией чаще всего приходится орнитологам, занимающимся кольцеванием птиц. В разделе 2.2 уже описан метод определения возраста по степени пневматизации черепа. Форма и цвет оперения дает несравнимо больше признаков для определения, хотя во многих случаях требуют достаточной квалификации и продолжительной тренировки на десятках и сотнях птиц. И речь здесь идет не об очевидных и известных широкой публике различиях в окраске оперения, например, самцов и самок у обыкновенных снегирей и взрослых зя-

бликов, а о трудных для определения видов. Незначительные отличия в цвете или оттенках, в степени изношенности перьев, в форме и цвете вершин рулевых — вот те признаки, по которым специалист может безошибочно отнести рассматриваемую птицу к определенной возрастно-половой категории (Виноградова и др., 1976; Паевский, 1976а; Busse, 1984; Pyle et al., 1987; Herremans, 1990a; Svensson, 1992; Jenni, Winkler, 1994), см также раздел 2.4.1.

Верхние кроющие крыла и третьестепенные маховые вьюрковых птиц во взрослом и ювенильном наряде отличаются по изношенности и цвету, иногда по форме. У взрослых птиц в течение лета кроющие гораздо более изношены, чем у молодых, а осенью и зимой, а также и весной изношенность более присуща молодым птицам. При пост-ювенильной линьке вьюрковых важно учитывать полноту, т.е. количество сменяемых кроющих перьев крыла. При неполной линьке молодых птиц легко обнаружить различия — контраст в цвете и изношенности между перелинявшими и неперелинявшими участками перьев, особенно среди больших верхних кроющих второстепенных маховых. Количество сменяемых перьев варьирует индивидуально и в разных популяциях, но различия в цвете новых и старых перьев обнаружить всегда возможно.

У многих видов вьюрковых форма рулевых перьев разная у взрослых и молодых птиц. Обычно рулевые, особенно центральная пара, у молодых гораздо более узкие, с более заостренной вершиной, чем у взрослых (рис. 14). Кроме того, часто центральная пара рулевых более светлая у молодых и подвергается большему обнашиванию, чем у взрослых. Эти признаки имеют всё же видовые особенности, что зависит от видовых различий в форме перьев. Что же касается особенностей окраски оперения у самцов и самок, то среди вьюрковых затруднения в определении могут вызвать молодые птицы некоторых видов до пост-ювенильной линьки, а также такие виды любого возраста, как, например, черноголовый и седоголовый щеглы, жемчужный горный вьюрок, бурый снегирь, а иногда даже и клест-еловик. В этих случаях диагноз возможен на малозаметных, но надежных признаках. Например, у молодых зябликов до пост-ювенильной линьки пол можно определить по цвету перьев груди и спины: отдельные перья у самцов — с буровато-винным или коричневатым оттенком, чего нет у молодых самок. Пол птенцов вечернего дубоноса и малого черноголового дубоноса по интенсивности черного цвета в оперении можно определить даже в возрасте 10–12 дней. А пол взрослых черноголовых щеглов возможно определить по цвету перьев на двух участках: у самца, в отличие от самки, красный цвет, как правило, заходит за глаз, а перья сгиба крыла у самца черные в отличие от буровато-темных у самки. Молодые клесты-еловики хорошо отличаются штриховым рисунком перьев на нижней стороне тела, но также и палевыми вершинами или окаймлением разных перьев крыла, а некоторые взрослые самцы имеют тусклое желтоватое оперение, а не красное, как у большинства самцов.

Наконец, пол какой-то небольшой части анализируемых вьюрковых птиц можно идентифицировать и по размерам (см. следующий раздел).

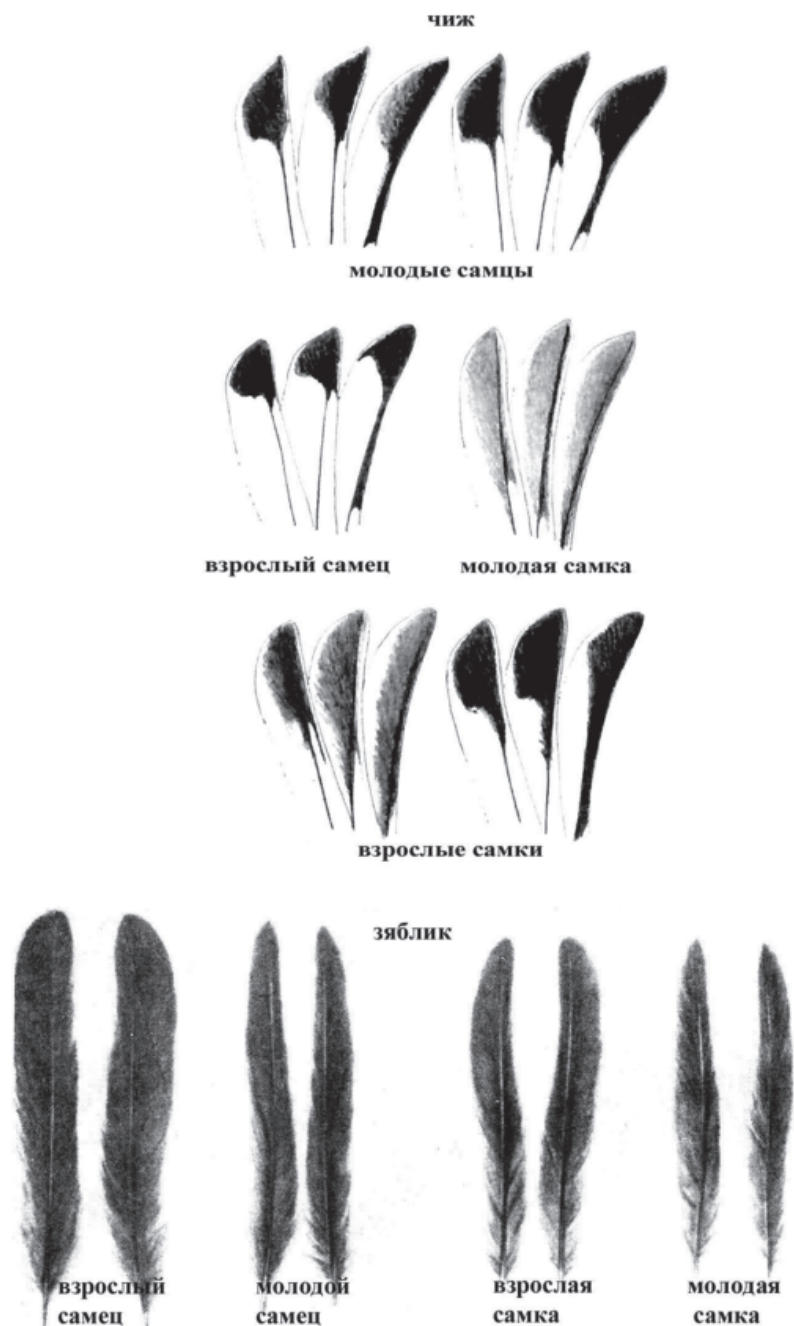


Рис. 14. Форма рулевых перьев взрослых и молодых чижей и зябликов. Такие возрастные различия характерны для многих вьюрковых.

2.5. Размеры и масса тела

Из размерных показателей птиц наиболее информативны длина крыла и масса тела. Длина крыла — линейный показатель размеров в пределах одного вида, популяции и пола; это расстояние от кистевого сгиба до вершины самого длинного первостепенного махового, измеряемое при максимально выпрямленном крыле в области кисти. Несмотря на очень большую долю перекрытия длины крыла вьюрковых разного пола (до 85% и более), крыло самцов в среднем длиннее, чем крыло самок, и поэтому вне зоны перекрытия низкие величины принадлежат самкам, а высокие — самцам. Существует и возрастная изменчивость длины крыла. Так, например, у зяблика и обыкновенной зеленушки взрослые самцы и самки старше года — с достоверно более длинным крылом по сравнению с птицами в возрасте одного года (Виноградова и др., 1976). То же самое характерно для самцов большой чечевицы (Лоскот, 1991) и для сибирской чечевицы (Лоскот и др., 2013). Индивидуальная изменчивость длины крыла по коэффициенту вариации у пяти европейских вьюрковых оказалось наибольшей у дубоноса (4,0%), тогда как у остальных (зяблик, зеленушка, чиж, щегол) была в пределах 2,2–2,7% (Венгер, 2001).

Масса тела также, наряду с длиной крыла, весьма обоснованный показатель размеров тела, несмотря на его сезонные и суточные изменения. Масса тела отдельных особей вьюрковых может варьировать в течение суток до 10% от минимальных значений и в течение года до 25%, но в среднем эти вариации редко превышают 2–3%. Например, средняя масса самцов обыкновенного снегиря без жировых отложений составляет $29,0 \pm 0,36$ г, а среднее увеличение этой массы у очень жирных птиц $3,7 \pm 0,27$ г (Блюменталь, 1971). В общем масса тела достоверно коррелирует с размером тела птицы (Dunning, 2008).

В табл. 2 приведена длина крыла и масса тела вьюрковых птиц, в основном по опубликованным данным из разных источников. При наличии данных из разных мест ареала вида предпочтение для включения в таблицу отдавалось материалам с наибольшим количеством измеренных особей. У политипических видов в таблицу включены преимущественно сведения о номинативном подвиде, они же в большинстве случаев были и наиболее многочисленны. Во всех случаях это были здоровые взрослые птицы, как в местах весенне-летнего обитания, так и на миграционных путях.

Анализ данных о массе тела (в граммах) по систематическим группам показал следующие пределы и среднюю (в скобках) величину: Fringillinae 21,8–30,1 (25,0), Euphoniinae 8,9–25,8 (14,3), Coccothraustini 48,0–80,0 (60,3), Pyrrhulini 19,0–52,7 (27,2), Carduacini 17,9–52,3 (32,4), Drepanidini 9,3–37,9 (18,7). Наиболее уклоняющаяся в семействе группа по массе тела — триба дубоносов. По средним значениям их масса значительно превышает массу тела остальных групп вьюрковых ($t = 8,2-20,2$, $p < 0,001$, рис. 15).

Между массой тела и средней ожидаемой продолжительностью жизни птиц существует определенная зависимость, выражаемая уравнением степенной функ-

ции (Linstedt, Calder, 1976). Для воробьиных птиц эта зависимость выражается уравнением $e_x = 0,81M^{0,16}$, где e_x — продолжительность жизни в годах, а M — масса тела в г (Паевский, 1985б), но для птиц в границах семейства вьюрковых такая зависимость не обнаруживается. О продолжительности жизни и смертности вьюрковых см. главу 7.

Таблица 2

Длина крыла (мм) и масса тела (г) вьюрковых птиц

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм					Масса тела, г				
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
Fringillinae										
<i>Fringilla coelebs</i>	♂	700	90,4	85–97	4	♂	678	23,1	18,9–27,9	4
	♀	641	83,7	78–89	4	♀	634	20,5	16,6–25,4	4
<i>F. teydea</i>	♂	35	101,8	96–105	6	♂	2	30,9		6
	♀	24	93,6	88–98	6	♀	1	29,2		6
<i>F. montifringilla</i>	♂	299	92,9	86–99	4	♂	341	23,8	19,2–29,5	4
	♀	330	87,5	82–93	4	♀	368	22,3	19,0–28,3	4
Euphoniinae										
<i>Chlorophonia cyanocephala</i>						б/п		14		7
<i>C. musica</i>	♂	2		64–67	9	♂+♀	15	13,7	12,4–16	7
<i>C. elegantissima</i>	♂	2		64–67	9	б/п	28	15	13,1–17	7
	♀	1	65		9					
<i>C. cyanea</i>						б/п	13	14	11–15	7
<i>C. pyrrhophrys</i>						б/п	5	17	16–18	7
<i>C. occipitalis</i>						♂+♀	9	25,8	23–28,3	7
<i>C. callophrys</i>						♂+♀	6	25,8		7
<i>Euphonia jamaica</i>						б/п	4	16,6		7
<i>E. plumbea</i>						б/п	5	8,9	8,7–9,5	7
<i>E. affinis</i>						б/п	28	10	8,5–12,8	7
<i>E. luteicapilla</i>	♂	3	56,0	54–58	9	б/п	5	13	11,4–14,5	7
<i>E. chlorotica</i>	♂	3	58,0	55–60	9	б/п	16	11	8–14,3	7
	♀	3	56,7	56–57	9					
<i>E. trinitatis</i>						б/п	4	11	8,8–14	7
<i>E. concinna</i>						б/п	3	10,3	9–12	7
<i>E. violacea</i>	♂	3	60,3	60–61	9	б/п	87	15	12,5–17	7
	♀	4	60,7	59–62	9					
<i>E. laniirostris</i>						б/п	28	15	13–16,5	7
<i>E. hirundinacea</i>						б/п	50	14	11,6–17,8	7
<i>E. chalybea</i>	♂	2		66–69	9	б/п	4	19	18–20	7
	♀	2		67–69	9					
<i>E. fulvicrissa</i>						б/п	10	11	10,1–13	7
<i>E. gouldi</i>	б/п	3	59,3	59–60		б/п	20	14	10,9–16	7

Продолжение табл. 2

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм					Масса тела, г				
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
<i>E. chrysopasta</i>						б/п	11	14	11–16,2	7
<i>E. mesochrysa</i>						б/п	9	13	12–15	7
<i>E. minuta</i>						б/п	13	10	7,9–11,5	7
<i>E. annae</i>						б/п	3	14,9	14,4–15,4	7
<i>E. xanthogaster</i>						б/п	107	13	9–16	7
<i>E. rufiventris</i>						б/п	10	14	13–18	7
<i>E. pectoralis</i>	♂	3	64,0	64–64	9	♂+♀	10	14,4		7
<i>E. cayennensis</i>	б/п	2		58–65	9	б/п	3	14,3	11,8–16	7
Carduelinae										
Coccothraustini										
<i>Mycerobas icterioides</i>	♂			126–136	5	б/п	2	67		7
	♀			122–133	5					
<i>M. affinis</i>	♂			123–136	5	♂	3		69–72	7
	♀			121–132	5					
<i>M. melanozanthos</i>	♂			122–135	5	б/п	2	62	50–74	7
	♀			119–135	5					
<i>M. carnipes</i>	♂	39	122,5	117–130	2	♂	31	60,7	55,5–70,9	3
	♀	35	118,9	111–126	2	♀	16	60,9	53,7–66,0	3
<i>Hesperiphona vespertina</i>	♂			106–116	5	♂	193	60,1	51,1–71,7	7
	♀			105–112	5	♀	427	59,0	48,2–71,7	7
<i>H. abeillei</i>	б/п			100–106		♂+♀	4	48,5	47,1–49,7	7
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	♂	139	101,6	95–107	4	♂	99	58	46–72	7
	♀	85	100,3	95–107	4	♀	53	55,3	46–65	7
<i>Eophona migratoria</i>	♂	19	99,9	96–104	4	♂	20	46,1	42,2–52,2	4
	♀	16	97,8	94–102	4	♀	13	49,8	45,2–59,4	4
<i>E. personata</i>	♂	10	115,9	110–119	4	♂	6	80	65–99	4
	♀	4	113,5	111–116	4					
Pyrrhulini										
<i>Pinicola enucleator</i>	♂	152	109,2	104–115	4	♂	17	50,2	44,5–59,7	4
	♀	65	106,6	102–110	4	♀	6		47,0–63,4	4
<i>Pyrrhula nipalensis</i>	♂			83–90	5	♂+♀	7	24,6	20–29	7
	♀			80–87	5					
<i>P. aurantiaca</i>	б/п			80–83	5	♂+♀	11		17–22	7
<i>P. erythrocephala</i>	♂	7	80,1	79–83	2	♂+♀	25		18–27,6	7
	♀	7	78,3	76–81	2					
<i>P. erythaca</i>	♂	33	84,3	81–88	2	♂+♀	15	19	18–21	7
	♀	20	82,9	80–86	2					
<i>P. pyrrhula</i>	♂	135	93,7	89–98	4	♂	136	29,0	24,9–35,3	4
	♀	230	91,5	86–96	4	♀	225	30,2	25,8–35,0	4

Продолжение табл. 2

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм					Масса тела, г				
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
<i>P. cineracea</i>	♂	60	92,0	88–97	9	♂+♀	5	27	26–28	7
	♀	44	89,2	85–93	9					
<i>Bucanetes githagineus</i>	♂	22	84,5	80–89	6	♂+♀	11	19,6	16–25	7
	♀			83–89	5					
<i>B. mongolicus</i>	♂	101	90,3	87–96	4	♂	16	20,9	18–24	6
	♀	32	87,3	83–92	4	♀	10	20,6	19–23	6
<i>Rhodopechys sanguinea</i>	♂	58	105,2	100–111	4	♂	46	37,5	32,7–47,7	3
	♀	15	102,6	100–106	6	♀	8	38,8	32,4–45,7	3
<i>Agraphospiza rubescens</i>	♂	9	83,0	78–87	2					
	♀			76–81	5					
<i>Callacanthis burtoni</i>	♂			96–104	5					
	♀			97–100	5					
<i>Pyrhoplectes epauletta</i>	♂			75–80	5					
	♀			74–77	5					
<i>Procarduelis nipalensis</i>	♂	4	92,0	90–95	2	♂	4		22–23	7
	♀	7	82,5	79–86	2	♀	3	22,1	20–23,5	7
<i>Leucosticte nemoricola</i>	♂	49	97,9	93–103	4	♂	33	22,1	17,5–26,5	3
	♀	27	93,9	89–100	4	♀	22	22,5	20,0–26,2	3
<i>L. brandti</i>	♂	124	119,0	110–128	2	♂+♀	8	30,4	26,4–34	7
	♀	58	114,0	109–120	2					
<i>L. arctoa</i>	♂	8		107–116	3 и 4	♂	13	32,6	27,4–48	7
	♀	7		104–112	4	♀	5	28,9	22,4–35	7
<i>L. tephrocotis</i>	♂			102–109	5	♂+♀	42	24,6		7
	♀			101–104	5					
<i>L. atrata</i>						♂	117	25,1	21,9–31,5	7
						♀	98	25,4	20,7–32	7
<i>L. australis</i>						♂+♀	74	26,6	23,0–31,7	7
Carpodacini										
<i>Erythrura erythrura</i>	♂	471	83,3	78–90	4	♂	57	20,8	16,5–24,8	4
	♀	133	81,0	77–87	4	♀	34	22,1	18,9–25,9	4
<i>Carpodacus sipahi</i>	♂			98–108	5	♂+♀	5	39,5	38–42,5	7
	♀			95–103	5					
<i>C. rubicilloides</i>	♂	109	110,0	103–121	2					
	♀	96	104,7	96–115	2					
<i>C. rubicilla</i>	♂	75	120,0	115–128	2	♂	11	45,9	42,0–48,5	3
	♀	43	114,7	111–121	2	♀	3		45–46,8	6
<i>C. grandis</i>	♂	21	92,0	86–97	4	♂	2		38,5–42,5	4
	♀	12	88,1	85–90	4					
<i>C. rhodochlamys</i>	♂	77	87,5	83–94	4	♂	33	39,4	35,9–48,3	3
	♀	71	85,4	81–89	4	♀	28	41,7	35–50	3

Продолжение табл. 2

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм					Масса тела, г				
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
<i>C. pulcherrimus</i>	♂	101	80,9	74–81	2	♂+♀	8	19,2	17,5–21	7
	♀	68	77,2	73–84	2					
<i>C. rhodochrous</i>	♂			71–75	5	♂	9		17–20	7
	♀			67–71	5	♀	10		16–18,5	7
<i>C. edwardsii</i>	♂	6	82,0	80–83	2					
	♀	8	78,6	76–80	2	♀	1	26,5		7
<i>C. synoicus</i>	♂	31	88,8	86–92	6	♂+♀	11	20,8	19–24	7
	♀	10	83,7	82–85	6					
<i>C. sibiricus</i>	♀	20		69–78	3	♀	7	17,7	17,0–19,0	3
	♀	20		69–78	3	♀	7	17,7	17,0–19,0	3
<i>C. roseus</i>	♂	96	90,0	84–95	4	♂	10	26,6	24,0–28,5	6
	♀	33	86,9	82–92	4	♀	8		22,5–32,7	4 и 6
<i>C. trifasciatus</i>	♂	18	88,8	86–91	2					
	♀	7	86,6	84–90	2					
<i>C. thura</i>	♂	54	86,0	82–91	2	♂	14		24–35,6	7
	♀	33	83,4	79–88	2	♀	8		30–36	7
<i>C. puniceus</i>	♂	29	120,0	112–129	2	♂	7	58,0	49,7–65,5	3
	♀	10	113,5	108–120	2	♀	5		43–50	7
<i>C. subhimachalus</i>	♂			92–110	5	♂	6		42,5–48,2	7
	♀			91–97	5	♀	4		44–50	7
Drepanidini										
<i>Paroreomyza montana</i>						♂	61	14	11,4–16,4	7
						♀	25	12,3	8,9–15,4	7
<i>Oreomystis bairdii</i>						♂	6	14	11,5–16	7
						♀	4	14,5	12,5–17	7
<i>Telespiza cantans</i>						♂	249	34,4		7
						♀	170	32,2		7
<i>Loxioides bailleui</i>						♂	449	38,1		7
						♀	246	37,6		7
<i>Dysmodrepanis munroi</i>						♂	38	28,9	19,8–37	7
						♀	16	27,1	17–35	7
<i>Vestiaria coccinea</i>						♂	21	19,9		7
						♀	12	16,7		7
<i>Palmeria dolei</i>						♂	9	28,8	26,5–31	7
						♀	8	23,6	20,6–28	7
<i>Himatione sanguinea</i>						♂	42	16		7
						♀	29	14,4		7
<i>Pseudonestor xanthophrys</i>						♂	26	24,8	22,4–28,5	7
						♀	20	19,7	16,5–23,5	7
<i>Magnumma parva</i>						б/п	60	9,3	8–11	7

Продолжение табл. 2

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм				Масса тела, г					
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
<i>Manucerthia mana</i>						♂+♀	19	14,6	12,5–16	7
<i>Loxops caeruleirostris</i>						б/п	14	10,8	9,5–12,5	7
<i>L. coccineus</i>						♂+♀	75	10,5	9,2–13	7
<i>Chlorodrepanis virens</i>						♂	144	14	11–15,6	7
						♀	88	13,4	10,5–16,2	7
<i>C. flavus</i>						♂	18	12,8	11,3–17	7
						♀	12	12,5	10,8–15,7	7
Carduelini										
<i>Haemorhous purpureus</i>	♂			74–87	5	♂+♀	933	23,3	19,8–28,4	7
	♀			74–84	5					
<i>H. cassinii</i>	♂			89–97	5	♂+♀	62	26,5	20,4–37,8	7
	♀			86–92,5	5					
<i>H. mexicanus</i>	♂			74–83,5	5	♂+♀	220	21,4	19–25,5	7
	♀			70–80	5					
<i>Rhodospiza obsolata</i>	♂	99	86,4	81–91	4	♂	10	23,8	22–26	3
	♀	51	84,2	80–89	4	♀	6	23,8	17,5–28,0	3
<i>Rhynchostruthus socotranus</i>	б/п			83–95	5	б/п	2	29,2	29–29,5	7
<i>R. percivali</i>						б/п	2	31,5	29,6–33,4	7
<i>R. louisae</i>						♂+♀	3	24,7	23,3–25,9	7
<i>Chloris chloris</i>	♂	169	90,0	86–95	4	♂	126	32,6	25,3–34,3	4
	♀	236	87,2	81–92	4	♀	153	27,7	24,4–34,0	4
<i>C. sinica</i>	♂	75	82,5	77–88	4	♂+♀	27	19	17–22	7
	♀	26	80,2	77–84	4					
<i>C. spinoides</i>	♂			76–83	5	♂+♀	9	18,6	16–20,8	7
	♀			72–80	5					
<i>C. ambigua</i>	♂	14	82,8	78–88	2					
	♀	9	80,2	78–84	2					
<i>Linurgus olivaceus</i>	♂			72–81	5	♂+♀	55	20,3	18,1–24,5	7
	♀			70–76	5					
<i>Crithagra rufobrunnea</i>	♂+♀			77–82	5	♂+♀	14	25,9	21–35	7
<i>C. citrinelloides</i>	♂			64–70	5	б/п	41	12,8	11–14,7	7
	♀			64–67,5	5	♂			11,5–15,4	5
<i>C. hyposticta</i>						♂+♀	22	13	10–15,5	7
<i>C. koliensis</i>	♂			61–67	5	б/п	30	13,6	11,3–16,1	7
	♀			63–65	5					
<i>C. scotops</i>	б/п			66–68	5	б/п	31	14,2	13–16,4	7
<i>C. leucopygia</i>	б/п			62–70	5	б/п	14	10,8	9,4–12,7	7

Продолжение табл. 2

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм				Масса тела, г					
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
<i>C. atrogularis</i>	♂			65–72	5	б/п	206	11,4	8–14	7
	♀			64–67	5					
<i>C. reichenowi</i>						б/п	41	10,9	9,4–13,2	7
<i>C. citrinipecta</i>	♂			62–71	5	♂+♀	16	11,2	9,6–12,7	7
<i>C. mozambica</i>	б/п			63–73	5	б/п	110	13,3	8,5–16,2	7
<i>C. dorsostrata</i>	б/п			72–77	5	♂+♀	42	15,8	13,7–17,7	7
<i>C. totta</i>	б/п			68–72	5	б/п	103	13,4	10–20,3	7
<i>C. donaldsoni</i>	б/п			76–86	5	б/п	3	24	20,7–26,9	7
<i>C. flaviventris</i>	♂			71–73	5	б/п	229	16,2	10,3–19,5	7
	♀			68–74	5					
<i>C. sulphurata</i>	б/п			76–84	5	б/п	335	27,9	20,3–35,3	7
<i>C. reichardi</i>						б/п	11	14,5	11,3–17,2	7
<i>C. gularis</i>	б/п			73–82	5	♂+♀	172	16	11,4–21	7
<i>C. tristriata</i>	♂			66–68	5	б/п	125	15,5	12,2–19,4	7
	♀			66–69	5					
<i>C. albogularis</i>						б/п	507	27,1	13–34	7
<i>C. burtoni</i>	б/п			85–97	5	б/п	59	30,5	24–35	7
<i>C. striolata</i>	б/п			66–73	5	б/п	35	22,4	19,5–25,5	7
						б/п			18,9–26,5	5
<i>C. leucoptera</i>	б/п			70–76	5	б/п	11	22,1	18,8–24,8	7
<i>Linaria cannabina</i>	♂	76	81,0	75–86	4	♂	71	18,8	14,2–23,4	4
	♀	91	78,9	72–84	4	♀	90	18,7	14,7–21,2	4
<i>L. flavirostris</i>	♂	93	80,7	76–87	2	б/п	50	15,4	13–17,6	7
	♀	64	77,6	70–79	2					
<i>L. yemenensis</i>	♂			78–80	5	♂	4	14,3	13,4–14,9	7
	♀			68–73	5					
<i>L. johannis</i>	б/п			70–80	5	♂	19	13,4	11,8–15	7
<i>Acanthis flammea</i>	♂	373	74,8	70–81	4	♂	363	12,5	8,9–15,5	4
	♀	296	73,0	69–78	4	♀	247	11,9	8,5–14,7	4
<i>A. hornemanni</i>	♂	20		80–81	4	♂+♀	13	18,2	16,6–20,2	7
	♀	20		79–85	4					
<i>Loxia pytyopsittacus</i>	♂	37	103,5	98–111	1	♂	19	52,9	47–58,2	1
	♀	17	99,3	93–103	1	♀	11	53,6	44–58	1
<i>L. scotica</i>						♂	6	44,6	42–49	7
						♀	5	41,8	36,5–46	7
<i>L. curvirostra</i>	♂	347	97,8	91–104	4	♂	74	37,7	29,9–46,7	4
	♀	241	94,6	89–100	4	♀	42	37,0	31,6–44,2	4
<i>L. leucoptera</i>	♂	90	92,5	87–99	4	♂	119	26		7
	♀	43	89,3	85–94	4	♀	100	24,4		7

Продолжение табл. 2

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм				Масса тела, г					
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
<i>L. megarplaga</i>						♂+♀	7	28,8	26,7–30,4	7
<i>Carduelis carduelis</i>	♂	266	80,0	75–88	4	♂	211	17,6	15,2–20,6	4
	♀	198	76,5	74–85	4	♀	184	16,8	13,2–19,0	4
<i>C. caniceps</i>	♂	100	80,6	77–89	3 и 4	♂	30	19,6	15,5–23,4	3
	♀	44	78,5	75–84	3 и 4	♀	18	18,6	15,6–23,2	3
<i>C. citrinella</i>	♂	373		72,5–84	8	♂	7		11,6–13,2	8
	♀	210		72–82	8	♀	5		11,8–13,1	8
<i>C. corsicana</i>	♂	52		70–77	8	♂	7		10–11,9	8
	♀	37		68–74	8	♀	5		9,7–11,7	8
<i>Serinus pusillus</i>	♂	22		73–79	3	♂	19	11,6	10,0–13,5	3
	♀	19		70–77	3	♀	10	11,5	9,5–13,5	3
<i>S. serinus</i>	♂	59	72,3	68–76	4	♂	30	11,9	10,5–13,4	4
	♀	39	70,0	67–72	4	♀	25	11,7	10,9–12,7	4
<i>S. syriacus</i>	♂+♀			70–71	5	♂+♀	11	11,7	10–13	7
<i>S. canicollis</i>	♂			75–82	5	б/п	207	15,2	10–19,7	7
	♀			72–79	5					
<i>S. flavivertex</i>						б/п	29	14	13–16	7
<i>S. nigriceps</i>	б/п			74–80	5					
<i>S. alario</i>	♂			62–71	5	♂+♀	6	12,2	11–14	7
	♀			63–67	5					
<i>Chionomitris thibetana</i>	♂			67–72,5	5	б/п	6		10–11	7
	♀			64–70	5					
<i>Spinus lawrencei</i>	♂			64–71	5	♂	33	10,6	8,8–12,5	7
	♀			61–68	5	♀	30	11,3	9,8–14,3	7
<i>S. tristis</i>	♂			68–78	5	♂	1816	13,1	9,7–16,5	7
	♀			65–74	5	♀	1381	12,5	10–15,6	7
<i>S. psaltria</i>	♂			57–69	5	♂+♀	202	9,5	8–11,5	7
	♀			58–66	5					
<i>S. spinus</i>	♂	197	73,8	69–78	4	♂	385	13,5	10,1–18,5	7
	♀	130	71,5	69–76	4	♀	379	13,0	10,3–18,0	7
<i>S. dominicensis</i>	♂			64–65,5	5					
	♀			62–65	5					
<i>S. pinus</i>	♂			68–79	5	♂+♀	49	12,7	11,7–14,7	7
	♀			66–76	5					
<i>S. atriceps</i>	♂			71–72	5	♂	1	12,5		7
						♀	1	14,5		7
<i>S. notata</i>	♂			61–68	5	♂+♀	13	10,9	10–12,2	7
	♀			60–66	5					
<i>Sporagra barbata</i>	♂		73		5	б/п	161	15,5	13–19,8	7

Продолжение табл. 2

Систематическая группа и вид	Длина крыла, мм					Масса тела, г				
	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*	Пол	N	Среднее	min-max	Источник*
<i>S. xanthogastra</i>	♂			64–67	5	б/п	10	12,7	10,8–13,8	7
	♀			61–66	5					
<i>S. magellanica</i>	♂			70–74	5	♂+♀	48	13,6	11,5–15,5	7
	♀			68–72	5					
<i>S. cucullata</i>						♂+♀	2	9,8		7
<i>S. atrata</i>						♂	15	15,8	15–16,8	7
						♀	5	16,3	16–16,8	7
<i>S. uropygialis</i>	б/п			81–83	5	♂	1	14		7
<i>S. crassirostris</i>	♂			76–80	5					
	♀			74–82	5					

* Источники: 1 — Дементьев, Гладков, 1954; 2 — Vaurie, 1972; 3 — Корелов и др., 1974; 4 — Виноградова и др., 1976; 5 — Clement et al., 1993; 6 — Cramp, Perrins, 1994; 7 — Dunning, 2000.

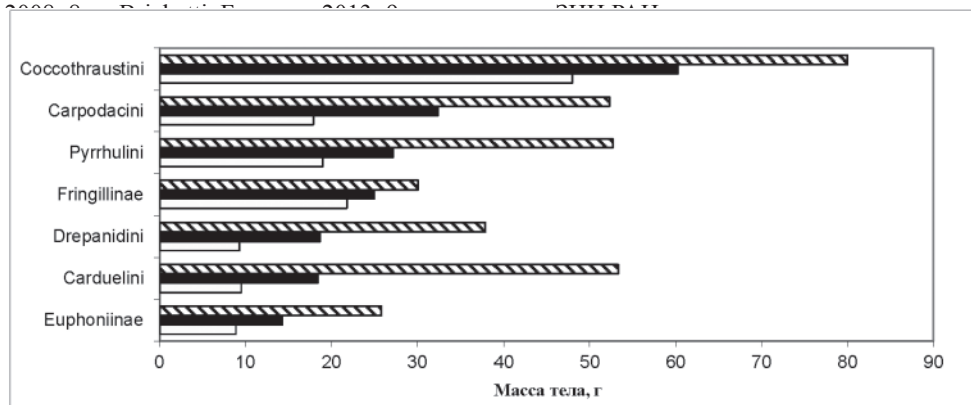


Рис. 15. Сравнительные величины массы тела вьюрковых (по данным табл. 2). Белым обозначено минимальное значение, штриховкой — максимальное, черным — среднее.

Глава 3. МЕСТООБИТАНИЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ВЬЮРКОВЫХ ПТИЦ

Почти всесветное распространение, обитание в самых разнообразных природных средах и многообразии видовой специфики определяет отсутствие какой-либо единой характеристики биотопической приуроченности и экологии питания вьюрковых. В данном разделе дан краткий обзор условий обитания и спектра питания 70 характерных видов, как многочисленных, так и редких, из разных систематических категорий семейства (сведения о подвидах и об ареалах нижеперечисленных видов приведены в систематическом каталоге вьюрковых, см. раздел 1.2.1). В табл. 3 представлены основные кормовые растения европейских вьюрковых.

3.1. Местообитания и пищевые объекты отдельных видов

Подсемейство *Fringillinae*

Зяблик (*Fringilla coelebs*, вкл. 1), один из самых многочисленных европейских птиц, обитает в лесах самого разного типа, тяготея к лесным опушкам и разрозненным лиственным деревьям и избегая сплошных густых массивов хвойных лесов. В населенных пунктах и крупных городах охотно заселяет разнообразные парки, сады и даже небольшие скверы. Самой обычной птицей зяблика делает, по-видимому, не только широкий выбор местообитаний, но и разнообразная диета, прежде всего сезонная смена растительной и насекомоядности, а также использование самых разнообразных кормовых методов. Осенью, зимой и ранней весной зяблики в основном семеноядны, а в сезон размножения питаются сами и выкармливают птенцов животной пищей, преимущественно гусеницами и личинками насекомых, пауками, а также имаго насекомых — мухами, молями, жуками. В послебрачное время, во время линьки, до начала осенней миграции постепенно переходят на растительную диету. Всего в списке кормов зяблика — семена, почки, побеги, цветки, пыльники, сережки около 70 видов растений, среди которых 36 — травянистые и 15 — деревья, а также беспозвоночные животные из 15 отрядов. Зяблики крымского подвида *F. c. solomkoi*, в отличие от номинативного, способны своим более мощным клювом добывать семена из созревших плодов яблони, груши и боярышника. В целом, по своей экологической нише зяблик — неспециализированный собиратель, питающийся в основном собранными с поверхности земли семенами и членистоногими, а также насекомыми и другими пищевыми объектами на деревьях. Он редко берет семена с самих травянистых растений и тонких веток кустарников, поскольку с трудом на них удерживается, в отличие от вьюрковых из подсемейства *Carduelinae*, и использует для этого прыж-

Продолжение табл. 3

Растения	Зяблик	Юрок	Дубонос	Щур	Снегирь	Чечевича	Зеленушка	Коноплянка	Обыкн. чечетка	Клест-еловик	Щегол	Канар. вьюрок	Чиж
Таволга	•				•			•	•		•		•
Тёрн			•		•	•							
Тис	•		•				•						
Хохлатка	•												
Чертополох	•										•		
Чесночница					•			•					
Шиповник	•		•	•			•	•	•				•
Щавель	•				•			•					•
Щирица	•												•
Энотера	•				•				•				•
Яблоня			•		•	•	•						
Ясень	•		•	•	•								

* Составлено в основном по: Евер, 1956; Newton, 1972; Дольник, 1982, с добавлениями.

ки и перепархивания. Агроландшафты, соседствующие с лесами, рощами, садами и населенными пунктами — оптимальная среда этого вида (Некрасов, 1958; Kear, 1962; Прокофьева, 1963; Newton, 1972; Носков и др., 1975; Некрасов, Олигер, 1978; Т.В. Дольник, 1982; Cramp, Perrins, 1994; Резанов, 2004; табл. 3).

Юрок (*Fringilla montifringilla*, вкл. 1) приурочен к северным таежным хвойным лесам с примесью березы на всем протяжении севера Европы и Азии, превосходя зяблика по общей площади ареала. По образу жизни сходен с зябликом, но по местобитаниям и по кормовому поведению отличается от него. Различия в способах собирания пищи свидетельствуют о разных экологических нишах этих близких видов. Птенцов выкармливают насекомыми и сами кормятся ими в этот период. Растительную пищу потребляют в другие сезоны, как и зяблик, и также в основном семена подбирают с поверхности почвы, но в отличие от него, в рацион юрка входят семена ягодных растений — брусники, черники, вороники, а также ягодных деревьев и кустарников — бузины, можжевельника, дерена. Хотя список кормовых растений юрка отличается от такового зяблика, но в его рационе крестоцветные и злаки также занимают основное место. Клюв юрка и челюстная мускулатура немного массивнее и сильнее, чем у зяблика, и является более совершенным орудием для шелушения семян. Юрка, как и зяблика, тоже можно отнести к неспециализированному собирателю, но с несколько большей склонностью к растительности (Новиков, 1952; Некрасов, 1958; Cramp, Perrins, 1994; Хлебосолов, Захаров, 1997; табл. 3).

Подсемейство **Euphoniinae**

Антильская эуфония (*Chlorophonia musica*, вкл. 2), рассматривавшаяся ранее как надвид “blue-hooded euphonia” из *C. musica*, *C. cyanocephala* и *C. elegantissima*, обитает на всех основных Малых и Больших Антильских островах в лесных местобитаниях, как влажных, так и в сухих, на разных высотах, но только там, где растет вьющаяся паразитическая омела, плодами которой в основном питается этот и ряд других видов эуфоний (Stotz et al., 1996).

Зеленый органист (*Chlorophonia cyanea*, вкл. 1) с большим ареалом в прибрежных областях на северо-западе Южной Америки, а также в Аргентине, Парагвае и юго-восточной Бразилии обитает в горных субтропических влажных лесах, на высоте до 2100 м над ур.м., пригородных садах, на банановых плантациях. Держится часто небольшими группами, скрываясь в густой листве, диета почти исключительно фруктово-ягодная с небольшим добавлением насекомых. Гнезда с боковым входным отверстием строит их мха и вытянутых из почвы стеблей с корешками, землей и другим органическим материалом. Птенцов кормят отрыгиванием пищевых комков (Ridgely, Tudor, 1989; Freeman et al., 2012).

Ямайская эуфония (*Euphonia jamaica*) с ограниченным ареалом на Ямайке и Каймановых островах, держится в тропических и субтропических лесных биотопах, как открытых, так и с кустарником, и во фруктовых садах. Питается пло-

дами и ягодами, в основном омелы, а также мягкими зелеными побегами (Stotz et al., 1996).

Желтошапочная эуфония (*Euphonia luteicapilla*) в границах своего ареала от Никарагуа до Панамы обычна в сухих местностях с низкорослыми деревьями и кустарниковыми зарослями и в рощах с тенистым пологом. Весьма социальная птица, передвигается в небольших группах, постоянно издавая позывки и концентрируясь в местах с произрастанием омелы, а также других растений с плодами и ягодами, в том числе и бананов (Skutch, 1954; Wetmore et al., 1984).

Тринидадская эуфония (*Euphonia trinitatis*) обитает в лиственных лесах, вырубках, садах и сухих кустарниковых пространствах сев. Колумбии и Венесуэлы. Держится парами или небольшими группами в лесу на значительной высоте. В отличие от других эуфоний значительную часть диеты составляют насекомые (Snow, Snow, 1971).

Фиолетовая эуфония (*Euphonia violacea*) на пространствах своего протяженного ареала на всем северо-востоке Южной Америки весьма обычна в галерейных лесах, лесных опушках, вырубках, садах; реже встречается в сухой открытой местности. В питании исключительно ягодо- и плодоядна, потребляя плоды омелы, эпифитного кактуса и других эпифитных растений тропического леса, подвешиваясь при этом в разных позах в верхних ярусах леса (Snow, Snow, 1971; Ridgely, Tudor, 1989).

Толстоклювая эуфония (*Euphonia lanirostris*) с обширным ареалом в Центральной и на северо-западе Южной Америки населяет редколесья и опушки тропических лесов с кустарниковыми зарослями, как влажные, так и сухие, а также фруктовые сады и плантации. Основа рациона — плоды и ягоды, особенно омелы. В корм птенцам добавляет пауков (Ridgely, Tudor, 1989; Stotz et al., 1996).

Подсемейство **Carduelinae**

Триба **Coccothraustini**

Черно-золотой дубонос (*Mycerobas icteroides*, вкл. 3) населяет пояс влажных гималайских хвойных лесов, а также смешанный лес и участки голубой сосны. Не поднимается выше лесного пояса и не спускается ниже 1800 м. Кормится и на земле, и на деревьях. В диете — косточки тиса, плоды шиповника, молодые побеги пихты и ели, семена сосны и разных кустарников. Животная пища — улитки, слизни, цикады, гусеницы (Roberts, 1992; Collar et al., 2010).

Ардовый дубонос (*Mycerobas carnipes*, вкл. 3) — один из наиболее характерных представителей вьюрковых в субальпийском поясе гор Средней и Центральной Азии, область гнездования которого совпадает с распространением и высокоствольных арчовников, и стелющейся арчи. На Тянь-Шане обитает на высотах от 2200 до 3200 м над ур.м., на всех хребтах с арчовым стлаником, а также в ельниках со стелющейся арчой. В гнездовой сезон питаются ядрышками арчовых семян и ими же в основном кормят птенцов с добавлением насекомых — жу-

ков-долгоносиков, личинок прямокрылых, цикад и других насекомых имаго. В период линьки, с конца июля и в августе, арчовые дубоносы переходят на питание в основном ягодами рябины, а также кизильника, а с октября вновь возвращаются к питанию арчой, а также шиповника. Весной собирают высыпающиеся семена ели, а в конце мая часто объедают еловые цветочные почки и пыльники (Иванов, 1969; Ковшарь, 1979; Иовченко, 1990).

Вечерний дубонос (*Hesperiphona vespertina*, вкл. 4) в сезон размножения обитает в лесистой местности Северной Америки с хвойным и смешанным древостоем, иногда гнездится и в парках городов. За последнее столетие значительно расширил свой ареал в результате экспансии в восточном направлении. Стайная птица, во время сезонных миграций и зимой встречается в лесах разного типа, садах и парках. В это время предпочитает всему другому семена американского клена (*Acer negundo*), собирая их и на земле, и срывая с веток. Весной поедает почки и различные семена. Птенцов выкармливает земляными червями, гусеницами елового почкоеда, зелеными семенами сорняков, а также плодами пенсильванской сливы, боярышника, черемухи, ежевики, отрывая разжеванные комки пищи в рот птенцам (Godfrey, 1966; Austin, 1968; <http://bna.birds.cornell.edu/bna/species>).

Обыкновенный дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*, вкл. 4) обитает в смешанных и лиственных лесах, больших парках, рощах и садах на протяжении всего евразийского ареала. В списке его растительных пищевых объектов более 70 названий, из которых около 50 приходится на семена и плоды деревьев. Известная особенность дубоноса — способность питаться плодами и семенами с очень твердыми оболочками — вишни, черешни, сливы, дуба, орешника, дурнишника, бука, кедра, черемухи, терна. Поедаются также семена вяза, граба, клена, берёзы, ели, шиповника, калины, малины, ирги, а в весеннее время — почки. В Карелии один из важнейших кормов — ягоды черёмухи, а на Дальнем Востоке среди осенних кормов — ягоды амурского бархата и кедровые орехи. Во время гнездования пищей для птенцов и взрослых птиц становится смесь из плодов, мягких семян и насекомых — прежде всего различных гусениц и жуков. Птенцов в лесостепной местности Сумской обл. Украины выкармливают главным образом насекомыми (95% — гусеницы *Lepidoptera*). Кормятся чаще всего в кронах деревьев и кустарников (Дементьев, Гладков, 1954; Некрасов, 1964; Newton, 1972; Панов, 1973; Хохлова и др., 1983; Cramp, Perrins, 1994; Кныш, 1998; табл. 3).

Малый черноголовый дубонос (*Eophona migratoria*, вкл. 4) населяет на Дальнем Востоке и Китае небольшие рощи, пойменные кустарники, сады, заросшие деревьями склоны сопок. На юге Амуро-Зейского плато гнездится в лиственничниках с примесью березы и в дубовых редколесьях. В гнездовое время взрослые питаются в большей степени насекомыми (гусеницы листоверток, совок, пядениц, личинки пилильщиков, хрущики, златки, усачи, муравьи), ими же выкармливаются птенцы. Весной питаются почками деревьев, а в конце лета и осенью — ягодами и семенами. Численность в последнее время резко снизилась (Воробьев, 1954; Нейфельдт, 1960; Назаренко и др., 2001).

Триба *Pyrrhulini*

Щур (*Pinicola enucleator*, вкл. 5) — характерный представитель хвойного и смешанного леса таежного севера Европы, Азии и Северной Америки. Европейские популяции населяют хвойный лес с примесью ольшаников и березняков, сибирские — пихтовник с елью и кедром, курильские и камчатские — заросли кедрового стланика и березняки, американские — хвойные и смешанные леса. Во время сезонных кочевок встречается в лиственных и смешанных лесах, в культурном ландшафте и в городах. Пища в Евразии и Америке сходная. Осенью основу питания составляют семена ягодных растений, особенно рябины, зимой и весной — цветочные почки почти всех северных лесных древесных растений, преимущественно ели, а также ивы, березы, осины и семена клена, ясеня; весной — пыльники некоторых растений и семена травянистых. В сезон размножения и летом — черника, вороника, ежевика, морошка, мелкие беспозвоночные, особенно тли. Птенцов кормят смесью семян и беспозвоночных, включая гусениц, тлей, типулид, жуков и кузнечиков (Новиков, 1952; Дементьев, Гладков, 1954; Мальчевский, 1959; Newton, 1972; Cramp, Perrins, 1994; Баккал, 2012).

Желтоспинный снегирь (*Pyrrhula aurantiaca*, вкл. 5) — птица гималайского хвойного леса, в сезон размножения предпочитая сухие леса на высоте не ниже 2400 м, и не спускающаяся ниже, в умеренно влажный гималайский смешанный лес. В Пакистане распространен весьма локально и отдельными пятнами, преимущественно среди голубой сосны *Pinus wallichiana*. Основная часть его пищи — опавшие семена, преимущественно крупные и твердые, и в первую очередь этот снегирь — наземный собиратель. Весной и летом кормится также почками, молодыми побегами деревьев, и ягодами. Зимой встречается небольшими стайками, иногда птицы собираются в освободившихся от снега основаниях кустов, роясь там в земле (Roberts, 1992; Collar et al., 2010).

Обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*, вкл. 6) — обитатель преимущественно темнохвойных лесов таежной зоны Евразии, как равнинных, так и горных, но в южных частях ареала встречается в смешанных и лиственных лесах. В горы поднимается до верхней границы леса. Будучи типичной лесной птицей, предпочитает размножаться в густых высокоствольных биотопах с хорошо развитым нижним ярусом. В период сезонных передвижений его можно встретить и в елово-пихтовой тайге, и в лиственных насаждениях, и в садах и парках крупных городов. Наиболее растительнояден из вьюрковых, хотя в небольшом количестве поглощает пауков и насекомых. В обширном списке растительных кормов более 120 видов растений — деревьев, кустарников, травянистых, при этом семена рябины наиболее излюбленный корм. Поедает и калину, крушину, можжевельник, бузину, иргу, чернику, а также семена всевозможных травянистых растений, в особенности сложноцветных, при этом часто зависает в воздухе, присаживаясь на травянистые стебли. Во вторую половину зимы и весной питается почками и побегами, предпочитая фруктовые деревья. Птенцы выкармливаются смесью семян,

насекомых (гусеницы, тли), пауков и небольших улиток. В начале гнездования птенцы получают гораздо больше животной пищи, чем в середине лета, в поздних выводках (Некрасов, 1964; Newton, 1972; Cramp, Perrins, 1994; Преображенская, 1998; Шутова, Ладыжев, 2009; табл. 3).

Монгольский пустынный снегирь (*Bucanetes mongolicus*, вкл. 6) населяет пустынные и полупустынные гористые ландшафты Азии, глинистые или скалистые, со скудным травянистым покровом, кустами и редкими деревьями, на разных высотах, от 500 до 4750 м. Ведет кочевнический образ жизни в пределах небольших территорий, и кормится на поверхности земли, собирая семена (ковыль, полынь) или выклеывая их из травянистых растений, прижимая их к земле. Гнездится на пустынных безлесных склонах поблизости от лужаек и ручейков, устраивая гнезда в трещинах скал и обрывов (Потапов, 1966; Иванов, 1969; Корелов и др., 1974; Roberts, 1992).

Краснокрылый чечевичник (*Rhodopechys sanguineus*, вкл. 6) и в североафриканской, и в азиатской части своего ареала обычен на сухих каменистых горных склонах и плато со скудной кустарниковой растительностью, и в нагорных степях и склонах субальпийского и альпийского пояса (на высотах от 1800 до 3400 м). Пищей служат исключительно семена, собираемые на земле или с низких растений (бурачниковые, козлобородники, гречишники, подмаренники, маревые, чернокобель, мятлики, осоки, пастушья сумка, ярутка, мелколистная жимолость). Посещают солонцы (Ковшарь, 1966; Иванов, 1969; Корелов и др., 1974; Roberts, 1992).

Жемчужный горный вьюрок (*Leucosticte brandti*, вкл. 8) — один из наиболее высокогорных вьюрков, населяет открытые крутые склоны альпийского пояса среди россыпей камней и скал, почти лишенных растительности, и щебнистые плато у вершин перевалов и горных хребтов Азии на высотах от 3000 до 5000 м. Кормовые и гнездовые станции разобщены. Кормится на альпийских лужайках, на камнях и на участках, освободившихся от снега, а гнездится среди россыпей и обломков скал, лишенных растительности, близ снеговой линии, на склонах южной экспозиции. Питается и кормит птенцов семенами альпийского мака, лапчатки, полыни, осок, крестовника, хохлатки, конского щавеля, примулы, котовника и др. растений. Из насекомых в пище птенцов отмечены гусеницы чешуекрылых, личинки прямокрылых, мелкие двукрылые (Потапов, 1963; Иванов, 1969; Корелов и др., 1974; Ковшарь и др., 1982; Roberts, 1992; Ирисова, 2001).

Американский горный вьюрок (*Leucosticte tephrocotis*, вкл. 8) летом держится на крутых склонах и утёсах среди ледников и постоянного снегового покрова выше зоны леса на вершинах гор западных частей Канады и США. Гнездится там в расщелинах каменистых склонов и под утёсами. Обитает и на Командорских о-вах, на скалистых участках морских побережий, на о. Медном встречается чаще, чем на о. Беринга, численность вида подвержена годовым колебаниям. Осенью спускается на холмы, в горные долины и на тихоокеанское побережье, где питается на полях, обочинах дорог и возле фермерских хозяйств, а также залетает и в города. Питается почками, листьями, семенами водяники,

звездчатки, лютика, лапчатки, чертополоха, вересковых, ягодами шикши, мелкими морскими беспозвоночными, насекомыми (жуки, моли, гусеницы совки) и их личинками (Godfrey, 1966; Артюхин, 1991; Collar et al., 2010).

Триба *Carpodacini*

Обыкновенная чечевица (*Erythrina erythrina*, вкл. 10), в противоположность многим другим членам трибы чечевиц, живущим в ограниченных полупустынных и горных ареалах, занимает весьма обширные пространства Евразии, расширив недавно свой ареал в западном направлении в восточной Европе. Её характерные биотопы в Европе — речные поймы с высокими и густыми кустарниками, опушки леса по соседству с лугами, агроландшафты с живыми изгородями, парки, сады, кладбища, гари, вырубки. В южных частях ареала — горные и предгорные равнинные леса, долины горных рек с кустарником, субальпийские и альпийские луга, причем на Тянь-Шане — на высотах от 1300 до 2900 м, а на Памире поднимается до 3800 м. Весной в Европе питается почками, листьями, молодыми побегами деревьев и кустарников, семенами вяза, тополя, ивы, летом — разных злаков, одуванчика и других сложноцветных, ягодами и насекомыми. На Тянь-Шане весной основной корм — почки и молодые побеги арчи, а во время выкармливания птенцов — незрелые семена холмовой герани. Часто кормятся в кронах деревьев и кустов, а на лугах достают незрелые семена среди разнотравья и культурных злаков, чертополоха, щавеля (всего в списке кормов 30 видов травянистых растений). Осенью кормятся в первую очередь семенами злаков, а также крестоцветных, осоки, проса. Часто посещает солонцы. Птенцов выкармливают в основном незрелыми семенами, иногда с небольшим добавлением насекомых, в том числе гусениц, тлей, личинок цветочных мух, щитовок (Дементьев, Гладков, 1954; Некрасов, 1964; Потапов, 1966; Newton, 1972; Корелов и др., 1974; Ковшарь, 1979; Иовченко, 1986; Паевский, 2004).

Большая чечевица (*Carpodacus rubicilla*, вкл. 9) в весенне-летнее время обитает в высокогорье Центральной и Средней Азии, Алтая и Кавказа на высотах от 2700 до 4200 м в ледниковых участках среди скалистых сухих горных склонов с низкой травянистой альпийской растительностью и редкими участками кустарников, местами с постоянным снегом и отрицательными температурами воздуха. Наиболее привлекательны для этого вида гранитные скалы со сложными очертаниями, обеспечивающие птицам защитные условия и во время ночевки, и в период гнездования. Зимой спускается в предгорья с речными долинами, кустарниковыми зарослями, парками и садами. Питается бутонами, цветочными завязями, тычинками и семенами разных травянистых растений, более 40 видов, с преобладанием холодолюбивых злаков и осок, а также кустарников, предпочитая прежде всего облепиху, затем боярышник, можжевельник, осоки, астрагал, горец. Во время выкармливания птенцов в пище встречались насекомые — прямокрылые и жуки (Дементьев, Гладков, 1954; Корелов и др., 1974; Лоскот, 1991; Roberts, 1992).

Арчовая чечевица (*Carpodacus rhodochlamys*, вкл. 9), ранее считавшаяся подвидом розовой чечевицы, населяет летом высокогорные биотопы Кашгарии, Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау, северной Монголии и юго-востока Алтая. Встречается на всем протяжении растущей арчи, предпочитая полосу смещения арчи и ели, на высотах от 2200 до 3100 м над ур.м. Гнездится на елях и арче. При осенне-зимних кочевках спускается до Ташкента, Чимкента, Алматы. Кормятся ягодами, почками, завязями деревьев и кустарников (арчи, рябины, жимолости и др.), и семенами одуванчиков, примулы, лебеды, осота, осоки, а также разных крестоцветных, гвоздичных, бобовых. Птенцов кормят недозревшими семенами и насекомыми — саранчовые, мухи, жуки (Гаврилов и др., 1968; Корелов и др., 1974; Ковшарь, 1979).

Краснобровая чечевица (*Carpodacus rodochrous*, вкл. 11) — эндемик Гималаев, ограниченный в своем летнем распространении влажными гималайскими субальпийскими ландшафтами с кустарником или редколесьем на его верхней границе. Зимой встречается небольшими группами по 5–8 птиц, кормящимися на земле возле опушки леса и в кустарнике. Потребляет ягоды, в частности калины, крушины, семена циатулы, сорняков. В марте поднимается в районы гнездования, на высоте 3000 м и выше (Roberts, 1992; Collar et al., 2010).

Урагус (*Carpodacus sibiricus*, вкл. 9) во всех местах своего сибирского и дальневосточного ареала придерживается густых зарослей кустарников (ивы, черемухи, облепихи) и низких березняков в речных долинах, а также болот, заросших хвощем и осокой. Питается почками ив, семенами березы, лиственницы, полыни, хмеля, лебеды, ломоноса, а также насекомыми, отыскивая их в траве и опавшей листве. Птицы дальневосточного подвида *C. s. ussuriensis* кормятся также семенами лютика, щавеля, кровохлебки, ягодами жимолости и калины. Птенцов кормят смешанной, растительной и животной пищей, с большей долей гусениц, личинок, куколок насекомых, а также тлей и пауков. В период сезонных передвижений от осени до весны урагусы образуют небольшие стайки по 5–10 особей, передвигающихся на значительные расстояния и залетающих в города (Дементьев, Гладков, 1954; Панов, 1973; Корелов и др., 1974; Винтер, 1976).

Скальная чечевица, или **Красный вьюрок** (*Carpodacus puniceus*, вкл. 9), населяя высокогорье Центральной Азии, занимает наивысшие части альпийского пояса и пояс постоянного снега и ледников, на высотах от 2700 до 4400 м. Гнездятся в укрытиях на скалистых склонах среди нагромождений камней и скудной травянистой растительности и среди отвесных скал возле ледников, где снег держится всё лето. Питаются семенами альпийских трав, семенами и соцветиями примулы, а также цветами *Dasiphora* и *Dryadantha*. В некотором количестве поедают и насекомых. Зимой некоторая часть птиц спускается в субальпийский пояс, где кормятся на арче и шиповнике, однако остальные зимуют в высокогорье, питаясь семенами разных травянистых растений. Могут раскапывать землю и поедать корешки и клубеньки (Дементьев, Гладков, 1954; Кузнецов, 1960; Корелов и др., 1974; Roberts, 1992).

Триба **Drepanidini** (Pratt et al., 2009; Collar et al., 2010; табл. 4)

Акикики (*Oreomystis bairdi*), или пищуха острова Кауаи, обитает в низменных тропических лесах, как сухих, так и влажных, на деревьях и в густом подлеске среди кустарников с лишайниками и мхом. Питается различными членистоногими, собирая их под корой: имаго насекомых, гусеницами, пауками, многоножками.

Лайсанский вьюрок (*Telespiza cantans*, вкл. 12) остался только на атолле Лайсан, а на других островах вымер. Держится в прибрежных сухих кустарниковых зарослях и среди разнотравья. Всеяден, питается беспозвоночными, семенами, цветами, плодами, листьями, корешками, а также птичьими яйцами.

Палила (*Loxioides bailleui*, вкл. 12) обитал ранее на четырех островах, остался лишь на Мауна Кеа в горном лесу. Держится на деревьях и кустарниках на высотах до 3000 м. Основная пища — зеленые семена дерева *Sophora chrysophylla*, а также цветы, плоды, гусеницы.

И'иви (*Vestiaria coccinea*, вкл. 12) населяет как низменные, так и горные тропические леса на многих из Гавайских островов, преимущественно с подлеском из древовидного папоротника и других растений, на высотах в основном 1250 м и выше. Питается нектаром, но также и беспозвоночными. Защищает территории с обильным цветением.

Гавайская мамо (*Drepanis pacifica*) вымерла в конце XIX века. Держалась в низменных и горных влажных лесах, кормилась нектаром.

Акохекохе (*Palmeria dolei*, вкл. 13) осталась только во влажном лесу из *Metrosideros* и *Acacia* острова Мауи, и в подлеске из *Cheirodendron* с эпифитами, лишайником и мхом. Пища — нектар, а также гусеницы, мухи и пауки.

Акиаполау (*Hemignathus wilsoni*, вкл. 12) обитает в смешанном тропическом лесу, а также в сухом лесу из *Sophora* на высотах до 2700 м острова Гавайи. Питается пауками, жуками, личинками, гусеницами, добывая их в сухой древесине и под корой, иногда пьет нектар.

Крючокклювый гавайский вьюрок (*Pseudonestor xanthophrys*, вкл. 12) остался на острове Мауи в прибрежных и горных лесах на высотах до 2350 м. Диета на почти 80% — личинки жуков-древоточцев, а также гусеницы бабочек и другие беспозвоночные, иногда пьет нектар.

Анианиау (*Magnumma parva*, вкл. 13) обитает в смешанных лесах разного типа острова Кауаи на высотах 600 м и выше. Насекомоядна и нектароядна в равной степени. Собирает насекомых, пауков и других беспозвоночных с листьев, иногда пьет сок мягких плодов.

Акекее (*Loxops caeruleirostris*, вкл. 13) населяет низменные и горные влажные смешанные леса на острове Кауаи, кормится гусеницами, пауками, листо-блошками.

Триба *Carduelini*

Домовый вьюрок (*Haemorrhous mexicanus*, вкл. 14), относимый ранее к чечевицам, по своим биотопическим требованиям схож с домовым воробьем. В отличие от чечевиц, во время кормежки держится в основном на земле. В Мексике, США и Канаде предпочитает обитать на территориях, в том числе и сельскохозяйственных, со строениями, деревьями, садами, а также в городах. Питается семенами, зернами, почками и плодами, в частности чертополоха, одуванчика, подсолнечника и других сложноцветных, злаков, вишни, шелковицы. Насекомых — гусениц, жуков — захватывает вместе с семенами. На больших полях кормится в больших стаях (Godfrey, 1966; Ottaviani, 2011).

Буланный, или пустынный вьюрок (*Rhodospiza obsoleta*, вкл. 14) первично обитал в саксаульниках и тугаях рек в пустынных ландшафтах Средней Азии и Казахстана, Ирана, Афганистана, Монголии и Китая, а по мере образования оазисных лесонасаждений охотно их заселял. Предпочитает равнинные местообитания с разреженными группами деревьев, чередующихся с полянами, солончаками и источниками воды, обитает и в населенных пунктах. Вне сезона размножения, во время кочевок и миграций, птицы держатся небольшими стайками. По своей экологической нише относится к собирателям, питаясь семенами на земле, на травянистых растениях, на деревьях, при этом регулярно летая на водопой. Птенцов кормит семенами, которые потребляет сам — карагача, солянок, верблюжьей колючки, чингила (Дементьев, Гладков, 1954; Корелов и др., 1974; Паевский и др., 1990).

Сокотранский золотокрылый вьюрок (*Rhynchostruthus socotranus*, вкл. 14) населяет на о. Сокотра разнообразные биотопы от горных до низменных; наиболее типичные местообитания — разрозненный лес и кустарники из акации, можжевельника и молочаев. Семена и плоды этих растений составляют основу диеты этого вьюрка. Несмотря на малочисленность всей популяции (не более шести с половиной тысяч взрослых птиц) и обитание только на одном острове, судьба вида не вызывает опасений (IUCN Red List of Threatened Species, 2012).

Обыкновенная зеленушка (*Chloris chloris*, вкл. 15) в пределах своего ареала в западной части Евразии придерживается разнообразных биотопов с древесной и кустарниковой растительностью по соседству с полями, лугами, пастбищами и разными культурными ландшафтами. Избегая обширных лесных массивов, она встречается на лесных опушках, в пойменных рощах, в садах, парках и городских скверах (в последнем случае обычна там, где есть обыкновенная и серебристая ель, где она устраивает гнезда). В западном Тянь-Шане обычна в горных ореховых лесах и арчовниках. Диета взрослой зеленушки состоит преимущественно из растительных кормов, список которых достигает более 70 названий. В основе это семена полевых и луговых травянистых растений с преобладанием сложноцветных, крестоцветных и гречишных. Семена собирает и с земли, и с самих растений. Осенью, зимой и весной кормится также рябиной, можжевельником, чере-

мухой, иргой, молодыми побегами, в том числе ели. Птенцы выкармливаются и различными семенами, и зелеными частями растений, и насекомыми — жуками, гусеницами бабочек, разными личинками (Дементьев, Гладков, 1954; Некрасов, 1964; Newton, 1972; Корелов и др., 1974; Cramp, Perrins, 1994; Прокофьева, 2008; Жуков, 2012; табл. 3).

Черногорный канареечный вьюрок (*Crithagra atrogularis*) — представитель большой группы африканских канареечных вьюрков из 37 видов, относимых ныне к роду *Crithagra*. Населяет преимущественно сухие степные пространства с акацией и сады в обширном ареале на юго-востоке и юге Африки. Обычно встречается небольшими группами, кормящимися различными семенами на земле и на деревьях, а также насекомыми. Гнезда часто устраивает в больших сухих шишках цветов *Protea* (Roberts, 1949; Clancey, 1964).

Мозамбикский канареечный вьюрок (*Crithagra mozambicus*, вкл. 16) обладает огромным ареалом от Мавритании до Кении, Анголы, Мозамбика и ЮАР. В провинциях Наталь и Зулуленд численность его весьма высока и на низменностях, и на возвышенностях. Держится небольшими группами в саваннах среди деревьев и колючих кустарников, в садах и на возделываемых землях, питается семенами травянистых и кустарниковых растений, часто держится на земле. Гнездится в ноябре (Roberts, 1949; Clancey, 1964).

Капский канареечный вьюрок (*Crithagra totta*) локально обитает в ЮАР на южных горах и Капском полуострове. Обычен в кустарниковых зарослях в долинах и на склонах холмов, а также в высокотравье. Держится парами или небольшими стайками, кормится семенами, почками и насекомыми. Гнездится невысоко в кустах и в расщелинах скал, в октябре–ноябре (Roberts, 1949; Mackworth-Praed, Grant, 1963; Clancey, 1964).

Желтобрюхий канареечный вьюрок (*Crithagra flaviventris*) распространен в горных кустарниковых зарослях на юго-западе Африки от Анголы до ЮАР. Диета преимущественно растительная, в основном семена; гнездится с декабря по март, но в ЮАР с июля по октябрь (Roberts, 1949; Mackworth-Praed, Grant, 1963; Clancey, 1964).

Пестроголовый канареечный вьюрок (*Crithagra gularis*, вкл. 16) населяет разнообразные африканские биотопы на огромной территории от Мали до ЮАР, предпочитая открытые пространства с деревьями, включая вечнозеленые, сады, а также кустарники по склонам холмов. Кормится семенами, зернами, плодами, почками и цветочными лепестками, размножается в октябре (Roberts, 1949; Mackworth-Praed, Grant, 1963; Clancey, 1964).

Белоголовый канареечный вьюрок (*Crithagra albogularis*), обитая в Анголе, Намибии и ЮАР, встречается в основном в кустарниках на холмах и вдоль речных долин. Питается семенами, почками, в особенности молочая (Roberts, 1949; Mackworth-Praed, Grant, 1963).

Обыкновенная коноплянка (*Linaria cannabina*, вкл. 19) во всех местах своего европейского, азиатского и североафриканского ареала населяет чаще всего

культурные открытые ландшафты — сады, лесополосы, опушки леса, долины рек с кустарником, живые изгороди. В горно-степных ландшафтах встречается на склонах с луговой растительностью и кустарником, поднимаясь иногда до высоты 2800–3000 м. В период гнездования несколько пар часто селятся недалеко друг от друга. Кормится на открытых пространствах семенами самых разнообразных травянистых растений — более 60 видов из 72 всех видов поедаемых ею растительных кормов. В основном это сложноцветные и крестоцветные, семена которых подбирает на земле и достает из самих растений. Летом регулярно посещает солонцы. Птенцов кормит и размягченными в зобе семенами, и насекомыми (Дементьев, Гладков, 1954; Некрасов, 1964; Newton, 1972; Ковшарь, 1966; Корелов и др., 1974; табл. 3).

Обыкновенная чечётка (*Acanthis flammea*, вкл. 19) на протяжении своего обширнейшего ареала в Евразии и Северной Америке занимает северные, тундровые и таёжные ландшафты. Во время гнездования находится в основном в кустарниковой тундре и берёзовых и ольховых лесах. Наиболее предпочитаемый корм чечётки — семена деревьев, в первую очередь берёзы, а также ольхи и ели. Во время кормёжки, подобно чижу, подвешивается в разных позах к тонким веточкам и семенным серёжкам и соплодиям. Питается и семенами 33 видов травянистых растений, чаще всего сложноцветными и крестоцветными, а также злаками и многими другими на земле и в зарослях сорняков. На крайнем Северо-Востоке Азии, на р. Омолон, чечётки в зимнее время поедают семена кустарниковых берёзок, ольхового стланика, лиственницы, а также вейника и других злаков, торчащих из-под снега. Используют в пищу и разных насекомых и пауков, а птенцов выкармливают смесью насекомых и семян (Дементьев, Гладков, 1954; Некрасов, 1958; Кищинский, 1960; Newton, 1972; Корелов и др., 1974; Андреев, 1980; Cramp, Perrins, 1994; табл. 3).

Клёст-еловик (*Loxia curvirostra*, вкл. 20) чрезвычайно широко распространен в северной лесной зоне Старого и Нового Света, проникая также в южные горные хвойные леса Европы, Азии и Америки. Будучи настоящей древесной птицей, клёст почти всегда кормится на деревьях, умело лазая и подвешиваясь к ветвям с шишками. Среди вьюрковых все виды рода *Loxia* — типичные стенофаги, питающиеся семенами хвойных деревьев, что определяет и особые приёмы добывания этих семян, и соответственное крестообразное расположение концов клюва взрослых птиц. Клёст-еловик в большинстве мест своего обитания предпочитает всему другому семена ели, а потому пространственное нахождение стай клестов, а также место и время его гнездования (любой сезон года) зависят прежде всего от хорошего урожая ели. И лишь при неурожае и недостатке этих семян он может переключиться на почки и семена клена, бук, вяза, ольхи, яблони, рябины, травянистых растений и на насекомых (тлей, пилильщиков, шелкопрядов, долгоносиков, а также галлообразующих насекомых). В юго-западной Якутии еловик и белокрылый клёст питаются в основном семенами лиственницы, помимо семян ели.

Птенцов выкармливает также еловыми семенами, но кроме них, при размножении в зимние месяцы птенцы могут получать личинок насекомых, зимующих в шишках (Шульпин, 1939; Новиков, 1952; Дементьев, Гладков, 1954; Мальчевский, 1959; Некрасов, 1964; Godfrey, 1966; Коханов, Гаев, 1970; Корелов и др., 1974; Меженный, 1979; Нанкинов, 2013б; табл. 3).

Гаитянский клёт (*Loxia megalaga*, вкл. 20) — птица очень ограниченного ареала на о. Гаити — в республике Гаити и в Доминиканской республике. Обитает в горных массивах, включая биосферный заповедник. Местообитания ограничивается горными лесами с сосной *Pinus occidentalis*, семена которой — его основная пища. Сосна дает урожай в среднем каждые три года, и в годы неурожая птицы кочуют, появляясь на разных высотах, от 500 до 2600 м. Размножается в период с января по апрель — период созревания семян сосны. Численность сокращалась в 1920-х и 1960-х гг., но к 1978 г. частично восстановилась; в настоящее время оценивается от 600 до 3700 особей. Отрицательные факторы для популяции — рубка леса, частые неконтролируемые пожары и расширяющееся земледелие (BirdLife International / www.birdlife.org; Bond, 1979; Clement et al., 1993; Benkman, 1994).

Горный, или Малайский вьюрок (*Chrysocorythus estherae*) населяет в Индонезии и на Филиппинских островах субтропические высокогорные луга, влажные тропические горные леса и вересковые низины. Держится в кустарнике и травянистой растительности, питается разнообразными семенами и небольшими плодами (Collar et al., 2010).

Черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*, вкл. 21) в границах своего евразийского и североафриканского ареала обитает среди древесной растительности рядом с открытыми ландшафтами — лугами, полями, пустырями, садами, парками, кладбищами, а в горных местностях, на высотах до 2200 м — на лесных опушках и в долинах. Основные кормовые объекты — высокие сорняки, а всего в списке поедаемых растений — 56 названий, преимущественно из семейства сложноцветных. Наиболее предпочитаемый корм — семена чертополоха, бодяка и лопуха (репейника), которые он достает на самих растениях, ловко пристраиваясь на верхних стеблях и принимая разнообразные позы. Зимой иногда кормится семенами березы и ольхи, подвешиваясь подобно чижам и чечёткам к березовым сережкам и ольховым соплодиям. Птенцов выкармливает и незрелыми семенами, в особенности чертополоха, и мелкими насекомыми, в частности, тлями и личинками мух (Некрасов, 1964; Newton, 1972; Корелов и др., 1974; Шурупов, 1983; табл. 3).

Лимонный, или желтый вьюрок (*Carduelis citrinella*, вкл. 21) занимает небольшой ареал в горах центральной и южной Европы и на Балеарских островах. Гнездится в хвойных лесах Альп, Тироля, Пиренеев и Апеннин на высотах выше 1400 м, но в южной Германии на высоте 600 м. Исходно был ограничен в сезон размножения альпийскими лугами вблизи линии леса, но впоследствии спустился ниже по мере сведения части леса. Питается семенами хвойных деревьев непосредственно из шишек, а также семенами травянистых растений, в частности

одуванчика, чертополоха и других сложноцветных. В Альпах некоторые птицы остаются весь год на местах размножения, а большинство мигрирует на юг. Зимующие на средиземноморском побережье кормятся на березах и ольхах вместе с чижами и чечётками (Newton, 1972).

Красношапочный, или корольковый вьюрок (*Serinus pusillus*, вкл. 18), обитая в горах Кавказа, Средней Азии, Казахстана, Ирана, Афганистана и Памиро-Алая, держится преимущественно в горных долинах, скальных ельниках, в редколесьях арчи, пихты и лиственницы, в стелющихся и древовидных арчовниках, на высотах от 1800 до 2800 м, но в зимний период спускаясь в нижние горные пояса и предгорья. В субвысокогорье Тянь-Шаня питается и кормит птенцов прежде всего семенами одуванчика, а также козлобородника, мятлика, пастушьей сумки, чертополоха, манжетки, щавеля. В осенне-зимний и весенний период собирают выпавшие семена ели (Корелов и др., 1974; Ковшарь, 1979).

Европейский, или канареечный вьюрок (*Serinus serinus*, вкл. 18) в своем исконном естественном биотопе, средиземноморской лесистой местности, населял опушки и поляны. В наше время держится в основном на сельскохозяйственных землях, вокруг деревень и городов, в садах, парках, виноградниках, городских аллеях. За последние два века значительно расширил свой европейский ареал. Основу питания составляют семена различных сорняков, в первую очередь сложноцветных. Весной кормится почками вяза, березовыми сережками, летом — семенами одуванчика и насекомыми, а также семенами пастушьей сумки, полевой горчицы, горца (Eber, 1956; Newton, 1972; Cramp, Perrins, 1994; Паевский, 2004; табл. 3).

Канарский канареечный вьюрок (*Serinus canaria*, вкл. 18), предок всех домашних канареек, эндемик Канарских, Азорских островов и Мадейры, довольно обычен на Канарских о-вах, где его численность достигает в наше время 80–90 тысяч пар. Обитает в разнообразных биотопах от сосновых лесов до песчаных дюн. Наиболее многочисленен в небольших рощах, парках и садах, встречаясь на всех высотах, от уровня моря до 1500 м. Гнездится часто небольшими группами. Кормится на земле, среди низкой растительности, семенами сорняков, злаков, мелкими насекомыми. Начиная с XV века, когда в Европу привезли первых диких канареек, выведено уже много десятков пород певчих и декоративных домашних канареек (Лукина, 1966).

Американский чиж (*Spinus tristis*, вкл. 21), распространенный в США, Канаде и Мексике, населяет открытые агроландшафты, луга, поля с сорняками, фруктовые сады, обочины дорог, прибрежные леса, а в сезон размножения встречается и в лиственных лесах и зарослях кустарников, где часто гнездится разрозненными группами. Почти полностью зернояден, даже при выкармливании птенцов. Питается семенами березы, ольхи, вяза и многих сорняков. Размножается поздно в сезон, иногда только в июле, в связи с созреванием основных в питании растений, особенно чертополоха. Зимой встречается от южной Канады до Мексики и южной Флориды (BirdLife International / www.birdlife.org; Godfrey, 1966; Ottaviani, 2011).

Мексиканский чиж (*Spinus psaltria*, вкл. 22) в своем ареале от запада США до Южной Америки встречается в субтропиках и горах на высотах до 2150 м, чаще всего несколько выше 900 м. Его основные местообитания — поля сельскохозяйственных культур, заросли кустарников и разрозненные группы деревьев, пустоши с сорняками. Держится небольшими стайками и парами, весьма осторожен. Кормится в основном семенами различных растений, в частности череды (Bond, 1979; Land, 1970; Ottaviani, 2011).

Обыкновенный чиж (*Spinus spinus*, вкл. 22), занимая отдельные части разорванного ареала в Европе, Сибири и Дальнем Востоке, в период размножения связан преимущественно с еловыми лесами. Основная диета — разнообразные древесные семена, в первую очередь ольхи, а также березы, ели, вяза, лиственницы, но в гнездовой период кормится и насекомыми. При кормежке принимает самые разные позы, ловко подвешиваясь к ветвям и шишкам. Своим заостренным клювом способен вскрывать даже крепко сомкнутые, еще зеленые соплодия ольхи и нераскрытые шишки ели. При недостатке семян деревьев питается и семенами травянистых растений, чаще из семейства сложноцветных, и всего в списке его растительных кормов 39 названий. Птенцов выкармливает смешанной пищей, но в основном насекомыми, в частности, тлями (Eber, 1956; Некрасов, 1958; Newton, 1972; Stamp, Perrins, 1994; Паевский, 2006а; табл. 3).

Антильский чиж (*Spinus dominicensis*, вкл. 22) в ограниченном ареале юго-востока о. Гаити держится в горном сосновом лесу и питается в основном семенами сосны, а также семенами разных сорняков (Bond, 1979).

Сосновый чиж (*Spinus pinus*, вкл. 22) в своем обширном ареале, включающем Аляску, почти всю Канаду и северные части США, в сезон размножения населяет хвойные и смешанные леса разного возраста и плотности. Кормится преимущественно семенами сосны и других хвойных, а летом также насекомыми и пауками. Его зимний ареал и численность весьма изменчивы, поскольку в этот период ведет бродячую жизнь в поисках мест с хорошим урожаем сосны. Часто посещает разные солонцы (Godfrey, 1966; BirdLife International / www.birdlife.org).

Гватемальский чиж (*Spinus atriceps*, вкл. 22) немногочисленен в своем обычном биотопе дубовых и ольховых рощ по соседству с пашнями в южной Мексике и Гватемале, встречается и в сосновом лесу (Land, 1970; Ottaviani, 2011).

Черногрудый, или черноголовый чиж (*Spinus notatus*, вкл. 22), считающийся прародителем всех южноамериканских чижей, обитает в горах Центральной Америки от Мексики до Никарагуа на высотах до 2750 м, спускаясь иногда в низменности на уровне моря. Он семенояден, а его естественный биотоп — субтропический и тропический влажный горный лес с сосной и дубом (Land, 1970).

Магелланов, или капюшонный чиж (*Sporagra magellanica*, вкл. 23) широко распространен во многих южноамериканских странах, встречаясь в лесах, саваннах, на сельскохозяйственных землях, в парках и садах, как на низменностях, так и в горных районах. Его обычно можно увидеть в стаях, кормящихся на деревьях

и кустам, или же на земле. Рацион его включает главным образом семена, почки, листья и некоторых насекомых (Stotz et al., 1996; Ottaviani, 2011).

Шафрановый чиж (*Sporagra siemiradzki*) — редкий вид, ограниченный в распространении прибрежными районами юго-зап. Эквадора и соседними территориями сев.-зап. Перу, где населяет полусухие кустарниковые местности и сухой лиственный лес на высотах до 750 м, а также высокотравье на лесных опушках. Питается семенами различных сорных трав, часто держится небольшими стаями. Гнездится с января по май (Collar et al., 1992, 2010).

Желтолицый чиж (*Sporagra yarrellii*) известен из двух регионов, разделенных тремя с половиной тысячами километров — из сев. Венесуэлы, где он редок, и сев.-вост. Бразилии, где в ряде районов обычен. Его местобитания в Венесуэле — открытые возделанные земли, а в Бразилии — тропические редколесья, лесные опушки, поля зерновых культур, другие плантации и населенные пункты. Пищей служат семена, плоды и фрукты. Как и красный чиж, подвергается интенсивной ловле в целях продажи как домашней клеточной птицы (Collar et al., 1992, 2010).

Красный, или огненный, или капуциновый чиж (*Sporagra cucullata*, вкл. 23) — птица необычной для чижей окраски оперения, распространенная ныне в отдельных районах сев. Венесуэлы, сев.-вост. Колумбии; есть сообщения о встрече на о. Тринидад, а также о небольшой интродуцированной колонии в Пуэрто-Рико. Этот чиж обитает на холмах и низких горных склонах от 280 до 1300 м, ведет сезонный и суточный полукочевой стайный образ жизни между влажным хвойным лесом, сухими лиственными насаждениями и кустарниками, полями и пастбищами. Диета состоит преимущественно из семян злаков и других травянистых растений, плодов омелы, фикуса, других плодов с мякотью и цветочных завязей. Размножается в периоды с мая по июль и в ноябре-декабре. Численность популяций резко снижается вследствие массовой ловли (нелегальной с 1940 г.) на продажу в качестве клеточных птиц, в том числе и для гибридизации с канарейкой (Ridgely, Tudor, 1989; Collar et al., 1992; 2010).

Черный чиж (*Sporagra atrata*, вкл. 23) в своем ареале, вытянутом с севера на юг вдоль западного побережья Южной Америки, населяет кустарниковые заросли и высокогорные луга, горные склоны и ущелья в Андах на высотах от 3000 до 4500 м, держится парами или в небольших стайках, растительнояден, часто кормится на земле (Ridgely, Tudor, 1989).

Толстоклювый чиж (*Sporagra crassirostris*, вкл. 23) — немногочисленный вид, обитает в Андах среди ущелий, горных степей, редколесья и кустарников на высотах 3000-4000 м, во внегнездовое время держится небольшими группами, питается преимущественно семенами кустарника *Polylepis* (Ridgely, Tudor, 1989).

3.2. Общее заключение о пищевой специализации вьюрковых

Из анализа вышеприведенных сведений о составе кормов вьюрковых с несомненностью следует, что большинство видов по своей экологической нише — не-

специализированные собиратели, питающиеся в основном собранными с поверхности земли и с травянистых растений семенами, а также почками и плодами кустарников и деревьев, и различными членистоногими, в первую очередь насекомыми.

Один из важных вопросов – специфика птенцового питания вьюрковых, степень их многоядности и соответствие их пищи летнему питанию родителей. У одних видов (например, зяблика, юрка) в сезон размножения происходит четкая смена зерноядности на насекомоядность, поскольку птенцов они выкармливают только насекомыми и сами питаются ими в этот период. У большинства других видов (например, обыкновенный, арчовый и вечерний дубоносы, щур, коноплянка, ряд видов чечевиц, зеленушка) эта смена выражена лишь частично, и птенцов они кормят смесью семян и насекомых, где семян иногда бывает больше, чем насекомых. У обыкновенного снегиря доля животной пищи, даваемой вместе с семенами, составила лишь 0,1% от объема всей пищи (Божко, 1971). В порциях корма птенцов обыкновенной чечевицы, коноплянки, зеленушки и щегла в Ленинградской области были найдены, наряду с семенами, небольшое количество мелких жуков и их личинок, имаго и личинки листоблошек, гусеницы пядениц и других бабочек, личинки пилильщиков и двукрылые, а у снегиря весь животный корм состоял только из пауков (Прокофьева, 1997). У некоторых видов вьюрковых (жемчужный горный, буланный и красношапочный вьюрки, американский чиж) преимущественная, а иногда и абсолютная семеноядность присутствует круглый год. Сибирский горный вьюрок на Алтае, несмотря на основную диету из семян (альпийского мака, гречишника, одуванчика, камнеломок, злаков, осок), питается также бабочками, гусеницами и пауками (Шипунова, 1972).

В литературе встречаются сведения, свидетельствующие о том, что в разных географических областях у одних и те же видов вьюрковых состав пищи птенцов разный. Так, это оказалось по данным из Ленинградской, Воронежской и Белгородской областях России (Мальчевский, 1959), хотя некоторые выводы, например, о преимущественной насекомоядности птенцов дубоноса и наибольшей растительнойности птенцов зеленушки, не соответствуют данным других авторов в вышеприведенных очерках. Тем не менее важно подчеркнуть, что птенцы практически всех вьюрковых птиц хорошо усваивают как растительную, так и животную пищу, и из насекомых чаще всего получают гусениц бабочек, жуков и тлей. Состав такой смешанной пищи может изменяться и в течение сезона. Например, птенцы зеленушки, выведшиеся в Англии в мае и июне, в первые пять дней получали корм, на 10% состоящий из насекомых, а к 9-му дню их жизни доля насекомых снизилась до 1%, тогда как у выведшихся в июле и августе доля насекомых в первые три дня составила 3%, к 6-му дню — 1%, а в следующие дни — 0% (Newton, 1972). А на Куршской косе в южной Прибалтике в период массового вылета хирономид (комаров-звонцов) птенцов всех видов воробьиных кормят только этими насекомыми.

Разные виды вьюрковых различаются по размеру и строению предпочитаемых ими семян, и эти различия отражены в размерах и форме их клюва и в спосо-

бе его использования (см. раздел 2.1). Виды также различны в пропорции пищи, добываемой непосредственно с растений, и собираемой с земли. Существенность различий в сборе пищи между подсемействами *Fringillinae* и *Carduelinae* выражается и в территориальном поведении в период размножения. Первые собирают пищу вблизи гнезда и охраняют большие гнездовые участки, а вторые обладают небольшими охраняемыми участками и часто гнездятся разрозненными группами или даже колониально, поскольку пищу собирают вдалеке от гнезда на нейтральных территориях. В связи с такими различиями и существование подъязычных мешков присуще именно видам из *Carduelinae* (см. раздел 2.3). У обыкновенного дубоноса в Англии часть гнездовых пар размножается колониально (в крайнем случае между соседними гнёздами было лишь 4 м), тогда как другие гнездятся одиночно и проявляют территориальную агрессивность (Mountfort, 1956). Групповые, хотя и разреженные поселения известны и у зеленушки (Божко, 1954), а также у щегла и коноплянки.

Несмотря на то, что у ряда видов в списке растительных объектов иногда присутствует до 70–100 названий, лишь несколько из них оказываются основными, составляющими преимущественную пищу. Более того, существует и излюбленная пища: ягоды омелы — у ряда видов эуфоний, семена американского клена — у вечернего дубоноса, плоды и семена рябины — у обыкновенного снегиря и щура, чертополоха — у щегла, арчи — у арчового дубоноса, берёзы и ели — у чечётки, ольхи и ели — у чижа. Монофагия почти в чистом виде обычно присуща лишь клестам, хотя и они, помимо семян ели, сосны и лиственницы, могут потреблять семена ольхи, бука, ясеня, клена, можжевельника, а также некоторых насекомых, например сосновых пилильщиков, шелкопрядов, долгоносиков и короedов (Коханов, Гаев, 1970; Нанкинов, 2013б). Пищевая специализация во многих случаях в процессе эволюции сыграла ведущую роль в преобразованиях годовых циклов. Нестабильность урожаев основных кормовых растений вьюрковых птиц привела к развитию совмещения половой активности и миграций, размножения и линьки, линьки и миграций, а также повторного гнездования в других областях ареала (Иовченко, 2008).

Большинству видов вьюрковых необходимо и минеральное питание. В этих целях они часто посещают солонцы и подобные им места, где можно найти водорастворимые соли, вплоть до политыми мочой почвы и снега, что используют, в частности, клесты (Нанкинов, 2013а). В Таласском Алатау с апреля по сентябрь неоднократно отмечали жемчужных вьюрков на солонцах, поедающих соль и солёную почву (Ковшарь и др., 1982). При отлове птиц в горах в конце гнездового периода, на приманку из каменной соли, было пойманы сотни вьюрковых — красношапочный вьюрок, седоголовый щегол, обыкновенная и розовая чечевицы, обыкновенная коноплянка, краснокрылый чечевичник. Подавляющее большинство этих птиц были взрослыми, что говорит об их особой потребности в соли (Гаврилов и др., 1984). В южной Якутии наблюдали посещение солонцов клестами вместе с юрками и чечётками (Меженный, 1979).

Особый набор экологических ниш характеризует гавайских цветочниц. Одни из них питаются преимущественно нектаром, другие только насекомоядны, третьи семеноядны, но есть и всеядные, питающиеся по типу неспециализированных собирателей (рис. 3). Вышеуказанная многоядность птенцов разных видов вьюрковых, по-видимому, свидетельствует и о возможных путях эволюции гавайских цветочниц от неизвестного вьюркового предка на их пути к современному состоянию.

Глава 4. ЧИСЛЕННОСТЬ ВЬЮРКОВЫХ И ЕЕ ДИНАМИКА

Численность птиц, как и всех животных, относится к основным популяционным показателям. Изменение численности происходит в результате протекающих в популяциях демографических процессов размножения и гибели, а также эмиграции и иммиграции. Демографические параметры, и прежде всего годовую выживаемость на основе исходных данных индивидуального мечения, определяют путем использования специальных моделей (Lebreton et al., 1992; White, Burnham, 1999).

Изучение факторов, от которых зависит динамика численности животных, всегда было важнейшей задачей экологии. Проблемам колебаний численности птиц посвящено много обзоров (Lack, 1954, 1966; Naartman, 1971; Ricklefs, 1983; Паевский, 1983, 1985a; 2006b, 2008; Рябицев, 1993; Соколов, 1999, 2006, 2007; Соколов и др., 2001; Newton, 2003b, 2004; Бурский, 2007; и др.). Несмотря на длительные дискуссии относительно регуляции численности факторами, зависящими или не зависящими от плотности популяций, т.е. от количества особей на единицу занимаемого пространства, большинство исследователей признает зависимость как от внешних физических факторов (астрономических, климатических, погодных, антропогенных), так и от такого биотического фактора, как пищевые ресурсы и связанной с этим внутривидовой конкуренции, а также от территориального поведения, т.е. факторов, связанных с той или иной плотностью популяций. Взаимосвязь демографических характеристик популяции и особенностей образа жизни определяет уровень популяционной динамики, что наиболее четко проявляется при анализе видов с разным временем генераций (Saether et al., 2005). Популяционная численность разных видов может регулироваться разными факторами в разных местах обитания, а также в разные сезоны и годы. При этом особенно важна роль территориального поведения как непосредственного механизма в регуляции плотности популяций и роль ресурсов и хищников как первичных лимитирующих факторов.

4.1. Абсолютная численность

Численность вьюрковых, как и всех птиц, подвержена сезонным, годовым и многолетним колебаниям. Существенный рост численности популяций некоторых видов приводит к хорошо документированным расселениям птиц, как у европейского канареечного вьюрка, обыкновенной чечевицы и американского домового вьюрка (см. раздел 1.2.2). Однако наиболее ярко демонстрируют изменение численности инвазионные виды (см. раздел 6.2), хотя иногда они же относятся и к регулярным мигрантам. Например, юрок, интенсивные сезонные передвижения которого в границах пролетного и зимнего ареалов могут создавать видимость

инвазий (Дольник, 1975а), в ряде областей распространения проявляет себя столь же инвазионным, как и другие инвазионные виды с нерегулярными массовыми вторжениями. Флуктуации количества других птиц не так заметны, и обнаружение тенденций к снижению или росту чаще всего обнаруживаются в результате регулярных учетов. У большинства певчих птиц в среднем потенциальное увеличение размеров популяции редко превышает 50–100%, и по данным учетов в среднеевропейских популяциях колебания от года к году составили лишь 20–30% (Berthold, Querner, 1979). Сравнение этих величин с наблюдаемым уровнем снижения численности ряда видов после особенно суровых зим говорит о том, что популяции способны восстановить свою обычную численность после значительного спада в течение одного-двух сезонов размножения (Паевский, 1983).

Существующие методы учетов обилия птиц, т.е. количества особей на единицу площади, разнообразны и их валидность является собственным предметом исследований (см., например, Ralph, Scott, 1981; Gregory et al., 2004). Наиболее часто применяют линейные маршрутные учеты, хотя из разных существующих методов картирование гнездовых территорий и поиск гнезд несравненно более достоверны, нежели разные варианты маршрутных учетов. Так, по сравнительному анализу результатов учетов лесных певчих птиц однократный маршрутный учет обнаружил лишь 46% гнездовых пар, зарегистрированных при картировании этих территорий (Hilden, 1981). Такое же сравнение в Московской обл. обнаружило, что для большинства воробьиных отмечен существенный недоучет численности при одноразовом маршрутном обследовании площади, для зяблика — в 3 раза ниже (Черенков, 1998). Однако метод картирования настолько трудоемок по сравнению с маршрутным учетом, что его применение весьма ограничено. Во всяком случае, особая научная школа сибирских орнитологов по изучению численности птиц, их сезонного распределения и пространственной организации сообществ была создана на основе единой методики маршрутного учета птиц. В обзоре ряда результатов многочисленных публикаций этой школы (Равкин, Равкин, 2005) можно выделить данные, касающиеся различий в абсолютной численности 14 видов вьюрковых птиц в лесной зоне российской части Восточно-Европейской равнины. Эти данные представлены (рис. 16) в соотношении с материалами из публикации Союза охраны птиц России (Мищенко, 2004). По этим данным, как и следовало ожидать, зяблик оказался видом, чья численность во много раз превышает численность других видов вьюрковых. В лесной зоне его численность в границах Европейской части России равна численности вместе взятых юрка, чечётки, чижа, клестов, снегиря, зеленушки, дубоноса, щегла, коноплянки и щура.

Приблизительная численность вьюрковых в границах Европы с отдельными данными по Европейской части России приведена в Атласе гнездящихся птиц Европы (Hagemeyer, Blair, 1997), при этом данные по России не всегда точно совпадают с данными, приведенными в цитированных выше публикациях (Мищенко, 2004; Равкин, Равкин, 2005). Тем не менее, представляет особый интерес общее

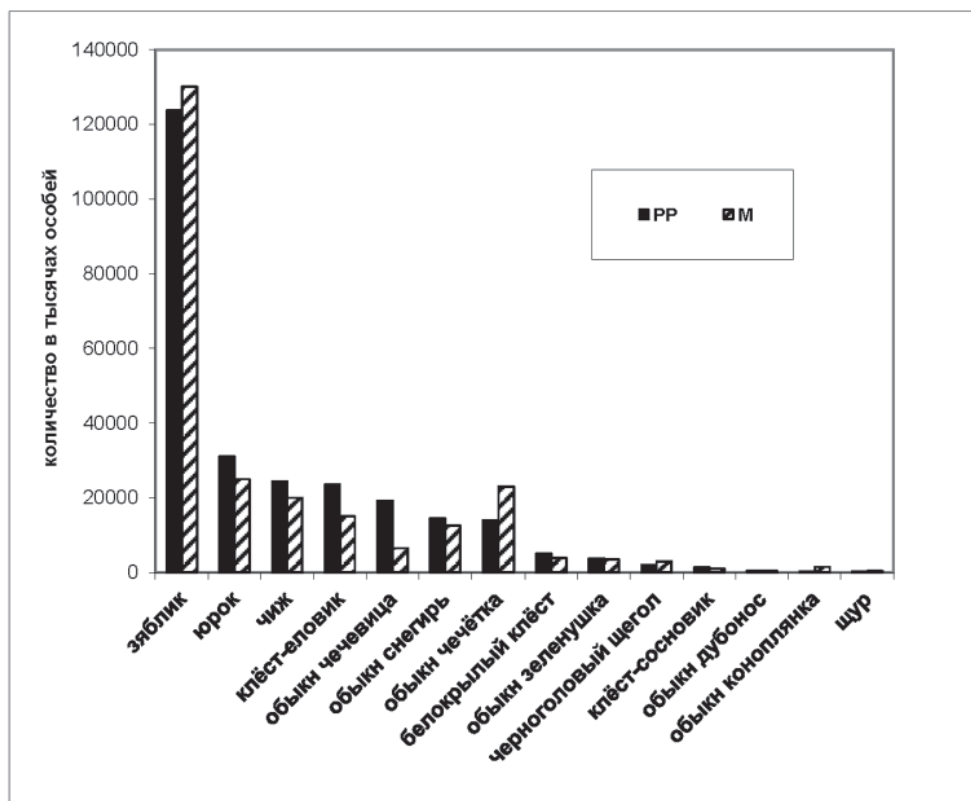


Рис. 16. Абсолютная численность (в тысячах особей) вьюрковых птиц лесной зоны Европейской части России по данным маршрутных учетов с середины мая по середину июля.

PP — данные по: Равкин, Равкин, 2005; M — данные по: Мищенко, 2004, с приведением средних величин из указанных пределов.

представление о видовых различиях в численности популяций, населяющих Европу в целом. Эта численность (в миллионах пар) такова:

зяблик — 230, обыкновенная чечётка — от 10 до 100, юрок — 15, зеленушка — 13, щегол — 11, чиж — от 3 до 15, обыкновенная коноплянка — 7–12, европейский канареечный вьюрок — >10, обыкновенный снегирь — до 6, обыкновенная чечевица — 4, дубонос — до 1,3. Что же касается клестов, то учет их численности весьма затруднен и приводимые иногда цифры по-видимому ненадежны.

Численность редких, очень редких, и находящихся под угрозой вымирания видов, подвидов и популяций находится под особым вниманием Международного Союза Охраны Природы. Среди вьюрковых к таким в первую очередь отно-

сятся гавайские цветочницы. В монографии по птицам Гавайских островов (Pratt et al., 2009) приведены данные по абсолютной численности отдельных видов гавайских цветочниц и их современному статусу. С тех пор, когда в 1960-е гг. на Гавайских островах впервые начались учеты численности птиц, некоторые виды вымерли или находятся на грани исчезновения. Наиболее критическое состояние (или уже вымерших) сейчас у тех видов, которых в последний раз наблюдали в середине-конце прошлого века, а также у видов с минимальной численностью, обитающих на одном небольшом островке (табл. 4). Об успешности размножения гавайских цветочниц см. в разделе 5.2.12.

Таблица 4

Численность популяций гавайских цветочниц и их современное состояние
(по: Pratt et al., 2009)

Вид	Численность особей	Охранная категория*		Дополнительная информация
		USFWS	IUCN	
<i>Telespiza cantans</i>	10000	E	VU	ареал 240 га
<i>T. ultima</i>	3000	E	CR	ареал 40 га
<i>Psittirostra psittacea</i>	?	E	CR	видели в 1987 и 1989 гг.
<i>Loxioides bailleui</i>	3900	E	E	ареал 30 км ²
<i>Pseudonestor xanthophrys</i>	500	E	CR	ареал 50 км ²
<i>Chlorodrepanis virens</i>	> 800000	NS	LC	
<i>C. flava</i>	52000	NS	VU	плотность растет
<i>C. stejnegeri</i>	51000	NS	VU	плотность растет
<i>Magnumma parva</i>	37500	NS	VU	плотность растет
<i>Hemignathus wilsoni</i>	1900	E	E	
<i>Hemignathus lucidus</i>	?	E	CR	видели в 1990-е гг.
<i>Oreomystis bairdi</i>	3600	C	CR	ареал 36 км ²
<i>Manucerthia mana</i>	14000	E	E	
<i>Paroreomyza maculata</i>	?	E	CR	видели в 1978 г.
<i>P. flammea</i>	?	E	EX	видели в 1963 г.
<i>P. montana</i>	>35000	NS	(E)	
<i>Loxops caeruleirostris</i>	7900	NS	E	плотность варьирует
<i>Loxops c. coccineus</i>	12000	E	(E)	
<i>Vestiaria coccinea</i>	360000	NS	NT	
<i>Palmeria dolei</i>	3800	E	CR	ареал ~ 60 км ²
<i>Himatione sanguinea</i>	1300000	NS	LC	
<i>Melamprosops phaeosoma</i>	?	E	CR	видели в 2004 г.

* EX (extinct) — вымерший, E (endangered) — под угрозой исчезновения, CR (critically endangered) — критическое состояние, NT (near threatened) — состояние, вызывающее тревогу, VU (vulnerable) — уязвимый, C (candidate for listing) — кандидат в списки, LC (of least concern) — вызывающий меньше тревоги, NS (normal state) — не состоящий в списке USFWS как требующий особого внимания. Категории приведены по: US Fish and Wildlife Service, USFWS (2006) и International Union for Conservation of Nature, IUCN (Birdlife International 2004).

К редким, очень редким и узкоареальным видам (см. раздел 1.2.2) относятся и несколько видов из подсемейства *Carduelinae*, из которых южноамериканские красный, или огненный чиж, и чиж Яррелла включены в Приложения Конвенции о международной торговле исчезающими видами дикой фауны (СИТЕС) из-за чрезмерного отлова для коммерческой торговли как клеточных домашних птиц. Анкоберский вьюрок, эндемик Эфиопии, — очень редкий горный вид канареечных вьюрков Африки, описанный лишь в 1976 г. В результате специальных поисков летом 1997 г. удалось зарегистрировать несколько новых встреч этого вида и расширить представления о его распространении. Сантомейский зерноед рода *Neospiza*, вьюрок с острова Сан Томе, генетически близкий к канареечным вьюркам рода *Crithagra*, был заново открыт в 1991 г., а ранее был известен по трем коллекционным экземплярам. Его численность едва ли превышает 50 особей.

4.2. Долговременные тренды численности

В последние десятилетия особое внимание уделяли долговременным трендам численности птиц по данным многолетних учетов. Во второй половине XX века в Европе было отмечено резкое, иногда катастрофическое, снижение численности ряда видов птиц, в первую очередь насекомоядных и хищных, но также и ряда вьюрковых, что объясняли в основном отрицательным влиянием используемых в сельском и лесном хозяйствах пестицидов и гербицидов (Järvinen, Väisänen, 1978; Österlöf, Stolt, 1982; Busse, 1994; Berthold et al., 1998; Siriwardena et al. 2001, и др.). Однако наряду с этим было выявлено большое разнообразие трендов численности у певчих птиц, и у многих видов достоверного снижения не обнаружено, а у некоторых численность даже возросла (Дольник, Паевский, 1979; Паевский, 1990а; Marchant, 1992; Sokolov, 1999; Sokolov et al., 2000, 2001). В это же время было отмечен резкий спад численности и у ряда североамериканских птиц (Askins et al., 1990; Holmes, Sherry, 2001), что связывали с деградацией местобитаний и на местах размножения, и на территориях пролета и зимовок.

Исходными данными для многих из процитированных выше работ послужили данные многолетнего отлова птиц с целью кольцевания, как мигрирующих, так и гнездящихся. Было доказано, что данные отлова, как и маршрутные и другие учеты, могут отражать многолетние колебания численности на больших территориях гнездового, пролетного и зимовочного ареалов только при условии стандартных методов отлова в одни и те же сроки. Помимо обязательной стандартизации методов учета необходима и достаточная длительность исследований. Многолетние, не менее 10–30 лет, учеты, могут представить реально существующие флуктуации численности, и это касается не только таких многочисленных видов, как, например, зяблик и чиж, но и таких видов с умеренной численностью, как малый черноголовый дубонос. Его драматические изменения численности в XX веке — яркий пример долговременных популяционных флуктуаций (Назаренко и др., 2001).

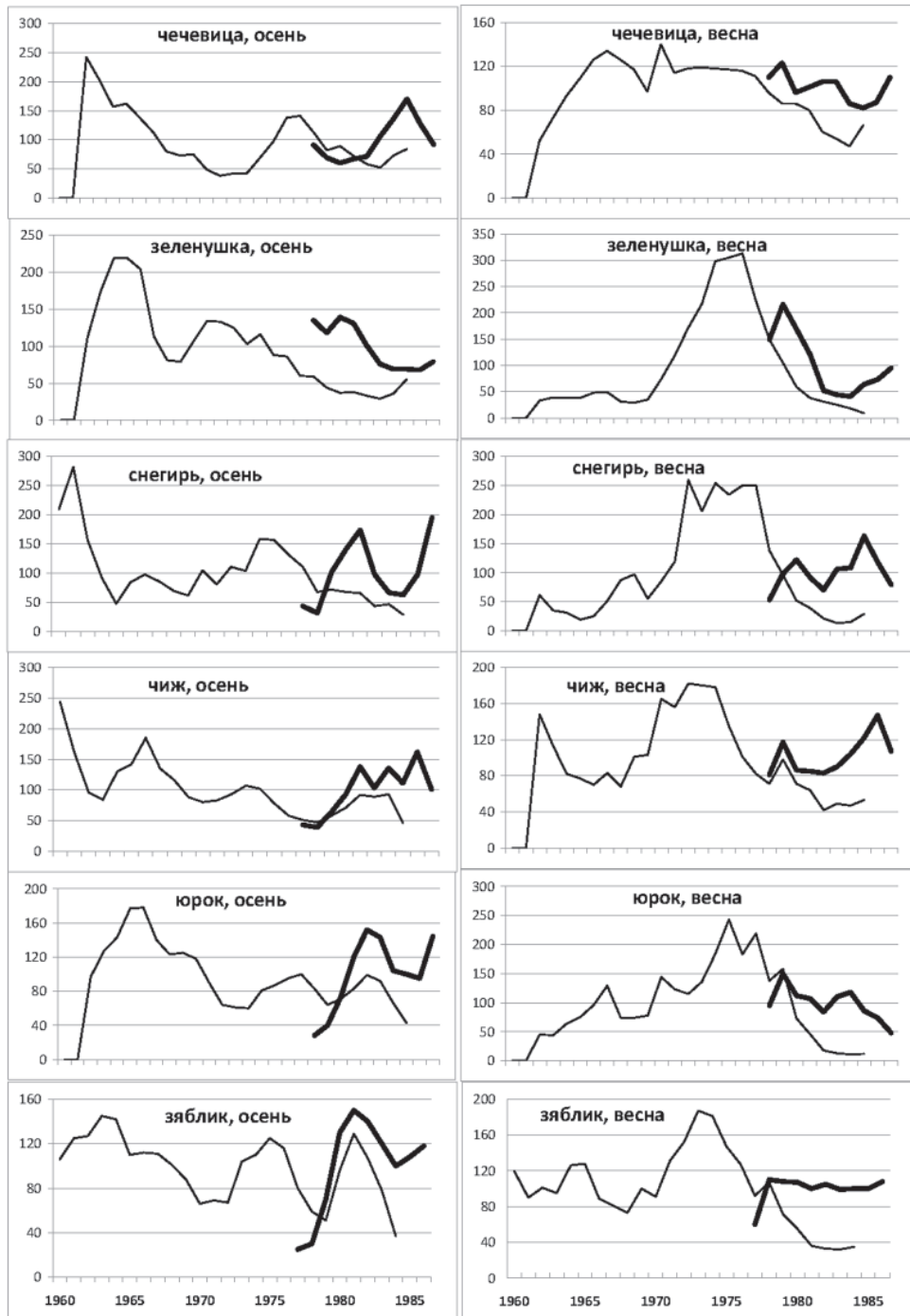
В разных европейских регионах анализ численности птиц разных видов обнаружил значительное сходство в тенденциях её изменений в некоторых странах, что по-видимому явилось результатом однонаправленного действия одних и тех же факторов. У многих видов воробьиных в период осенней миграции наблюдался рост численности в 1960-х и 1980-х гг. и достоверное снижение в 1970-х и частично в 1990-х гг., что было расценено как следствие климатических изменений — прежде всего глобального потепления климата. Между количеством отловленных птиц и апрельскими температурами воздуха, а также между количеством птиц и сроками и успешностью их размножения существовала достоверная связь. Ранняя теплая весна определяет более ранний прилет и раннее размножение, а это способствует увеличению успешности размножения и соответственно росту численности популяций, в том числе и в последующий год (Соколов, 1999; Sokolov et al., 2001; Parmesan, 2006; Соколов, 2007, 2010). В годы же с холодной затяжной весной не только задерживается прилет в гнездовой район, но и увеличивается смертность в течение весны, особенно у годовалых птиц (Паевский, 2008).

Ранее, на основе данных об изменениях численности мигрирующих птиц в Прибалтике в 1960–1986 гг. была выдвинута гипотеза о естественной цикличности численности изучаемых видов (Дольник, Паевский, 1979; Паевский, 1990а). Адекватного подтверждения этому нет, но у разных видов европейских вьюрковых за этот 27-летний период тренды численности в разные годы, а также осенью и весной, были разнонаправленными (рис. 17). У зяблика, юрка, чижа, снегиря, зеленушки и чечевицы за весь указанный период наблюдались флуктуации (основанные на отлове многих тысяч птиц), имеющие характер долговременных тенденций снижения и увеличения численности. Однако несовпадение этих трендов у близких по экологии видов, за исключением сходных флуктуаций у зяблика и юрка, заставляет усомниться в действии одних и тех же факторов на изменение численности этих птиц.

Широкомасштабные колебания численности популяций юрка даже в последовательные годы в разных регионах в разные сезоны, включая период размножения, всегда привлекали особое внимание. В Швеции и Финляндии самые высокие пики его численности наблюдались в годы массового появления гусениц осенней пяденицы, которыми юрки кормят птенцов (Lindström, 1987). В Карелии, в заповеднике «Кивач», где численность юрка значительно менялась по годам, отмече-

Рис. 17. Колебания численности вьюрковых птиц по данным отлова на Куршской косе в восточной Прибалтике за 1960–1986 гг. весной и осенью в двух биотопах (тонкая и жирная линии).

На оси ординат доля (%) от среднего ежегодного количества (общее количество пойманных особей птиц: зяблик — 496268, чиж — 153644, юрок — 53017, снегирь — 4869, зеленушка — 3972, чечевица — 1483). Кривые выравнены методом скользящей средней. По: Паевский, 1990.



но её достоверное увеличение в годы, когда температура воздуха в конце апреля-начале мая (птицы прилетели, но не приступили к размножению) была ниже, чем обычно (Яковлева, 2011).

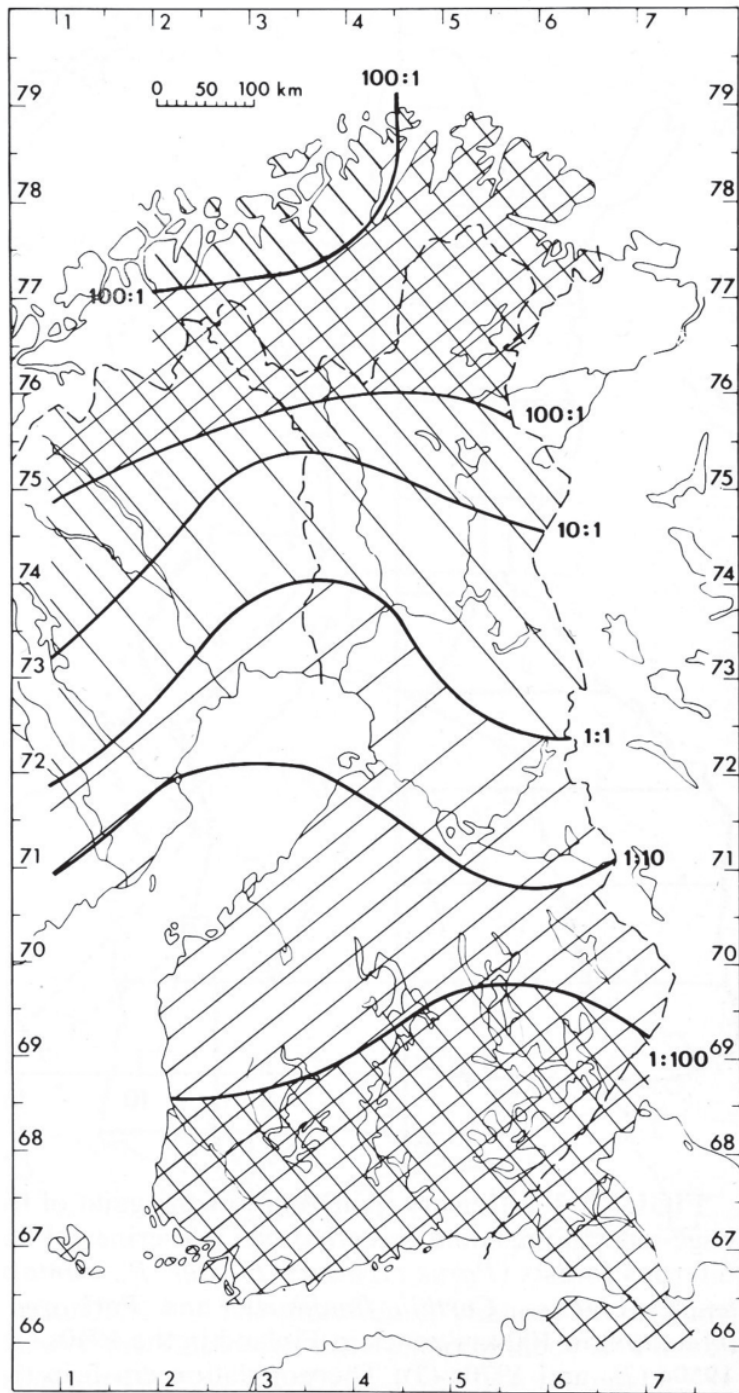
4.3. Плотность гнездящейся популяции

Поскольку в регуляции плотности гнездящихся птиц важнейшая роль принадлежит территориальному поведению птиц, очень существенными являются видовые различия в степени ежегодной территориальной привязанности (см. раздел 5.2.1). Как было убедительно показано на примере птиц Ямала (Рябицев, 1993), между показателем межгодовой изменчивости плотности гнездования и территориальной верностью существует достоверная обратная корреляция. Иначе говоря, стабильная плотность характерна для видов и популяций, ежегодно возвращающихся на свою гнездовую территорию, а меняющаяся год от года плотность присуща видам с непостоянными в разные годы местами размножения.

Обычно практикуемое приведение плотности исследуемых размножающихся популяций птиц имеет смысл только в сравнительном плане для конкретных местообитаний и областей изучения при учетах численности. Плотность гнездования как самых распространенных, так и редких видов, разумеется, не является видовой характеристикой, поскольку в зависимости от протяженности ареала, местообитаний, времени и особенностей территориального поведения популяций может изменяться от нуля до многих сотен гнездовых пар на единицу площади. В равной степени это касается и вьюрковых птиц. Так, например, в Финляндии плотность гнездящихся пар зяблика по направлению к северу постепенно снижается, а плотность пар юрка столь же постепенно растёт, и соотношение между ними изменяется от 100:1 на юге до 1:100 на севере (Järvinen, Väisänen, 1979; рис. 18).

Исходя из вышесказанного, интересно сравнить плотность гнездования разных видов вьюрковых в наиболее оптимальных условиях. По данным учетов в разные годы в разных областях Европы (Enemar, 1969; Hogstad, 1969; Blümel, 1976; Krüger, 1979; Newton, 1972; Паевский, 1982б; Hagemeijer, Blair, 1997) наивысшая плотность в самых оптимальных биотопах в количестве пар на 1 км² составила: зяблик — 218, зеленушка — 100, юрок — 70, дубонос — 81, чиж — 80, обыкновенная чечётка — 79, обыкновенная коноплянка — 60, обыкновенный снегирь — >50, белокрылый клёт — 4. В других, не европейских частях ареалов, величины плотности гнездования в локальных местообитаниях у ряда видов могут быть и выше. Так, на Полярном Урале, возле г. Лабытнанги максимальная плотность у обыкновенной чечётки составила 187, а у юрка 97 пар на 1 км² (Голо-

Рис. 18. Изменение соотношения плотности гнездования юрка и зяблика на разной широте в Финляндии (из: Järvinen, Väisänen, 1979).



ватин, Пасхальный, 2005). Максимальная плотность гнездования обыкновенной чечевицы на востоке своего ареала превышает 100 пар на 1 км² (Bozhko, 1980). Приведенные величины свидетельствуют, что и по максимальной плотности гнездования зяблик также лидирует среди европейских вьюрковых, как и по общей численности. Такое доминантное положение зяблика в орнитофауне Европы требует особого каузального анализа. Коллективная монография по экологии прибалтийской популяции зяблика (Дольник, 1982), хотя и содержит подробные данные по биоэнергетике, фотопериодизму, годовым циклам, суточным ритмам, эндокринологии, демографии, поведению и прочим аспектам жизни, всё же не отвечает на вопрос о причинах такого превосходства его численности по сравнению с другими европейскими вьюрковыми.

Глава 5. ПОВЕДЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ВЬЮРКОВЫХ

5.1. Влияние внешних условий на сроки размножения

В регионах с существенными сезонными изменениями окружающих условий, как в северном, так и в южном полушарии, сроки размножения большинства вьюрковых ограничиваются весенне-летним периодом года этих полушарий, но в ряде тропических регионов мира такие вьюрковые, как гавайские цветочницы и эуфонии, способны размножаться на протяжении большей части года. Хотя пик размножения у большинства гавайских цветочниц отмечается с февраля по май, нектароядные начинают гнездиться в ноябре, а насекомоядные и семеноядные позже, но их период размножения продолжается до августа (Pratt et al., 2009). Многие эуфонии размножаются в сухой период года, с ноября по апрель, когда максимален урожай любимых растительных кормов. Сезон гнездования зеленого органиста (синеспинной хлорофонии) в Колумбии продолжается с февраля по май (Freeman et al., 2012).

Общепринятая концепция относительно сроков размножения птиц заключается в том, что откладка яиц происходит в то время, когда существуют максимально благоприятные условия для выращивания такого потомства, которое выживет до возраста размножения (Lack, 1954). Вьюрковые, размножающиеся в северных и умеренных по климату зонах, ограничены коротким периодом наличия максимума пищи — главного селективного фактора, определяющего сроки размножения. Степень обилия пищи, конкуренты, паразиты, хищники, погодные изменения и прочие местные условия — это так называемые ультимативные факторы среды, в отличие от регулярного фактора с постоянной периодичностью — фотопериода, т.е. изменения продолжительности светлой части суток. У большинства птиц умеренной зоны именно увеличение фотопериода после зимнего солнцестояния является сигналом для развития гонад. Для вьюрковых же тропических регионов в Африке и Америке, где сезон размножения зависит от сезонного распределения дождей, осадки имеют стимулирующий эффект на репродуктивную активность (Immelman, 1971).

В разных частях ареала вида птицы могут приступать к размножению в разные сроки. Так, у обыкновенной чечевицы, гнездящейся в Ленинградской области, приход в состояние половой активности в значительной степени совмещается с весенней миграцией, отдельные пары приступают к гнездованию через несколько дней после прилета, и период массовой откладки яиц приходится на первую декаду июня. А в Киргизии обыкновенные чечевицы начинают размножаться спустя месяц после прибытия, и только в третьей декаде июня начинается откладка яиц (Иовченко, 1984).

Хотя сроки размножения должны соответствовать времени года с оптимальным количеством необходимой пищи, тем не менее у одних видов вьюрковых, та-

ких как зяблик, размножение заканчивается, когда пища еще в избытке, а у других видов и популяций может иногда продолжаться до осеннего периода, давая вторые и третьи выводки за сезон. Так, у клеста-еловика в северной Европе в обычные годы массовое гнездование происходит с февраля и марта и заканчивается в апреле и мае, но в годы с обильным урожаем семян хвойных он продолжает размножаться почти во все месяцы года (Мальчевский, 1959; Коханов, Гаев, 1970). На Тянь-Шане клесты наиболее обеспечены пищей в конце лета и осенью, а поэтому и гнездятся они там в это время (Ковшарь, 1976). В Болгарии клест-еловик гнездится чаще всего в январе, феврале и марте, но гнездование отмечено также в течение всего года (Нанкинов, 2013б). Обыкновенная чечётка выделяется среди других птиц не только значительными колебаниями численности на местах гнездования, но и большими изменениями в сроках и местах размножения. В своем ареале она начинает гнездование раньше других воробьиных, иногда даже при сплошном снеговом покрове, в конце зимы (Баккал, 2005). В средней полосе России в годы, следующие за обильным плодоношением ели, чечётки и чижи приступают к гнездованию уже в марте (Шурупов, 1983). Однако второй цикл гнездования чечётки иногда смещается на конец лета и происходит в совершенно другом месте, как это произошло в июле-августе в южной Карелии (Хохлова, Морошенко, 1976). Несомненно, что большая растянутость размножения и нерегулярная численность гнездящихся птиц определяется урожаем предпочитаемых кормов; у чечётки это — семена берёзы и ели. У арчового дубоноса на Тянь-Шане некоторые птицы тоже начинают размножение в конце августа – начале сентября в случае одновременного высокого урожая арчи и рябины (Иовченко, 1990).

В Германии гнездо обыкновенного дубоноса с птенцами было найдено 30 августа. У снегиря в Британии последние слетки обычно вылетали из гнезд в конце августа, но в 1962 г. — в начале октября, когда был необычно большой урожай семян кустарника бирючины (Newton, 1972). На Карельском перешейке последние выводки щеглов с кормящими их родителями можно было наблюдать в разные годы и в начале сентября (Паевский, 2006а). Такое длительное размножение должно вступать в противоречие со следующим этапом сезонного цикла — линькой. Послебрачная линька требует огромных энергетических затрат и совмещение этих процессов невыгодно для организма птицы (см. раздел 3.4.2). Тем не менее, совмещение линьки с гнездованием или же её задержка – частое явление. Следовательно, действие такого фактора, как наличие обильной пищи, оказывается сильнее такого фактора, как длина фотопериода.

В последнее время появилось много данных о значительном смещении сроков размножения птиц на более ранние даты в связи с глобальным потеплением. Так, в Британии по анализу времени гнездования 65 видов птиц за 1971–1995 гг. обнаружено, что средняя дата появления первых кладок у 20 видов сдвинулась в среднем на 9 дней ранее (Crick et al., 1997). То самое подтверждено на более обширном материале для европейских видов птиц, как перелетных, так и оседлых (Parmesan, 2006). Многолетние данные по гнездованию певчих птиц на Куршской

косо в Прибалтике свидетельствуют, что в годы с теплой весной птицы гнездились значительно раньше, чем в годы с холодной весной. Высокая температура воздуха весной определяет и более ранний прилет на места размножения, и более раннюю откладку яиц, и, соответственно, более ранний вылет молодых птиц (Соколов, 2006, 2010).

5.2. Поведение птиц и этапы гнездового периода

5.2.1. Территориальное поведение, филопатрия и дисперсия

Территориальное поведение и пространственная структура населения птиц — большой круг проблем, связанный, во-первых с понятием «популяция», а во-вторых, с явлением дисперсии, верностью территории размножения (натальной и гнездовой филопатрии, называемой также «территориальным консерватизмом») и степенью индивидуального постоянства сезонных перемещений, регуляцией плотности и численности популяций (глава 4), популяционным резервом, а также методических вопросов при их изучении. В многочисленных обзорах и статьях по разным аспектам всех этих проблем (Lack, 1966; Мальчевский, 1968; Andersson, 1980; Greenwood, 1980; Greenwood, Harvey, 1982; Панов, 1983; Соколов, 1988; 1991; Зубцовский и др., 1989; Иваницкий, 1989; Бардин, 1990; 1993; Рябицев, 1993; Sokolov, 1997; Clarke et al., 1997; Marshall et al., 1999; Newton, 2008; Паевский, 2008) подробно обсуждаются их содержание, противоречивые мнения и предлагаемые решения, а также используемая терминология, поэтому здесь следует остановиться лишь на результатах, полученных для ряда видов вьюрковых птиц.

Территориальное поведение вьюрковых, как и всех воробьиных птиц, в период размножения принято определять по отношению к собственно гнездовой территории (гнездовому участку), который они защищают от вторжения, и по отношению к обширной территории жизненного пространства, называемой участком обитания (home range), в котором может охраняться лишь центральная часть, включающая гнездовую территорию, а остальная, периферическая часть, не охраняться (Панов, 1983). Затраты на защиту территории у самцов могут достигать от 9 до 70% полных затрат продуктивной энергии на размножение. Защита территории требует 0,15–7,7 часов в сутки. Самки тратят времени на территориальное поведение в 1,5–50 раз меньше, чем самцы (Дольник, 1995). Величина охраняемой территории теоретически должна определяться степенью обилия ресурсов, необходимых при размножении для существования самих птиц и их птенцов. Соизмеримость затрат времени и энергии при охране территории и количеством необходимых ресурсов составляет особый, биоэнергетический аспект исследования территориального поведения (обзоры см.: Дольник, 1995; Ильина, 1996).

На северном пределе ареала юрка в период гнездостроения площадь охраняемых самцами участков составляла от 0,9 до 2,07, в среднем 1,51 га (Рябицев,

1993). Самец обыкновенной чечевицы в Алтайском крае охраняет от вторжения территорию не более 15–20 м в диаметре (Ирисова, Ирисов, 1997). У ряда вьюрковых, тяготеющих в ряде регионов к групповым поселениям (обыкновенный дубонос, обыкновенная и горная коноплянки, горный гималайский вьюрок, обыкновенная зеленушка, щегол), защита территории практически сводится к охране самого гнезда. В более широком смысле территориальное поведение понимается и как проявление из года в год верности своей территории размножения (филопатрии) или же её отсутствию, т.е. дисперсии на значительные расстояния (Greenwood, Harvey, 1982; Соколов, 1991), см. ниже.

Разные виды вьюрковых различаются по степени привязанности к определенной территории. Некоторые птицы со специализированным питанием, например клесты, чечётки, шуры, чижи, и до некоторой степени юрки, способны не только менять территории в разные сезоны года в зависимости от обилия необходимой пищи, но и приступать к размножению в разные годы в разных местах и в разное время, что иногда на первый взгляд и не связано с пищевым фактором, хотя скорее всего определяется различиями в урожайности предпочитаемой пищи в разные годы и в разных местах (Кищинский, 1960; Паевский, 1970, 2008; Леонович, 1976; Anderson, 1980; Алексеева, 1986; Завьялов, Табачишин, 1999; Hogstad, 2000; Сотников, 2008; Баккал, 2012). Это так называемые виды-оппортунисты, т.е. способные быстро воспользоваться благоприятной возможностью (см. также разделы 5.1 и 6.1). Большинство других видов строго территориальны и гнездятся в обычный ежегодный период, при этом взрослые особи размножаются не только в границах своей популяции, но и в ограниченном районе своего прошлогоднего гнездования (Соколов, 1986, 1991). Однако проведенная нами экспериментальная задержка весной 400 особей пойманных пролетных юрков на промежуточной точке миграционной трассы (Куршская коса в южной Прибалтике) и выпуск их в природу в начале лета привели к нескольким успешным случаям гнездования птиц на территории, где этот вид не гнездится (Шумаков и др., 1975). Этот факт свидетельствует, что наличие соответствующей гнездованию экологической обстановки и физиологической готовности к размножению может блокировать миграционное поведение и вынудить загнездиться не только на новой территории, но и на другой, несвойственной виду широте местности.

Первое появление и первое весеннее пение самцов в подавляющем большинстве фенологических и фаунистических публикаций рассматривается как доказательство прилета местных птиц в свой гнездовой район. Однако многолетние материалы наблюдений и кольцевания птиц на Куршской косе в Прибалтике показали, что это не может считаться закономерным для всех видов птиц и всех территорий. Ранней весной многие пролетные особи разных видов задерживались в одном месте, кормились и пели. Такое поведение проявляли не только размножавшиеся в этом месте виды (зяблик, зеленушка), но и виды, никогда ранее в этом месте не гнездившиеся (снегирь, коноплянка и чиж). Такое же поведение отмечено и на Ямале у юрков (Рябицев, 1993). Для зяблика результаты кольцевания

привели к выводу, что птицы из популяций Финляндии пролетали ранее, чем прилетала основная масса местных птиц (Паевский, 1975б). Местные самцы зяблика, занявшие свои прошлогодние гнездовые участки, или же молодые самцы, утвердившиеся на своих первых в жизни участках, отличались от транзитных явным территориальным поведением. Это проявлялось прежде всего патрулированием своей довольно большой территории и пением в разных её местах, самых высоких и открытых, чем они маркируют её границы, и одновременно с этим привлекают самку (Ильина, 1982б).

Считается, что в отличие от зяблика, вьюрки подсемейства *Carduelinae* в начале образуют пару, находясь часто еще в зимней стае, и лишь после этого находят место для гнезда и начинают защищать свою небольшую территорию вокруг гнезда (Newton, 1972). Например, у большой чечевицы в Туве разбивка на брачные пары происходит в январе и иногда в это время появляются и элементы демонстративного поведения (Забелин, 2001). Такие различия, как уже упоминалось выше (глава 3), могли возникнуть и эволюционировать в связи с разными объектами питания в гнездовой период и особенностями их добывания и доставки птенцам. Обыкновенных снегирей на севере, в отличие от щуров, наблюдали в парах уже в марте (Баккал, 2012). Однако у обыкновенной чечевицы подвида *Erythrina erythrina ferghanensis* на Тянь-Шане закрепление на гнездовых участках и формирование пар происходит в первые дни после прилета в мае, но к откладке яиц они приступают почти на месяц позже (Иовченко, 1986). А у птиц Субарктики образование пары еще на пролете характерно не только для чечётки, как представителю подсемейства *Carduelinae*, но и юрку из подсемейства зябликовых (Рябицев, 1993). Следует, видимо, признать, что классический тип поведения на занятой гнездовой территории самцов, прилетевших раньше самок, с постоянным пением и привлечением таким образом самки, наиболее характерен для зяблика, но встречается и у других вьюрковых.

Орнитологи, работавшие у северных пределов ареалов птиц, сформировали точку зрения о том, что периферийные популяции всех видов птиц подвержены повышенной смертности, их члены проявляют высокий уровень дисперсии, и существование таких популяций невозможно без постоянного притока иммигрантов (Зимин, 1988; Рябицев, 1993; Hoffman, Blows, 1994; Рыжановский, 1997; Zimin, 2002; и др.). Постепенно эта точка зрения распространилась и на многие другие популяции птиц, что привело к бурной полемике среди специалистов. Одни полагали, что доля филопатричных особей не превышает нескольких процентов, другие же утверждали о значительной доле птиц, возвращающихся для гнездования в район рождения (натальная филопатрия) или, среди взрослых, на территорию предыдущего размножения (гнездовая филопатрия). В единственной пока обобщающей монографии по филопатрии и дисперсии птиц (Соколов, 1991) приведен обзор существующих на то время работ и точек зрения по этой проблеме. Весьма характерно, что суть разногласий по всем вопросам филопатрии (которую многие считают лишь частным случаем дисперсии) сводилась по суще-

ству к разным трактовкам методики оценки верности птиц территориям прежнего гнездования или появления на свет (Соколов, 1976; 1988; 1991; Бардин, 1990; 1993; 1996; Martin et al., 1995; Паевский, 2008; Sokolov, 1997; Высоцкий, 2001; Catry et al., 2004; Артемьев, 2008).

Основной источник вышеуказанных разногласий кроется в предположениях о судьбе окольцованных птиц (или помеченных другим способом), но нигде не обнаруженных в последующие годы. Методом мечения и повторного отлова на ограниченной территории исследования невозможно разделить выживаемость (или смертность) и возвращение (или эмиграцию). В разряд исчезнувших птиц попадают не только погибшие или эмигрировавшие, но и присутствующие в популяции, но никогда повторно не зарегистрированные. Так называемый «процент возврата» (“return rate”), т.е. доля обнаруженных птиц от числа окольцованных, несмотря на доказанную неадекватность его для точной оценки территориального поведения (Бардин, 1993; Cooch, White, 2005, и др.), очень часто используется в обсуждениях степени филопатрии. Кроме того, этот показатель – составная часть всех моделей расчета выживаемости птиц и используется как «минимальное известное количество живых» (“minimum number known alive” estimate of survival, Marshall et al., 1999). Тем не менее, почти все исследователи отдают себе отчет в том, что эта доля обнаруженных меченых птиц зависит от трёх составляющих: уровня годовой выживаемости, вероятности возвращения выживших и вероятности их обнаружения исследователем. Последнее зависит от проявляемого усердия в работе и от размеров контролируемой территории: эффективность контроля путем отлова и наблюдения прогрессивно снижается с увеличением радиуса территории (Дольник, 1982; Lebreton et al., 1992; Martin et al., 1995, и др.).

Если “return rate” применить только для приблизительного сравнения видовых особенностей этого явления, то можно убедиться, что различия среди вьюрковых по этому показателю довольно велики и неоднозначны для разных регионов. Кроме того, виды со склонностью к инвазиям (см. раздел 6.2) по этому показателю резко отличаются от регулярных мигрантов. Чечётка относится к птицам с ярко выраженным отсутствием связи с гнездовым районом (Рябицев, 1993), шур и юрок — с очень слабой территориальной привязанностью (Lindström, 1987; Hogstad, 2000; Lindström et al., 2005; Шутов, 1989; Рябицев, 1993; Архипов, 2005; Рыжановский, 2010; Баккал, 2011; 2012). Виды же с сильно проявляемой верностью территории прежнего размножения по данным отлова окольцованных взрослых птиц — зяблик (Соколов, 1986, 1991; Гаврилов и др., 2005), обыкновенная чечевица (Stjernberg, 1979), седоголовый щегол, красношапочный вьюрок (Добрынина, 1982), обыкновенная коноплянка (Swann et al., 2014), а в Северной Америке — вьюрок Кассина (Mewaldt, King, 1985).

У прибалтийских зябликов взрослые самки и самцы сохраняли верность своей прошлогодней гнездовой территории, в частности зарегистрировано 4 случая повторного размножения самки в одном и том же микроучастке (Ильина, 1982б).

Для ряда вьюрковых в высокогорье Тянь-Шаня, также по данным кольцевания, установлены факты возвращения на свою гнездовую территорию, в основном взрослых особей и чаще самцов, нежели самок, и гораздо реже — молодых птиц на место своего рождения. Это оказалось характерным для красношапочного вьюрка, седоголового щегла, гималайского горного вьюрка, обыкновенной и арчовой чечевиц, арчового дубоноса. Взрослые особи при этом занимали часто прошлогодние гнездовые территории, а молодые в большей степени занимали места, удаленные от мест их рождения (Ковшарь, 1979, 1981).

В монографии о миграционной экологии птиц (Newton, 2008) дан обзор проблем дисперсии и верности месту, и приведены дистанции дисперсии, вычисленные от окольцованных птиц, найденными мертвыми в Британии по данным за 85 лет. У вьюрковых, по этим данным, среднее арифметическое значение расстояния natalной дисперсии составило у щегла 11,1 км и от 3,6 до 4,6 км у зяблика, зеленушки, коноплянки и снегиря, а расстояние гнездовой дисперсии у взрослых птиц — 10,6 км у щегла и от 2,5 до 7,5 км у остальных вышеперечисленных видов. Члены брачной пары, живущие часто порознь во время зимовки и миграций, могут, если выживут, вновь объединиться после прибытия на прежнюю территорию гнездования (см. раздел 5.2.5). Преимущества верности месту заключаются в знании всех его особенностей, позволяющем наилучшим образом пользоваться его положительными качествами в отношении питания, размножения и безопасности. Это касается не только мест размножения, но и территорий зимовок, а также мест остановок на миграционном пути. Верность месту во внегнездовое время имеет те же особенности, что и верность месту размножения, что демонстрируется постепенным уменьшением количества регистраций окольцованных птиц от центра исследуемой территории. Однако верность всех кочующих видов вьюрковых зимним местообитаниям вряд ли может быть поддержана отбором в условиях непредсказуемости пищевого снабжения во многих континентальных частях умеренной зоны (Yunick, 1983; см. также раздел 6.2).

Дисперсия также может иметь свои преимущества, что может проявляться в уходе из перенаселенных территорий или же мест с изменившимися условиями. Кроме того, дисперсия уменьшает возможности инбридинга, ведущего к понижению жизнестойкости потомства. В обзорах о брачных системах, филопатрии и дисперсии (Greenwood, 1980; Greenwood, Harvey, 1982; Соколов, 1991; Clarke et al., 1997), на основе анализа многочисленных данных из разных систематических групп птиц, было подтверждено, что у большинства видов самцы в большей степени, чем самки, проявляют верность прежней территории, а самки более склонны к дисперсии. Была выдвинута гипотеза (Greenwood, 1980), что половые различия в степени дисперсии первично возникают как следствие той или иной брачной системы — моногамии или полигинии. Поскольку при моногамии самцы захватывают и защищают территорию размножения, а территория и ресурсы — необходимое условие привлечь самку для размножения, то они будут иметь преимущество, оставаясь на своей natalной или прежней гнездовой территории,

где знакомы с жизненно важными ресурсами и способны их отстаивать в конкурентных взаимоотношениях. Самки же при такой системе защиты ресурсов будут иметь преимущество во время дисперсии, когда они могут оценивать и выбирать наиболее сильного и успешного самца, и при этом избегать отрицательных последствий инбридинга. В отличие от моногамии, при полигинии, наоборот, самцы более склонны к дисперсии, поскольку им нужно найти самку или группу самок.

По данным специальных экспериментов с содержанием молодых птиц, в том числе зяблика и обыкновенной чечевицы, в разных местах и выпуском в разном возрасте было выяснено (Соколов, 1976, 1991), что связь с районом будущего гнездования у перелетных воробьиных птиц формируется в возрасте от 30 до 50 суток, и уровень их филопатрии зависит от степени удаленности от места рождения в этом возрасте. В основе механизма запоминания территории скорее всего лежит процесс, сходный с импринтингом. На величину проявления натальной и гнездовой филопатрии влияет множество факторов, в том числе сроки появления птицы на свет, условия развития, возраст птицы, успешность размножения, стабильность местообитаний.

5.2.2. Демонстративное поведение. Образование брачных пар

Основные проблемы изучения социального поведения птиц сосредоточены на вопросах адаптивной основы межвидовых вариаций в особенностях размножения. Демонстративное поведение в виде связанных друг с другом специальных поз, телодвижений и вокализации составляет основу внутривидовых типов коммуникации и в самых разных формах проявляется в ухаживании как первой степени периода размножения у птиц. Главные функции ухаживания состоят, во-первых, в подавлении тех чувств настороженности, страха и агрессии, которые обычны в другие периоды жизни при физической близости особей, и во-вторых, в синхронизации сексуальных циклов самца и самки, что облегчает процесс спаривания.

Весенние изменения в поведении самцов вьюрковых в стаях перед началом периода размножения заключаются в усилении агрессивных взаимодействий, более частых позах угрозы и погонах друг за другом. И в это же время начинается существенное снижение доминирования самцов над самками, и они переходят к действиям и телодвижениям ухаживания. Существуют большие видовые различия такого поведения и поз, в которых задействованы и тело, и крылья, и хвост. В период ухаживания некоторые вьюрковые (щегол, чиж, зеленушка, коноплянка, чечётка и другие, кроме зяблика) проявляют демонстративное поведение особого рода — неожиданный взлёт и полёт с очень частыми или же, наоборот, очень медленными взмахами крыльев с большой амплитудой («полёт моли» или «полёт бабочки»), сопровождаемые пением или позывками, и в ряде случаев к таким действиям самца присоединяется и самка. Одни виды, такие, как коноплянка, горная чечётка, американский чиж, проявляют такое поведение только над буду-

шей гнездовой территорией, другие же, например, зеленушка и чечётка, над гораздо большей территорией, нежели только гнездовая.

Поведение дубоносов и снегирей несколько отличаются от поведения других видов подсемейства. Самец вечернего дубоноса при приближении к самке горбится, распушает оперение и начинает очень быстро трепетать горизонтально распущенными крыльями. Некоторые самцы при этом также распускают хвост веером. В других случаях обе птицы при сближении начинают кланяться друг другу, убыстряя эти поклоны, и самка издает громкие звуки. Однако самец во всех этих демонстрациях остается молчаливым (Austin, 1968). Обыкновенный дубонос во время ухаживания наклоняет голову вниз, распушает перья горла и затылка, ходит с распущенными крыльями, переваливаясь на манер пингвина, и начинает приближаться к самке, волоча по субстрату концы распущенных перьев крыльев. У обыкновенного снегиря действия во время образования брачной пары весьма ритуализированы, часто общие у самца и самки, но с более доминантным поведением самки. Вначале происходит ритуальное нападение самки на самца, но после этого наблюдается полное отсутствие проявления взаимной агрессии, погони и громких звуков. Самец поет очень тихо, и при сближении обе птицы поворачивают хвост в одну сторону. Перед началом строительства гнезда самец подбирает сухую веточку и подносит её самке. Та в свою очередь тоже хватается какой-нибудь подходящей гнездовой материал и обе птицы начинают взлетать друг перед другом, держа веточки в клювах (Newton, 1972). По наблюдениям за токованием снегирей Северной Азии (Ивушкин, 1998) ток самца состоит из ряда последовательных поз с поднятыми перьями головы, груди, живота и спины: осторожный подход с поклонами, имитацией чистки клюва, и постоянный уход на исходную позицию и при агрессивной, и при положительной реакции самки.

Поведение ухаживания годовалого самца обыкновенной чечевицы, по наблюдениям А.С. Мальчевского (1959), характеризовалось тем, что он, с вертикально поднятым хвостом и расправленными дрожащими крыльями, находясь в нескольких сантиметрах от самки, запрокидывал голову назад, сильно вытягивая шею, и медленно и плавно кружился возле самки, издавая в момент наибольшего возбуждения видовую песню. У урагуса поза возбуждения самца отличалась тем, что он с приподнятой головой и направленным вверх клювом, резко задирает хвост вверх и вращал им (Панов, 1973). Совместное токование самца и самки скальной чечевицы проявлялось в многократных прыжках навстречу друг другу на плоском камне с вытянутой шеей и наклоненным вперед телом, а у другой пары после копуляции самец запрокинул назад голову, распустил дрожащие крылья и медленно покачивался из стороны в сторону (Корелов и др., 1974). Длительный процесс образования пары у большой чечевицы включает многократные попытки самца приблизиться к самке и токовать перед ней, а в уже образовавшейся паре самка полностью доминирует над самцом, который охраняет от вторжения других самцов пространство вокруг самки радиусом 0,5–1 м. Сама демонстрация ухаживающего самца заключается в нескольких быстрых маятникообразных прыжках сле-

ва направо перед самкой в прямой позе, а также быстрые приседания-поклоны, в которых вертикальная поза сменяется наклонной и вновь вертикальной (Лоскот, 1991). Самец жемчужного горного вьюрка на Памире перед спариванием прыгает вокруг самки со вздернутым хвостом и с приподнятыми крыльями, издавая частые чирикающие звуки (Потапов, 1966).

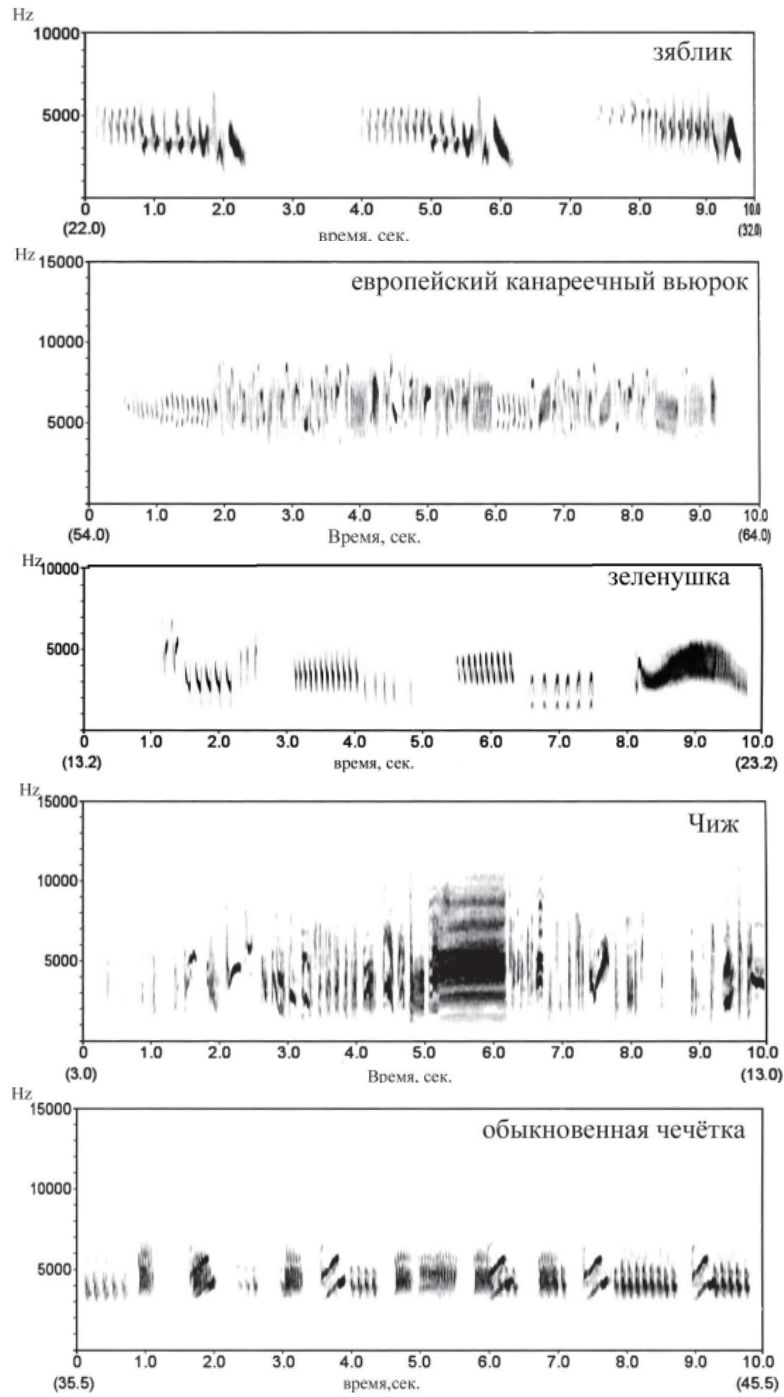
В процесс ухаживания, помимо вышеописанных действий, у многих вьюрковых подсемейства *Carduelinae*, в отличие от зяблика, входит также ритуальное кормление самцом самки, которая в этот момент трепещет крыльями, как слётки. При дальнейших этапах гнездования это часто поддерживается кормлением самцом насиживающей самки, чего нет у зяблика, где самка всегда вынуждена оставлять кладку во время своей кормёжки. Сексуальное демонстративное поведение самца зяблика начинается так называемой «косой позой», при которой голова втянута, перья головы прижаты, ноги согнуты, и всё тело покачивается из стороны в сторону. Эта поза переходит в «вертикальную», когда перья на голове нахохлены, ноги выпрямлены, корпус наклонен вбок, крылья распушены, а хвост периодически приподнимается и круто опускается; завершаются эти телодвижения копуляцией (Marler, 1956; Ильина, 1982a).

5.2.3. Акустическая коммуникация птиц. Позывка и песня

В акустической сигнализации птиц обычно выделяют две формы — очень короткие дискретные сигналы разных категорий, называемые позывками, и песню, как сложную продолжительную вокализацию, исполняемую чаще всего в репродуктивный период года, и имеющую несколько типов по происхождению, оформленности, повторяемости и степени фиксированности (Симкин, 1982). Одинаково звучащие позывки могут издаваться в разных ситуациях, например, снегирь свою обычную позывку использует и при поддержании контактов в стае, и при беспокойстве у гнезда, и такой тип звукового общения называется ситуативным (Мальчевский, 1982).

Из существующих вариантов разных форм песен для вьюрковых птиц характерны последовательные дискретные песни небольшой продолжительности (рис. 19). Одни из них развиваются на основе сочетания разных типов позывок, как например, у зеленушки, другие же генетически предопределены и жестко структурированы, как у обыкновенной чечевицы и зяблика. Исследование географической изменчивости структуры короткой, 4–6 нот, и длинной, от 10 и больше нот, песни у обыкновенной чечевицы от Восточной Сибири до центра Европы показало, что короткий тип песни имеет все функциональные признаки диалекта, а длинная песня имеет гомогенную структуру по всей области

Рис. 19. Сонограммы демонстративной песни европейских вьюрковых (по: Bricchetti, Fracasso, 2013, с изменениями).



недавнего обитания вида (Helb, Wallschläger, 1994). К иному выводу пришли при сонографическом анализе песни этого вида из одного ареала: несмотря на отдельные элементы песен, обеспечивающие индивидуальные характеристики особей, у всех птиц выделены элементы, определяющие четкий видовой признак. Именно они составляют акустический образ обыкновенной чечевицы: четыре слога, разделенные временными интервалами (Звонов, 2004).

Становление вокализации в онтогенезе может служить систематическим критерием для уточнения филогенетических связей между разными группами птиц (Бёме, 2006), а песня может являться генетическим маркером популяционных структур вида (Симкин, 1982). Тем не менее, в ряде случаев вокализация может быть совершенно различной между видами, относящимися к одному узкому роду, как например, между пустынными снегирями *Bucanetes githagineus* и *B. mongolicus* (Панов, 1978). Некоторые самки, например у зяблика, тоже иногда исполняют песню, однако она по структуре и продолжительности напоминает вокализацию молодых самцов в конце летнего периода.

Проблемы биологического значения и развития песни у птиц изучаются с давних пор. Видоспецифичной песне все певчие птицы обучаются в весьма ограниченный период в самом молодом возрасте путем имитации услышанной вокализации взрослых (Marler, 1990). Процесс обучения в физиологическом аспекте происходит при активации определенных ядер головного мозга. Было показано, что начало чувствительного периода для обучения песне совпадает с низкими уровнями тестостерона, а его окончание — с его подъемом. У некоторых вьюрковых, таких, как домашняя канарейка, песенный репертуар модифицируется в течение всей жизни, и каждую весну в песенном ядре мозга происходят нейронные перемещения, позволяя продуцирование новых типов песни (Nottebohm, 1993). Исследование связи степени сложности песни и характеристики оперения у вьюрковых привели к удивительному выводу, что у разных видов сложность песни отрицательно связана с показателями красочности оперения, и объясняется это особенностями каротиноидов оперения самцов, но не меланинами. Проявление же этой связи зависит от условий обитания, в которых находилась молодая птица (Badyaev et al., 2002).

Биологический смысл пения самцов птиц до сих пор не может считаться полностью понятным, хотя большинство не только биологов, но и широкой публики, признаёт два, казалось бы очевидных, её значения: привлечение самки в целях размножения и обращенная к другим самцам того же вида констатация права на данную территорию, выбранную поющим самцом для гнездования. В этих целях поющий самец занимает самую заметную для всех позицию — вершину дерева, скалы, конек крыши дома или же электрические провода, и непрерывно повторяет свою демонстративную видовую песню. Например, зяблик, еще не имеющий самки, исполняет песню каждые 7–15 секунд в течение большей части дня, т.е. 360 раз в течение часа и более чем 3300 раз за 12-часовой день, замолкая на время поиска пищи (Newton, 1972). Совместное пение нескольких птиц-соседей

может быть синфазным, со сходной или одинаковой ритмикой пения соседних птиц, или происходить в противофазе, с расходящимися ритмами пения. В этих ситуациях зяблики могут издавать до 10–12 песен в минуту (Корбут, Горецкая, 1998). Максимальная интенсивность пения обыкновенной чечевицы на Тянь-Шане — 745 песен за час (Ковшарь, 1979).

То, что песня выступает неким индикатором качества самца, по которому самки производят свой выбор, известно, и в целом уже доказано. Отбор шел в направлении совершенствования песни и её особенностей (Searcy, Andersson, 1986). А.С. Мальчевский (1959) считал, что основное значение песни — призывное для самок, а не отпугивание других самцов. Яркая окраска самцов и громкая, специфичная видовая песня — признаки, выработанные в процессе полового отбора, и служат они прежде всего целям размножения. Чем активнее токует самец, тем больше у него шансов привлечь самку. Известно, что многие самцы спариваются с несколькими самками, и именно этим можно объяснить тот факт, что самцы поют в течение всего срока размножения, а не только в самом начале, при распределении потенциальных гнездовых территорий. Более того, многие самцы вьюрковых, например, коноплянки, зеленушки, поют не только на своем гнездовом участке, а часто и вдали от него. Следовательно, считал Мальчевский, песня многофункциональна и лишь при перенаселении она может способствовать действенной охране выбранного участка. Мультифункциональное значение песни птиц, как средства, направленного на встречу самца и самки, на отпугивание конкурентов и на синхронизацию сексуального состояния полов, давно признается орнитологами (Симкин, 1972; Ковшарь, 1981). Что же касается пения во время формирования брачной пары, то песня в моменты ухаживания самца, исполненная с особой энергией, несомненно стимулирует самку к спариванию, составляя необходимую часть этого поведения.

Следует заметить, что многие вьюрковые из подсемейства *Carduelinae* поют не только в сезон размножения. Песня в другие периоды года у чижей, снегирей, щеглов, иногда состоит из беспорядочного набора видовых звуков, включая позывку, исполняемых вполголоса, по типу бормотания, и относится к категории «подпесни», которая звучит часто в группе отдыхающих птиц или перед ночевкой. Однако среди вьюрковых есть виды, у которых обычная видовая песня тоже звучит, как подпесня, т.е. исполняется тихо и невнятно. Это характерно для арчовой чечевицы и арчового дубоноса, и у них привлекающую функцию песни повидимому исполняет громкий призывный крик, издаваемый птицами обоего пола. А у горного гималайского вьюрка вообще нет песни, но это самая крикливая и подвижная птица в горах (Ковшарь, 1981). Настоящей брачной песни нет и у жемчужного горного вьюрка (Потапов, 1966).

Несмотря на видоспецифичность самцовой песни, существуют, во-первых, ясно слышимые индивидуальные особенности исполнения каждого самца, а также и диалекты в разных местах видового ареала. Например, песня зяблика достаточно определенно детерминирована, начинаясь несколькими фразами, состоя-

щими из одинаковых элементов, и завершаясь так называемым «росчерком», но при этом фразы иногда разделяются одиночными вставками, а перед росчерком может быть один или несколько «предросчерков». Благодаря такой структуре песни её легко анализировать и выделять разные типы. Сравнение репертуара крымского подвида *Fringilla coelebs solomkoi* с репертуаром номинативного подвида и кавказского подвида *F. c. caucasica* показало отсутствие общих для всех подвигов типов песен (Цвелых, Яблоновская-Грищенко, 2012).

5.2.4. Возрастно-половая структура популяций вьюрковых в период размножения

Возрастной и половой состав популяции — одни из основных демографических показателей. Они находятся в тесной зависимости от возраста достижения половозрелости, динамики численности и плотности популяции, и в значительной степени определяют процессы рождаемости, смертности и дисперсии, а поэтому занимают важное место в изучении проблем регуляции численности птиц. При отсутствии резких колебаний численности популяции количество впервые размножающихся птиц в среднем равно количеству ежегодно погибающих. Однако в большинстве популяций возрастно-половая структура подвержена ежегодной изменчивости. Количественное соотношение половозрелых самцов и самок в изучаемых популяциях птиц, включая вьюрковых, т.е. третичное соотношение полов, а также молодых и взрослых особей, изучалось неоднократно (Lack, 1954; Паевский, 1969, 1982a, 1985a, 1986, 1993; Clutton-Brock, 1986; Payevsky, 1986, 1994; Breitwisch, 1989; Lindsey et al., 1995; Sheldon, 1998; Donald, 2007, и др.). Обычно исследователи констатируют численное преобладание самцов у большинства видов птиц по данным учета, отлова и отстрела, но многие считают это соотношение не соответствующим действительности из-за их большей заметности и подвижности в летнее время. Тем не менее, по данным массового отлова воробьиных птиц на юге восточной Прибалтики в течение нескольких десятилетий, исключая какую-либо половую избирательность в методе отлова, среди взрослых и молодых птиц преобладали самцы (Паевский, 1993, 2008). Так, у зяблика в период размножения доля самцов составила в среднем 55,4%, в период осенней миграции 51,8%, у чижа в весеннюю миграцию 55,5%, в осеннюю 53,2%, у клеста-еловика в период летних кочевок 54,8%, у юрка, зеленушки и щегла в осеннюю миграцию — соответственно 51,8, 51,0, 57,9%. Самки же достоверно преобладали по численности только у обыкновенного снегиря (табл. 5). При этом анализ изменений соотношения полов в течение каждого сезона показал, что осенью у этих видов наблюдается некоторое преобладание самок на самых начальных этапах миграции, а затем постепенное и достоверное увеличение доли самцов. Что касается общего численного превышения пойманных самок у снегиря, то скорее всего это можно объяснить тем, что самцы, как более крепкие по отношению к холодным периодам года, в большем количестве, нежели самки,

Таблица 5

Соотношение полов у пойманных вьюрковых в южной Прибалтике за 1957–1988 гг.
(по: Паевский, 2008, с изменениями)

Вид	Сезон	Количество птиц, определенных		Доля самцов, %											
		по полу	по полу и возрасту	Среди взрослых				Среди молодых (весной – среди годовалых)				Среди всех			
				lim	m	χ^2	lim	m	χ^2	lim	m	χ^2			
<i>Fringilla coelebs</i>	ОМ	295685	127572	49,2–60,0	51,1 ± 0,2	26,8***	48,4–61,7	52,0 ± 0,2	115,8***	44,0–62,1	51,8 ± 0,1	383,2***			
	ПР	5138	5138	53,0–59,3	55,9 ± 0,9	46,9***	52,8–66,2	56,2 ± 1,2	27,0***	52,4–63,8	55,4 ± 0,7	59,7***			
<i>F. montifringilla</i>	ОМ	54418	26746	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Chloris chloris</i>	ОМ	2521	2385	37,5–75,0	59,1 ± 1,8	16,6***	39,8–56,6	47,6 ± 1,2	3,3	38,3–57,1	51,0 ± 1,0	0,3			
	ОМ	57631	57614	51,3–68,8	59,7 ± 0,5	2169***	47,6–54,3	52,2 ± 0,2	111,2***	49,9–56,6	53,2 ± 0,2	237,4***			
<i>Spinus spinus</i>	ОМ	18266	18250	44,3–65,9	58,8 ± 0,7	564,4***	45,7–58,4	52,2 ± 0,4	35,4***	45,1–59,4	55,5 ± 0,4	220,9***			
	ОМ	516	445	–	69,2 ± 4,5	15,7***	53,0–60,9	55,5 ± 2,7	1,7	–	57,9 ± 2,2	13,0***			
<i>Loxia curvirostra</i>	ЛК	822	822	–	53,1 ± 2,9	1,8	–	55,8 ± 2,2	4,4*	47,3–62,5	54,8 ± 1,7	7,4**			
<i>Pyrhula pyrrhula</i>	ОМ	2590	2282	38,5–56,8	49,4 ± 1,9	0,1	22,7–42,1	35,2 ± 1,2	136,9***	24,4–49,1	39,9 ± 1,0	110,1***			

Условные обозначения: ВМ — весенняя миграция, ЛК — летние кочевки, ОМ — осенняя миграция, ПР — период размножения; lim — размах годовых значений, m — средняя за все годы. Уровень значимости χ^2 : *p < 0,05, **p < 0,01, ***p < 0,001.

остаются зимовать в более северных регионах. Соотношение полов у зябликов, отловленных в юго-восточном Приладожье (Ковалев, 2012), судя по приведенным количественным данным, также свидетельствует о численном превышении самцов, как при весенней миграции (но это связано в основном с половыми различиями сроков пролета), так и в летне-осенний период: суммарно за 4 года в этот период самцы составили среди взрослых 52,4%, среди молодых 51,7%, т.е. такую же долю, как и в южной части восточной Прибалтики.

Видовые различия возраста половозрелости птиц очень велики (Паевский, 1985а), но у воробьиных большинство видов начинает впервые размножаться в возрасте немногим менее года, т.е. на следующую весну после рождения. У вьюрковых основная масса видов тоже достигает половозрелости на следующий год после своего появления на свет, но есть и исключения. Так, среди добытых в июне арчовых дубоносов годовалые особи, как самцы, так и самки, не имели признаков размножения — развитых гонад и наседного пятна у самок (Иванов, 1969). По другим наблюдениям в 7 из 45 гнездовых пар самцы были годовалыми, но ни одна из пойманных годовалых самок, в отличие от взрослых, не имела следов наседного пятна (Ковшарь, 1979). Изучение этого вида в Киргизском Алатау в целом подтвердили, что годовалые самки не участвуют в размножении (Иовченко, 1990).

У обыкновенной чечевицы возрастная структура размножающихся самцов легко определяется по окраске оперения. На Куршской косе среди 45 гнездящихся самцов было 26 взрослых, с красным оперением, и 19 — годовалых, с серым оперением; достоверных различий в успешности их размножения не обнаружено (Payevsky, 2008). В других популяциях доля гнездящихся годовалых самцов значительно варьирует по годам и между разными областями. В южной Финляндии соотношение взрослых и годовалых было 7:2 и 10:0 в разные годы, в другом месте 9:1, в Швеции 6:1 (Bozhko, 1980). В Карелии это соотношение варьировало между 1,2 и 4,2, в среднем 2,0 (Зимин, 1981), а на Тянь-Шане в одном месте было 4:1 (Ковшарь, 1979), а в другом 5:1 (Иовченко, 1986). Однако эти соотношения, возможно и не отражают действительности, поскольку было установлено, что годовалые самцы чечевицы иногда выступают в качестве помощников при гнездовании взрослых особей (Нанкинов, 1974; Bozhko, 1980; Cramp, Perrins, 1994). Все пойманные годовалые самки в Карелии (Зимин, 1981) и в Прибалтике (Payevsky, 2008) имели наседные пятна.

Возрастной состав брачных пар у других вьюрковых почти не изучен. По данным индивидуального цветного мечения зябликов был установлен возраст 22 брачных пар (Паевский, 1982б). Из них у 11 пар самцы были старше самок, на один год — у 5 пар, и на большее число лет у 6 пар. Только в одной паре самка была старше самца, минимум на 4 года, а у остальных 10 пар и самец, и самка, были в возрасте старше года, т.е. минимум двухлетние.

Возрастно-половую структуру популяции наиболее информативно рассматривать в период гнездования, начиная с гнездовых птенцов. У зяблика на Куршской косе в Прибалтике соотношение самцов и самок в возрасте от 7 до 12 дней сре-

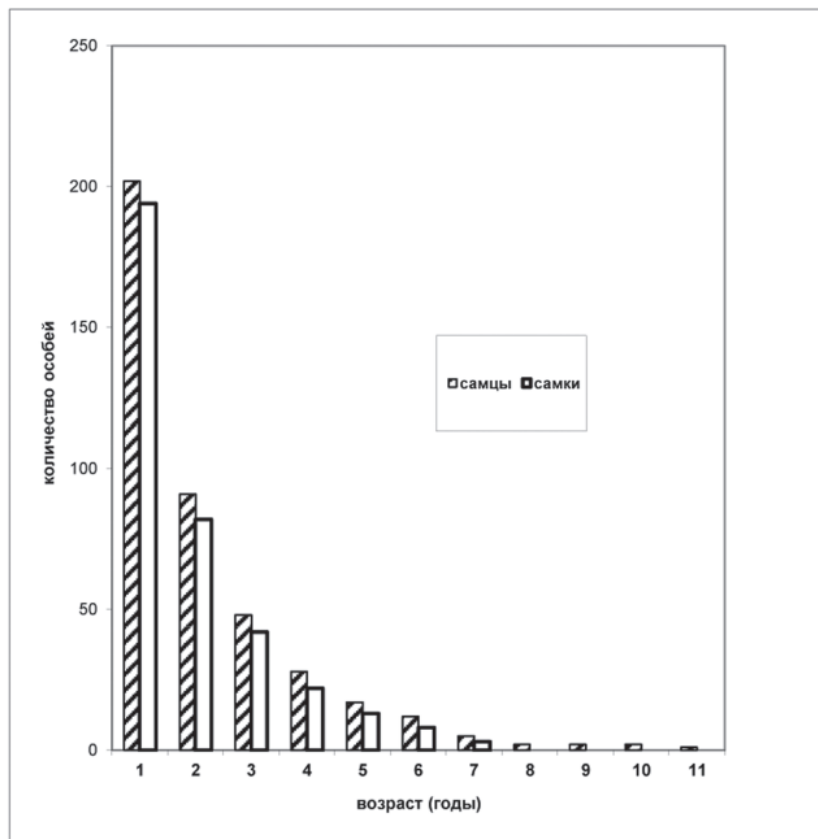


Рис. 20. Возрастно-половой состав размножающейся популяции зябликов на юге восточной Прибалтики.

ди 93 птенцов, взятых для выкармливания в целях последующих экспериментов, оказалось 1:1 (47 самцов и 46 самок). Среди молодых особей в сезон рождения по данным отлова самцов в среднем было от 53–55% в начале июля до 56–61% в конце августа, а среди взрослых в общем среднем 55,9%, т.е. начиная с месячного возраста, было стойкое численное преобладание самцов. В целом в этой популяции в начале размножения годовалые особи составляли 51,1%, двухлетние 22,4%, трехлетние 11,6%, четырехлетние 6,5%, пятилетние 3,9%, шестилетние 2,6%, и в возрасте от 7 до 11 лет — 1,9% (рис. 20; Паевский, 1982б).

Похожая картина соотношения полов выявлена у совершенно иной вьюрковой птицы — палилы (*Loxioides bailleui*) из трибы гавайских цветочниц (Lindsey et al., 1995). Соотношение полов у птенцов также было равным, но у молодых в сезон рождения и у взрослых птиц самцы преобладали, составляя у взрослых от 57 до 69%. Сходные закономерности установлены и у алеутского подвида амери-

канского горного вьюрка *Leucosticte tephrocotis griseonucha*. Среди птенцов самцов и самок было поровну, а среди половозрелых птиц количество самцов всегда превышало количество самок (Schreeve, 1980).

Таким образом, равное соотношение полов среди птенцов у моногамных вьюрковых и других птиц сменяется неравным соотношением с преобладанием самцов. Это оказалось общей закономерностью для очень многих исследованных видов птиц в разных семействах и отрядах (Паевский, 1993; Donald, 2007). Повидимому, в какой-то период после приобретения самостоятельности включается механизм дифференцированной смертности и молодые самки погибают в большей степени, чем самцы. Повышенная их смертность может быть следствием меньшей сопротивляемости среде в связи с гетерогаметностью самок у птиц (Паевский, 1986, 2008). В одном из обзоров (Breitwisch, 1989) обсуждается, в каком именно возрасте самки подвержены большей смертности — как молодые, или как взрослые от причин, не связанных с размножением, или же как взрослые от повышенных затрат при размножении. Считается, что молодые самки после вылета из гнезд дисперсируют в среднем дальше, чем самцы, подвергаясь при этом большей гибели (Greenwood, 1980). Несмотря на отсутствие убедительных доказательств в пользу какой-либо из приведенных причин повышенной смертности самок, многие исследователи склоняются к объяснению, связанному с гораздо большей подверженностью риску гибели самок по сравнению с самцами именно в период гнездования. Об уровнях смертности и продолжительности жизни вьюрковых см. главу 7.

5.2.5. Моногамия вьюрковых. Полициклическое размножение

Среди брачных систем птиц моногамия, т.е. сексуальная связь одного самца с одной самкой в течение одного или нескольких сезонов размножения, распространена наиболее широко. Считалось, что моногамны до 90% всех видов птиц (Lack, 1968). Эта форма связи дает значительные преимущества для увеличения результативности размножения в силу совместной заботы самки и самца о выводке. Однако у многих моногамных видов воробьиных, по данным обзоров (Oring, 1982; Ford, 1983; Gowaty, 1985; Mock, 1985; Паевский, 1985a; Neudorf, 2004), обнаружено явление факультативной полигинии, т.е. многоженства, а также многие случаи внебрачной копуляции. Генетический анализ показал, что у многих моногамных птиц птенцы в выводке имели разных отцов, и в некоторых популяциях доля внебрачных птенцов достигает 70%, хотя раньше считалось, что полигиния встречается лишь у примерно 6% моногамных видов певчих птиц и только 5–8% самцов становятся многоженцами. Это открытие привело к ревизии терминологии и теперь моногамные виды классифицируются как генетически моногамные или социально моногамные. У воробьиных птиц только 14% генетически моногамны, а остальные — с некоторым уровнем внебрачного отцовства (Neudorf, 2004). В этом отношении изучены 4 вида вьюрковых. У американского чижа в че-

тырех выводках 14.3% птенцов произошли от внепарных копуляций (Gissing et al., 1998). У зяблика в Финляндии установлено 14 случаев внепарных копуляций самцов на чужих территориях и 6 случаев копуляций самок с чужими самцами (Hanski et al., 1992). Вероятность внепарного родительства у канареечного вьюрка значительно выше на территориях с богатыми пищевыми ресурсами, и в лучших условиях у большинства птенцов был единственный внебрачный отец (Hoi-Leitner et al., 1999). Индивидуальное цветное мечение позволило установить факты полигинии и у юрка на Енисее (Архипов, 2005).

Эволюционный путь к такому типу размножения, как считают, определяется зависимостью от выбора территории гнездования. Полагают, что одиночная самка на лучшей территории самца-многоженца успешнее вырастит птенцов по сравнению с самкой, гнездящейся совместно с самцом, но на худшей территории. Конечно, такая схема возможна лишь для видов, добывающих пищу на своем участке, и невозможна для видов подсемейства *Carduelinae*, улетающих за кормом очень далеко от гнездовой территории (см. раздел 3.2).

Все виды вьюрковых — социально моногамны. Хотя моногамные отношения у них обычно ограничиваются одним сезоном размножения, в некоторых случаях брачная связь одной пары продолжается дольше. Так, по данным индивидуального мечения, у зяблика в Прибалтике в одном случае самка гнездилась с одним и тем же самцом в течение не менее чем трех сезонов размножения, в другом случае — двух сезонов. При этом зарегистрировано 4 случая повторного гнездования самки на прошлогоднем или примыкающем к нему участке (Ильина, 1982б). У арчового дубоноса в горах Тянь-Шаня часть брачных пар сохраняется в течение двух сезонов (Ковшарь, 1979). Необычное трио — два самца рядом с самкой на гнезде с вылупляющимися птенцами наблюдали у пустынного снегиря в Западном Копетдаге (Полозов, 1990).

Один из наиболее трудно определяемых показателей при изучении размножения птиц — полициклия, т.е. вторые и третьи кладки после успешного завершения первого гнездования. Среди воробьиных в пределах ареала количество пар с более чем одним успешным выводком уменьшается по направлению к северу из-за продолжительности благоприятных условий для размножения, хотя это характерно не для всех видов и весьма варьирует по годам. Способность к дополнительному размножению могла возникнуть в эволюции как необходимость быстрого восстановления численности после однократного и резкого её снижения. Отсутствие связи между средним уровнем ежегодной смертности вида и количеством выводков за сезон (Зимин, 1988) подтверждает такую гипотезу. Виды с большей долей вторых выводков проводят внегнездовой сезон в более высоких широтах, где условия существования обычно непредсказуемы. Среди вьюрковых две нормальных кладки в сезон размножения характерны для части популяций (и не у всех каждый год) у седоголового щегла (Ковшарь, 1966; Шукуров, 1986), черноголового щегла (Мальчевский, 1959; Зимин, 1988; Паевский, 2006а), обыкновенной зеленушки (Blümel, 1976; Шурупов, 1983; Зимин, 1988), обыкновен-

ной чечётки (Peiponen, 1957; Hilden, 1969; Troy, Shields, 1979; Алексеева, 1986; Баккал, 2005; Головатин, Пасхальный, 2005), обыкновенной коноплянки, обыкновенного снегиря, клеста-еловика (Newton, 1972; Зимин, 1988), юрка (Баккал и др., 1992; Архипов, 2005), обыкновенного чижа (Payevsky, 1994; Newton, 2003a; Шаповал и др., 2006), американского чижа (Stokes, 1950), домового вьюрка (Evenden, 1957). Изучение популяции зяблика в восточной Прибалтике с помощью цветного мечения показало, что ко второй нормальной кладке приступили лишь три самки из 96 (Паевский, 1982b). Для ряда перечисленных видов второе размножение происходит совершенно в другой части ареала (см. раздел 6.1).

5.2.6. Гнездование

Адаптивное защитное значение гнездовой конструкции у вьюрковых, как и у других птиц, очевидно, хотя теоретически оно может быть компенсировано специальными формами поведения. Гнездо дает возможность разместить кладку яиц в нужном месте и защищает кладку и птенцов от многих неблагоприятных факторов, прежде всего хищников и погодных условий, и создает под насиживающей птицей особый микроклимат, включающий контролируемый температурный режим, а возможно и необходимый уровень влажности. Маскировка гнезда и размещение его в труднодоступных местах служит сохранению потомства. Однако процесс поиска места для гнезда у птиц в природе — одна из малоизученных сторон их жизни. Пользуется ли самка при этом какими-то внутренними критериями, или же всё происходит случайно в тот или иной момент её пребывания на участке, занятом парой птиц, остается неизвестным. Случаи расположения нового гнезда одной и той же самки на другом виде растения и на другой высоте над землей после разорения предыдущего свидетельствуют скорее об отсутствии строгой предопределенности. С другой стороны, известны случаи, когда птица начинает строить гнездо, но затем бросает его и начинает постройку в другом месте. К тому же существуют видовые и популяционные различия расположения гнезд, и это говорит об адаптивном характере данного поведения.

По наблюдениям возле Кэмбриджа (Marler, 1956), самка зяблика, находясь в состоянии возбуждения, летая кругами на разных уровнях среди ветвей деревьев, присаживается иногда на ветку и прыгает в разные места. При попадании в какую-нибудь ямкообразную опору она приседает, распушая оперение и поворачиваясь. Затем, возбужденно пинкая, перелетает в другое место. После ряда таких поисков она внезапно начинает таскать гнездовой материал в одно из этих мест и приступает к строительству гнезда. По наблюдениям на Тянь-Шане за поведением выбора места для гнезда клеста-еловика (Ковшарь, 1979) самка в сопровождении самца осматривает подходящие места, подолгу сидит в удобных развилках, иногда по несколько раз заходит в одно и то же место, но однажды сопровождающий её самец слетел в крону соседней ели и самка через час стала в этом месте строить гнездо. Подобное поведение проявляли и обыкновенные чечевицы в пой-

ме р. Урал: самки в сопровождении самцов присаживались в удобных развилках, пытаясь прилаживать стебли хмеля, но один из самцов дважды приводил самку в один и тот же куст, после чего самка стала там строить гнездо (Левин, Губин, 1985). К этому следует добавить, что у обыкновенных дубоносов место для гнезда тоже выбирает самец и кладет в основание гнезда первые прутики, затем привлекает самку для продолжения строительства (Newton, 1972). А у арчового дубоноса место для гнезда самка и самец выбирают вместе, но в двух случаях при строительстве гнезда самкой самец приносил еловые веточки и укладывал их на соседнюю развилку, в 10–20 см от настоящего гнезда, и в одном из этих случаев самка иногда брала их для строительства (Ковшарь, 1979). Самец и самка желтошапочной эуфонии в Коста-Рике также совместно выбирали место для гнезда и оба приносили строительный материал — мох и паутину. За 5 часов наблюдений самец принес материал 83 раза, самка — 48, при этом оба вкладывали принесенное в стенки гнезда (Skutch, 1954). При постройке гнезд малым черноголовым дубоносом самец занят преимущественно сбором и подноской материала, а самка — его укладкой и формовкой (Нейфельдт, 1960). Самка седоголового щегла при начале строительства гнезда приносила паутину, лубяные волокна жимолости и обматывала ветки в местах крепления, затем укладывала дно и стенки (Губин, 2012).

Разные этапы размножения вьюрковых отражены во множестве публикаций. В пределах Европы и территории бывшего СССР, несмотря на особо трудные условия работы (часто зимние условия, труднодоступность гнезд и т.п.) много исследований проведено по гнездованию клеста-еловика (Терновский, 1954; Коханов, Гаев, 1970; Newton, 1972; Ковшарь, 1976, 1979; Меженный, 1979; Смирнов, 1983; Benkman, 1990; Гричик, Шокало, 2004; Edelaar, 2008; Нанкинов, 2013б; Dixon, Haffield, 2013, и др.).

У большинства видов вьюрковых гнездо имеет чашеобразную форму и расположено на дереве или кусте (вкл. 25, 26), однако ряд видов, обитающих в горах и пустынных местностях, располагают гнездо в убежищах природного происхождения — расщелинах скал, среди нагромождения камней или в ямках под кустиком. А эуфонии, в отличие от всех других вьюрковых, строят гнёзда с боковым входом, как у пеночек, что считается более примитивной конструкцией, поскольку напоминает естественное убежище (вкл. 25). Строение, материал, размеры и положение гнезд видоспецифичны, хотя для многих видов вьюрковых наиболее обычными материалами для постройки гнезда оказываются сухие ветки, трава, мох, корешки, шерсть и паутина. Около населенных пунктов в строительном материале гнезд часто можно обнаружить вату, нитки, собачью шерсть и т.п.

Среди европейских вьюрковых можно выделить несколько основных типов гнёзд (Newton, 1972). Самый обычный из них — довольно громоздкий, построен из такого гибкого материала, как трава и мох, с основой из тонких веточек и внутренней выстилкой из волоса, перьев, шерстинок, а иногда и корешков. Размещается такое гнездо обычно невысоко над землей, на кустах и деревьях, в раз-

вилке ветвей, и свойственно обыкновенной и горной чечёткам, коноплянке и зеленушке. Второй тип гнезда имеет неглубокую платформу из еловых, березовых прутиков, торчащих в разные стороны, на которой помещена мягкий лоточек из тонких корешков, луба и травы, иногда с выстилкой из шерсти, который можно легко отделить от основания. Вся структура гнезда бывает часто столь просвечивающаяся, что снизу просматриваются яйца. Помещается такое гнездо обычно на плоское сплетение веток и характерно для обыкновенного дубоноса, щура и снегиря. У обыкновенной чечевицы гнездо также представляет собой довольно рыхлую постройку из травянистых стеблей и корешков, торчащих в разные стороны, с выстилкой лотка из более нежных травинок и иногда из волоса. Третий тип гнезда, свойственный щеглу, отличается небольшими размерами, изяществом, большой глубиной, компактностью и аккуратностью, размещается высоко на дереве. Стенки свиты из тонких стебельков и корешков травянистых растений, с вплетением снаружи растительного пуха, бересты и лишайника, лоточек выстлан растительным пухом с примесью шерстинок и перьев. У зяблика такой же тип совершенного гнезда, имеющего вид плотной толстостенной чашечки. Оно состоит из четырех concentрических слоев, скрепленных паутиной: оболочка из лишайника и бересты, затем толстый слой мха и травы, третий слой — в основном из травы, и выстилка из волоса, тончайших корешков и перьев. Облицовка гнезда столь искусная, что полностью маскирует гнездо, причем наиболее совершенная маскировка у крымского подвида *F. c. solomkoi* (Носков и др., 1975). У голубого зяблика, гнездящегося в горных сосновых лесах Канарских островов, гнездо свито из сосновых игл и веточек ракичника, а выстлано мхом, перьями, травинками и шерстью кролика (Gonzalez, 1995). Гнездо обыкновенного чижа, чаще всего располагаемое в верхних ветвях елей, небольшое и компактное, сплетено из тонких прутиков, мха, травинок, лубяных волоконца и замаскировано снаружи лишайником. Лоток гнезда выстлан растительным пухом и перьями.

Гнезда вечернего дубоноса, как и у обыкновенного, представляют собой довольно рыхлую постройку из торчащих веточек с вплетением в неё мха и лишайника, а лоток довольно часто не круглой, а вытянутой эллиптической формы (Austin, 1968). В гнездах арчового дубоноса в Заилийском Алатау, расположенных на кустах арчи и на елях, наружный слой состоит из веточек арчи, ели, таволги, жимолости и стеблей трав, а внутренний — только из тонких и длинных полосок арчового луба без всякой другой выстилки (Корелов и др., 1974). Гнездо арчовой чечевицы — массивная толстостенная чаша из веточек ели, арчи и листовых кустарников с выстилкой лотка из шерсти, волоса, пуха и перьев. А гнезда гималайского горного вьюрка, расположенные в земляных норках под камнем, в трещинах скал или между камнями, построены из прошлогодних стеблей злаков, корешков и мха, с лотком, выстланным шерстью, пухом и перьями. У небольшого по размеру тела красношапочного вьюрка гнездо — крупная, но аккуратно выполненная постройка с толстыми стенками, сплетенными из нитевидных полосок луба жимолости, а лоток обильно выстлан пухом (Ковшарь, 1979).

Гнездо желтошапочной эуфонии представляет собой небольшую шарообразную структуру с узким круглым боковым входным отверстием. Наружная часть стенок состоит из тонких стеблей и черешков, сухих листьев, древесных волокон и мха, скрепленных паутиной, а внутренняя — из сухих травинок (Skutch, 1954). Все пять гнёзд буланого вьюрка, найденных возле оз. Каратерен в Каракалпакии, были одинакового строения: наружная полупрозрачная основа из веточек саксаула и тамариска содержала в себе внутренний слой или собственно гнездо из растительного пуха, сбитого в единую плотную массу (Паевский и др., 1990, вкл. 27). Гнезда клеста-еловика в Ленинградской области и в Белоруссии построены из сухих хвойных веточек, лишайника, мха, бересты, древесного луба (часто осины) и травы, а в состав выстилки входят зеленый мох, растительный пух, шерсть и перья (Мальчевский, Пукинский, 1983; Гричик, Шокало, 2004).

Размеры и масса гнезд вьюрковых также видоспецифичны соответственно размеру птиц (табл. 6), но могут индивидуально изменяться соответственно местным условиям и особенностям расположения. Наружный диаметр гнезда может варьировать от 70 мм у чижа до 200 мм у арчового дубоноса, а глубина лотка от 20–40 до 80 мм у разных видов. Масса гнезд может значительно изменяться в пределах вида и подвидов в разных местообитаниях в зависимости от материалов постройки; минимальные и максимальные пределы массы — от 6 г у красношапочного вьюрка до 63 г у арчового дубоноса (Ковшарь, 1979).

Продолжительность постройки гнезда занимает очень разное время у одного и того же вида и зависит от внешних условий, погоды, возраста птиц и т.п. На работу по укладке гнездового материала иногда тратится больше времени, чем по его поиску и доставке, хотя у зяблика по хронометрированию поведения самок оказалось, что 69% всего времени строительства пришлось на сбор материала (Ильина, 1982б). Общая продолжительность строительства занимает у зяблика в Англии — от 3 до 18, в среднем 7 суток (Marler, 1956), у зяблика в Прибалтике 3–8, в среднем 5,1 суток (Ильина, 1982б), у юрка в нижнем Приобье не менее 4 дней (Рыжановский, 2010), у желтошапочной эуфонии в Коста-Рике 8 суток (Skutch, 1954), у урагуса в Приамурье — 5 суток (Винтер, 1976), или 4–7 суток (Neufeldt, Lukina, 1966). Обыкновенная чечевица на Тяньшане строит гнездо от 4 до 14 суток, арчовая чечевица — от 7 до 16 суток, гималайский горный вьюрок 1–3 недели. У клеста-еловика эта деятельность занимает 3–5 дней на Тянь-Шане (Ковшарь, 1979) и в Болгарии (Нанкинов, 2013б), а в Ленинградской обл. — от 6 до 15 дней (Мальчевский, Пукинский, 1983). Обычно первые в сезоне гнезда строятся гораздо дольше, чем в середине или конце периода размножения. Например, у американского чижа первые в сезоне гнезда строились в среднем 13, последние — 6 суток (Newton, 1972); почти такие же показатели и у арчового дубоноса: апрельские гнезда строились 12 дней, а августовские — 5 и 6 дней (Ковшарь, 1979). Некоторые самки, не достроив гнездо до конца, по каким-то причинам начинают его растаскивать и строить гнездо в другом месте, используя материал первого гнезда. Такое поведение иногда наблюдается у зяблика.

Таблица 6

Размеры гнезд некоторых видов вьюрковых (мм)

Вид и регион	Наружный диаметр	Внутренний диаметр	Высота гнезда	Глубина лотка	Источник*
<i>Fringilla coelebs</i> , Московская обл.	85-105	50-70	50-90	30-50	4
<i>F. montifringilla</i> , Мурманская обл.	105(90-130)	60(50-70)	72(60-80)	50(45-55)	3
<i>Chlorophonia cyanea</i> , Колумбия	65	56		82	15
<i>Muscivora carpinus</i> , Казахстан	163 (122-200)	81 (70-90)	95 (71-120)	57 (40-70)	6
<i>Coccothraustes coccothraustes</i> , Крым	130-190	70-72	80-112	43-49	7
<i>Eophona migratoria</i> , Дальний Восток	130-136	80-82		38-40	2
<i>Pipilo erythrophthalmus</i> , Белое море	140-330	75-80	65-95	36-42	16
<i>Pyrhula pyrrhula</i> , Московская обл.	110-150	65-95	45-85	35-55	4
Сев. Осетия	99(89-115)	65(55-80)		37(31-45)	10
<i>Vispanetes githagineus</i> , Иран	132-140	65-69	30-35	20-28	1
<i>V. mongolicus</i> , Казахстан	113-115	69-70	37-38	21-24	6
<i>Rhodospiza sanguinea</i> , Казахстан	139(100-170)	80(70-90)		54(45-65)	12
<i>Leucosticte nemoralis</i> , Казахстан	131(105-150)	62(54-70)	66(58-70)	43(32-50)	6
<i>Erythrura erythrina</i> , Белоруссия	103(89-120)	57(50-62)	82(60-105)	45(40-50)	9
Алтайский край	102(79-210)	60(49-84)	77(48-134)	45(32-68)	12
<i>Caprodacus rhodochlamys</i> , Казахстан	100-240	59-100	65-120	32-55	6
<i>C. puniceus</i> , Казахстан	140-170	90-100	110	40	6
<i>C. sibiricus</i> , Сахалин	83(70-100)	53(45-66)	75(55-102)	42(35-55)	11
<i>Rhodospiza obsola</i> , Казахстан	88-150	55-66	52-76	30-50	6, 18
<i>Chloris chloris</i> , пойма р. Урал	93-109	58-61	80	44	8
<i>C. sinica</i> , Хабаровск	104	56	72	38	5
<i>Linaria cannabina</i> , Крым	105(96-130)	55(46-68)	66(56-80)	47(31-55)	7
<i>Acanthis flammea</i> , Мурманская обл.	95(80-130)	53(45-60)	60(45-80)	40(30-50)	3
<i>Loxia curvirostra</i> , Белоруссия	140	70	70	55	13
<i>Carduelis carduelis</i> , Белоруссия	85(80-90)	50(42-54)	71(50-100)	36(25-50)	9
<i>C. caniceps</i> , Казахстан	97(70-120)	47(40-65)	70(60-80)	43(35-50)	14
<i>Serinus serinus</i> , Белоруссия	67-85	46-53	48-53	26-31	9
Сумская обл., Украина	96(75-130)	54(43-68)	59(42-80)	35(22-48)	17
<i>Spinus spinus</i> , Московская обл.	70-80	30-50	40-55	20-33	4

* Источники: 1 — Дементьев, Гладков, 1954; 2 — Нейфельдт, 1960; 3 — Кишинский, 1960. 4 — Птушенко, Иноземцев, 1968; 5 — Кисленко, 1968; 6 — Корелов и др., 1974; 7 — Костин, 1983; 8 — Левин, Губин, 1985; 9 — Никифоров и др., 1989; 10 — Комарова, Комаров, 1990. 11 — Нецаев, 1991. 12 — Ирисова, Ирисов, 1997; 13 — Гричик, Шокало, 2004; 14 — Губин, 2012; 15 — Грестман et al., 2012; 16 — Бакал, 2012; 17 — Кныш, Малышок, 2015; 18 — Губин, 2015.

Промежуток времени от завершения постройки гнезда до откладки первого яйца также бывает очень разным. У урагуса в Лазовском заповеднике один день (Винтер, 1976), у арчового дубоноса на Тянь-Шане он составлял 1–3 дня, а у гималайского горного вьюрка 5–8 дней, но в одном гнезде 28 дней (Ковшарь, 1979). У арчовой чечевицы в Заилийском Алатау в начале июня этот срок был 11 дней, в середине 7 дней, в конце 5 дней (Гаврилов и др., 1968). Такая же зависимость от сроков размножения наблюдалась у зяблика в Прибалтике: по мере хода гнездования обсуждаемый срок сокращался от 7 суток в начале гнездования до 0,3 суток в его конце, составив в среднем 2,6 суток, с пределами 0–14 суток (Паевский, 1982б).

5.2.7. Количество яиц в кладке

Размер кладки, т.е. количество яиц в полной кладке — одна из наиболее изученных характеристик, ему посвящено множество исследований, и в отношении видовых и географических различий, и в отношении его эволюции как общебиологической проблемы (обзоры и гипотезы см. Lack, 1947, 1954, 1968; Cody, 1966; Klomp, 1970; Паевский, 1985а; Slagsvold, 1989; Böhning-Gaese et al., 2000; Jetz et al., 2008; Griebeler et al., 2010). По гипотезе Лэка (Lack, 1947, 1954) плодовитость вида ограничивается возможностью размножающейся пары птиц или самки выкормить определенное количество птенцов, а поэтому кладки большего размера, чем обычные, продуцируют в результате меньше, а не больше потомства. Именно поэтому наиболее продуктивная величина кладки — самая обычная, наиболее часто встречающаяся. Поскольку дифференцированная смертность молодых птиц осуществляется чаще после вылета из гнезд, то определение продуктивности можно проводить по числу выживших особей в период их самостоятельной жизни. Самым интересным, однако, было выяснение вклада в дальнейшее воспроизводство популяции особей, родившихся в выводках разной величины. Такой анализ был проведен по результатам кольцевания в гнездах птенцов зяблика в течение 1959–1973 гг. на Куршской косе в Прибалтике и последующего отлова взрослых птиц этой популяции (Паевский, 1985а). Сравнение размера выводка, варьирующего от 2 до 6 птенцов, со среднегодовым уровнем смертности 294 взрослых птиц, родившихся в этих гнездах, показало, что смертность возрастала по мере увеличения размера выводка, из которого они вылетели. У взрослых зябликов из гнезд с тремя птенцами смертность за год составляла 43,7%, с четырьмя — 43,5, с пятью — 51,2 и с шестью — 71,4%. Хотя статистически достоверными были лишь различия между птицами из выводков с 4 и 6 птенцами, доля особей старше 4 лет составила у птиц из выводков с 2–4 птенцами 13,5%, а у птиц из выводков с 5–6 птенцами только 7,9%. Средний размер кладки в этой популяции 4,6 яиц, и результаты этого анализа показали, что увеличение кладки свыше обычной не дает популяции никаких преимуществ.

Различия плодовитости в географическом, зональном и высотном отношении были установлены для многих видов птиц (Lack, 1954; Cody, 1966; Klomp, 1970;

Ricklefs, 1980; Ковшарь, 1981; Jetz et al., 2008; Griebeler et al., 2010). Так, тенденция к увеличению размера кладки в северном направлении в пределах Северной Африки и Европы существует у 20 видов воробьиных птиц. А у воробьиных одного и того же семейства виды в тропической Африке имеют кладку в два раза меньше, чем в Европе. Долготная изменчивость, выражающаяся в увеличении размера кладок с запада на восток, отмечена у 6 видов воробьиных Европы. Зональный аспект различий характерен для ряда африканских видов: кладки лесных видов меньше, чем у родственных видов в саванне.

Гипотезы относительно причин географических различий величины кладок сводятся к объяснению или разным уровнем смертности в южных и северных регионах и соответственной компенсацией в виде увеличения кладки у северных птиц, или же факторами, зависящими от плотности популяций: у северных, в отличие от южных, в сезон размножения конкуренция слабая, а пища обильная. Существует и гипотеза о связи размера кладки воробьиных птиц с возможностью его разорения хищниками: маленькое гнездо труднее обнаружить, а если оно разорено, то у птиц есть еще резервы для повторной кладки.

Анализ данных по 5290 видам птиц показал, что более половины видов откладывают 2 или 3, в среднем 2,8 яиц, но у 864 видов выводковых птиц в кладке в среднем 4,49, а у 4426 видов птенцовых — 2,85 яиц. При этом северные виды откладывают больше яиц, чем тропические, у всеядных и зерноядных кладки крупнее, чем у плодо- и нектароядных, а у гнездящихся в укрытиях кладки больше, чем у открытогнездящихся (Jetz et al., 2008). Значение факторов сезонности ресурсов, хищничества и продолжительности сезона размножения исследовано в модели, тестирующей эволюцию размера кладки. Результаты показали, что сама по себе сезонность ресурсов, или же в комбинации с продолжительностью гнездования и уменьшением пресса хищничества приводит к широтным различиям в размере кладок (Griebeler et al., 2010).

Как и все птицы, самки вьюрковых откладывают в сутки по одному яйцу, чаще всего рано утром. Количество яиц в законченной полной кладке у большинства видов составляет обычно от 4 до 6, с пределами от 3 до 7 (табл. 7; вкл. 26). У видов вьюрковых из тропических регионов средняя кладка меньше, чем у видов из умеренных и северных регионов. Даже по небольшой выборке из табл. 7 различия были достоверны: у тропических средняя кладка 2,8, у вьюрковых из умеренных зон 4,5 ($t = 6,47$, $df = 32$, $p < 0,001$).

По поводу так называемого гипсоморфного эффекта, т.е. снижения размеров кладок по мере увеличения высотности местообитаний в горах, существует много русскоязычных публикаций с поддержкой фактическими данными, попытками объяснения причин или же отрицанием существования этой закономерности. Обзоры по этому вопросу (Бёме, Банин, 2001; Ирисова, 2002) привели к выводу о сходной величине кладок горных и равнинных представителей одного семейства и о невозможности сравнения данных из высокогорий с материалами по произвольно взятым равнинным регионам. По крайней мере, следует сравни-

Таблица 7

Количество яиц в кладке, их размеры и масса, сроки инкубации и выкармливания птенцов у ряда вьюрковых из разных групп (преимущественно для номинативных форм)

Вид	Яйца в кладке			Количество дней от вылупления до вылета птенцов	Источники*
	Количество	Размер, мм	Масса ненасиженных, г		
<i>Fringilla coelebs</i>	3-7, ср. 4,7	16,4-22,3×13,2-16,0, ср. 19,5×14,7	2,2-2,5, ср. 2,32	10-14, ср. 12,0	25, 28, 38
<i>F. teydea</i>	ср. 2,0			14-16	36
<i>F. montifringilla</i>	4-7, ср. 5,7	18,1-22,2×13,5-15,7, ср. 19,8×14,7	2,1-2,5, ср. 2,2	9-14, ср. 11-12	34, 35, 44, 45
<i>Chlorophonia cyanea</i>	3	16,9-20,1×12,5-14,1, ср. 18,2×13,1		18-20	47
<i>Euphonia luteicapilla</i>	2-4, ср. 3	17,1-17,5×12,7-13,1		13-14	3, 27
<i>Mycerobas melanozanthos</i>	2-3	26,6-30,0×20,5-20,6			51
<i>M. carnipes</i>	3-5, ср. 3,2	25,1-30,0×17,4-20,5, ср. 26,7×19,4	5,4-6,1	14-16	14, 23
<i>Hesperiphona vespertina</i>	2-5, ср. 3	21,0-28,0×16,0-19,0, ср. 24,5×17,5		12-14	13
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	4-6, ср. 5,1	19,8-27,6×14,2-19,3, ср. 24,4×17,6	2,6-4,9, ср. 3,9	11-13, ср. 12	20, 22, 38
<i>Eophona migratoria</i>	4-5	23,0-26,2×16,8-18,0, ср. 24,3×17,3		13	6
<i>Pinicola enucleator</i>	3-4, ср. 3,7	21,1-31,5×15,7-19,0, ср. 25,4×17,3	4,22	13-14	13-16, ср. 15
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	3-7, ср. 4,9	17,5-24,8×13,0-16,9, ср. 21,4×15,3	ср. 2,29	12-14	20, 34, 32
<i>Pyrrhula cineracea</i>	4-5	20,0-20,6×14,4-15,5, ср. 20,3×15,1			40
<i>Bucanetes mongolicus</i>	4-6	18,2-19,2×13,5-15,0	1,6-2,0		18
<i>Rhodopechys sanguinea</i>	4-5	22,2-24,2×16,7-18,7, ср. 23,3×17,2	3,20-3,55, ср. 3,33		10
<i>Leucosticte nemoricola</i>	3-6, ср. 4,8	19,1-21,7×14,2-15,6, ср. 20,3×14,8	2,15-2,65, ср. 2,31	13-17	23, 37
<i>L. brandti</i>	4-5	20,1-23,3×15,5-16,5, ср. 21,8×16,1	2,97-3,05	13	18

Продолжение табл. 7

Вид	Яйца в кладке			Масса ненасиженных, г	Количество дней насиживания	Количество дней от вылупления до вылета птенцов	Источники*
	Количество	Размер, мм	Количество дней насиживания				
<i>Erythrura erythrina</i>	3-6, ср. 4,7	17,2-22,0×13,0-15,2, ср. 20,2×14,3	11-12	2,1-2,6, ср. 2,3	10-11	18, 24, 41, 42	
<i>Carpodacus sipahi</i>	4	22,1-25,4×17,0-18,0				51	
<i>C. rhodochlamys</i>	3-5, ср. 4,0	23,0-25,7×16,8-17,9, ср. 24,3×17,3	13-16	3,4-4,0, ср. 3,7	16-17	11, 23	
<i>C. sibiricus</i>	3-6, ср. 4,0	18,0-19,3×13,4-14,5	13-14		13-14	1, 9, 19	
<i>C. roseus</i>	4-5, ср. 4,4	19,5-22,0×15,0-16,0, ср. 20,7×15,5		2,3-2,6, ср. 2,4	15	33	
<i>Chlorodrepanis virens</i>	ср. 2,5		ср. 14,1		ср. 16,8	43	
<i>Yésitaria coccinea</i>	ср. 2,0		ср. 14,0		ср. 21,7	43	
<i>Palmeria dolei</i>	ср. 1,7		ср. 16,8		ср. 21,5	43	
<i>Haemorhous mexicanus</i>	4-6, ср. 4,4		12-14, ср. 13,2		11-19, ср. 15,1	4	
<i>Rhodospiza obsoleta</i>	3-7	16,3-21,2×12,4-15,0		1,35-2,15, ср. 1,74		2, 18, 31	
<i>Chloris chloris</i>	3-7, ср. 5,1	17,4-22,5×12,2-15,6, ср. 19,7×14,4	13-14	ср. 2,21	14-15	5, 21, 38, 49	
<i>C. sinica</i>	3-5, ср. 5	17,2-20,0×12,5-13,6, ср. 18,7×13,1		1,48-1,95, ср. 1,70		15	
<i>Crithagra mozambica</i>	3-4	16,5×12,5				8	
<i>Crithagra flaviventris</i>	3-5	18,5×13,5				8	
<i>Linaria cannabina</i>	3-7, ср. 5,1	15,2-21,0×12,1-15,0, ср. 18,0×13,5	11-12	1,40-1,75, ср. 1,60	11-13	5, 26, 30, 38, 41	
<i>Acanthis flammea</i>	3-7, ср. 5,2	15,9-18,0×11,9-13,3, ср. 16,9×12,5	10-12	ср. 1,36-1,49	11-12	7, 16, 20	
<i>Loxia curvirostra</i>	3-5, ср. 4,0	20,7-23,4×15,5-17,0, ср. 22,1×16,1	14-16, ср. 15,7	2,7-3,3, ср. 3,0	17-25	17, 23, 29	
<i>Carduelis carduelis</i>	3-6	16,2-20,8×12,3-15,1	12-13	ср. 1,53		30	
<i>C. caniceps</i>	3-5, ср. 4,1	17,5-19,9×12,7-14,2, ср. 18,6×13,6		1,35-1,95, ср. 1,7		10, 18, 23	
<i>Serinus pusillus</i>	3-5, ср. 4,4	15,5-18,4×12,0-13,0	11-12	1,3-1,4	15-16	18, 23	
<i>S. serinus</i>	3-5, ср. 4	14,4-17,8×11,0-13,3, ср. 16,2×12,3	13	ср. 1,3	14	20, 50	

Продолжение табл. 7

Вид	Яйца в кладке		Масса ненасиженных, г	Количество дней насиживания	Количество дней от вылупления до вылета птенцов	Источники*
	Количество	Размер, мм				
<i>S. alario</i>	3–5	17×13				8
<i>Spinus tristis</i>	4–6	16×12		12–14		51
<i>S. spinus</i>	3–6, ср. 4,5	17,0–20,2×11,0–13,5, ср. 16,6×12,3	1,3–1,5, ср. 1,46	11–12	14–15	12, 20, 34

* Источники: 1 — Воробьев, 1954; 2 — Дементьев, Гладков, 1954; 3 — Skutch, 1954; 4 — Evenden, 1957; 5 — Мальчевский, 1959; 6 — Нейфельдт, 1960; 7 — Кишинский, 1960; 8 — Mackworth-Praed, Grant, 1963; 9 — Neufeldt, Lukina, 1966; 10 — Ковшарь, 1966; 11 — Гаврилов и др., 1968; 12 — Птушенко, Иноземцев, 1968; 13 — Austin, 1968; 14 — Долгушин и др., 1968; 15 — Кисленко, 1968; 16 — Hilden, 1969; 17 — Коханов, Гаев, 1970; 18 — Корелов и др., 1974; 19 — Вингер, 1976; 20 — Makatsch, 1976; 21 — Blümel, 1976; 22 — Krüger, 1979; 23 — Ковшарь, 1979; 24 — Vozhko, 1980; 25 — Паевский, 1982; 26 — Костин, 1983; 27 — Wetmore et al., 1984; 28 — Артемьев, 1988; 29 — Schubert, 1988; 30 — Никифоров и др., 1989; 31 — Паевский и др., 1990; 32 — Комарова, Комаров, 1990; 33 — Нечаев, 1991; 34 — Бианки и др., 1993; 35 — Stamp, Pergins, 1994; 36 — Gonzales, 1995; 37 — Ирисова, 1998; 38 — Климов и др., 1998; 39 — Ирисова, 2001; 40 — Ананин, 2006; 41 — Сотников, 2008; 42 — Рауевский, 2008; 43 — Pratt et al., 2009; 44 — Рыжановский, 2010; 45 — Баккал, 2011; 46 — Ананин, 2012; 47 — Freeman et al., 2012; 48 — Шаповал, 2012; 49 — Кныш, 2013; 50 — Кныш, Мальшок, 2015; 51 — Birdlife International / www.birdlife.org

вать данные на одной и той же широте местности, на что было указано и раньше (Потапов, 1966). К тому же годовые и сезонные вариации кладок значительно осложняют надежность сравнительного материала. У вьюрковых (красношапочный вьюрок, седоголовый щегол, обыкновенная чечевица, арчовый дубонос), гнездящихся в Таласском Алатау на 500 м ниже, чем в Заилийском Алатау, размер кладок в этих горах был одинаковым (Ковшарь, 1981). Тем не менее, следует заметить, что сравнение размеров кладок обыкновенной чечевицы в Финляндии и Киргизском Алатау показало, что в Финляндии средняя величина первых и вторых кладок, а также максимальная величина кладки была достоверно выше, нежели на Тянь-Шане (Иовченко, 1986).

Наконец, у ряда видов существуют подвидовые и популяционные различия величины кладок, совпадающие с широтными различиями, что также определяется, возможно, природными условиями. Так, полная кладка щегла, интродуцированного в Австралию, составляет в среднем лишь 3,7 яиц, у североафриканского *Carduelis carduelis parva* 4, у британского подвида *C. c. britannica* 4–5, а у номинативного подвида в Скандинавии 5–6 яиц (Frith, 1957). В связи с этим следует упомянуть, что анализ различий величины кладки у 17 видов птиц из разных регионов Евразии (Паевский, 1985а) не обнаружил достоверной связи величины кладки с широтой и долготой местности. Среди анализированных видов был и зяблик из популяций от Англии до Ленинградской области и северного Казахстана, с вариацией средней кладки от 4,3 до 4,8 яиц. По-видимому при сравнении птиц из тропиков и умеренного пояса различия кладки существенны, а у популяций, разделенных только сотнями километров, значимые различия размеров кладки отсутствуют.

Изменения величины кладки в популяции в течение одного сезона размножения установлены у многих видов птиц из разных семейств (Klomp, 1970). Чаще всего в течение сезона размер кладки снижается, это отмечается у обыкновенной чечевицы в Киргизском Алатау (Иовченко, 1986), у юрка на островах Белого моря (Баккал, 2011), у чечётки в Финляндии и в Англии у снегиря, хотя у зеленушки и коноплянки она слегка выше в середине сезона (Newton, 1972). Увеличение средней величины кладки во второй половине сезона размножения установлено и для зеленушки в Сумской обл. Украины, от 5,00 в апреле и 5,09 в мае до 5,23 в июне и 4,40 в июле (Кныш, 2013); то же явление отмечено для зеленушки и в западной Польше (Kosinski, 2001). У зяблика в восточной Прибалтике по усредненным данным за 22 сезона гнездования величина кладки снижалась в среднем от 4,83 во второй декаде мая до 3,61 в первой декаде июля, хотя в некоторые сезоны проявлялась слабая тенденция к увеличению размера кладки в течение первых трех десятидневок (Паевский, 1985а). Увеличение размера кладки в середине сезона размножения свойственно обычно видам и популяциям с несколькими выводками за сезон, но для высокогорных видов с поздним началом гнездования, – чечевиц, арчового дубоноса, снижения размера кладки в течение сезона размножения не наблюдалось (Ковшарь, 1981).

Тем не менее, у большинства видов, включая вьюрковых, наблюдается ясно выраженное уменьшение размеров кладок от начала к концу гнездового периода, и отрицательная корреляция с временными рядами вполне достоверна. Такое снижение по-видимому связано не только с уменьшающимся физиологическим потенциалом самок, но и соответствует вышеупомянутой концепции, по которой количество яиц в кладке соответствует максимальному количеству птенцов, которых родители могут успешно выкормить.

Фактором, влияющим на сезонную и годовую изменчивость величины кладки, помимо внешних условий, определяющих степень обилия пищи, может быть и вариация возрастного состава гнездящейся популяции. У видов из разных систематических групп птиц отношение величины кладки впервые размножающихся к величине кладки взрослых составляет в среднем 0,88. Такая пониженная плодовитость молодых птиц может в какой-то степени определять обсуждаемую изменчивость, хотя потомство молодых птиц играет небольшую роль в общем воспроизводстве популяции и её самоподдержании (Паевский, 1985а).

5.2.8. Размеры, масса и окраска скорлупы яиц

Величина и окраска яиц в значительной степени видоспецифична. В качестве линейных признаков обычно используют длину и максимальный диаметр каждого яйца в кладке и усредненные величины как для одной кладки, так и для всех исследованных кладок в изучаемой популяции. Масса яйца также видоспецифична, но в связи с её уменьшением в процессе инкубации сравнительной величиной может быть лишь масса свежеснесенного яйца. Объем яйца, зависящий от длины и диаметра, вычисляют по формулам, связывающим линейные размеры и массу. Характеристику формы яйца представляют в виде индекса удлиненности, а также в виде других индексов — выровненности, округлости и т.п. (Климов, 2003а). Изменчивость линейных размеров и формы яиц у вьюрковых птиц сравнительно невелика. У зяблика, зеленушки, коноплянки, обыкновенной чечевицы и обыкновенного дубоноса коэффициент вариации длины яйца изменяется в пределах 4,99–5,87, диаметра — от 3,06 до 4,42, а индекса формы — от 4,52 до 6,32 (Климов, 2003б).

В табл. 7 приведены примеры видовых различий размеров и массы яиц у ряда вьюрковых из разных подсемейств и триб. Считается, что у вьюрковых масса одного ненасиженного яйца приблизительно равна одной десятой массы тела самки (Newton, 1972). Проверка этого утверждения путем сопоставления данных из таблиц 2 и 7 показала, что между ними действительно существует достоверная связь (коэффициент корреляции Спирмена $r_s = 0,91$, $p < 0,05$, $n = 19$).

Словесные описания окраски скорлупы птичьих яиц весьма субъективны, и к тому же зависят от условий освещения при процессе осмотра. Необходимость разработки специальных методик, основанных на оценке количественных характеристик частотного спектра цвета, признается давно (Tammes, 1964; Нумеров, 2003б), но попытки внедрения такой фотоколориметрической оценки (Титов и

др., 1997) пока не получили распространения. У многих видов вьюрковых в популяциях присутствуют разные окрасочные морфы, иногда довольно легко выделяемые на глаз. Однако сложность адекватной оценки и описания пигментации скорлупы состоит в том, что необходимо учитывать большое множество характеристик окраски, таких как цвет, тон, оттенок, чистота цвета, насыщенность, затемненность и т.п. Изменчивость окраски достигает наибольшей величины в отряде Passeriformes (Климов, 2003а).

Вариации окраски скорлупы палеарктических вьюрковых приведены на вкл. 28–29. Анализ формы и окраски скорлупы 718 яиц 20 видов вьюрковых Северной Палеарктики показал, что у них преобладает каплевидная форма и голубая фоновая окраска с пятнистым и линейно-пятнистым типом рисунка с редкой плотностью и локализацией на тупом конце яйца, хотя фоновая окраска представлена всеми типами (Климов, 2003б). Анализ формы и окраски 874 яиц (154 кладки) зяблика по фотоснимкам, сделанным в природных условиях, показал, что в двух местообитаниях, различающихся по степени антропогенного воздействия на территории, средние размеры яиц (длина и диаметр) и вариабельность формы различались, но рисунок окраски был сходным (Климов и др., 1994). Экологические факторы в значительной мере воздействуют на индивидуальную внутрипопуляционную изменчивость морфологических признаков яиц, в основном на объем и линейные размеры, в меньшей мере — на пигментацию скорлупы, но не влияют на форму яйца (Мянд, 1988).

5.2.9. Процесс инкубации

Основной механизм контактной инкубации яиц через наседное пятно в общем сходен у всех видов птиц. Разные виды и популяции различаются по продолжительности инкубационного периода, частоте и продолжительности однократного насиживания и участия самца в этом процессе. На поведение птиц в течение инкубации влияют множество разных факторов, в большинстве случаев это зависит от вида птиц, региона размножения и от внешних факторов — погоды, доступности пищи, хищничества и т.п. (Skutch, 1957; Drent, 1975; Conway, Martin, 2000; Deeming, 2002). Поведение насиживания у разных видов вьюрковых имеет много общих черт. Самка приступает к постоянному круглосуточному насиживанию чаще всего после откладывания последнего или предпоследнего яйца в полной кладке, хотя многие орнитологи отмечали у разных видов насиживание после появления в гнезде второго, третьего и даже первого яйца при полной кладке в 5 или 6 яиц. У клестов-еловиков в Мурманской области при зимнем гнездовании самка начинает насиживать кладку с первого яйца, и чем ниже температура воздуха, тем плотнее она сидит на гнезде (Коханов, Гаев, 1970). В южной Германии также при зимнем, в декабре–феврале, гнездовании еловика постоянное насиживание начиналось и с первого, и с предпоследнего, и с последнего яйца (Schubert, 1988). Прерывистое насиживание кладки, начиная с первого отложенного яйца —

важная адаптация, направленная на поддержание жизнеспособности эмбрионов. Сочетание ускорения обменных процессов в яйце при насиживании с замедлением этих процессов при отсутствии нагревания обеспечивает высокую выживаемость яиц (Болотников и др., 1985).

Продолжительность инкубации со дня откладывания последнего яйца до дня начала вылупления у большинства вьюрковых составляет в среднем 12 суток с пределами от 11 до 16 суток (табл. 7). В пределах одной популяции каждого вида эта продолжительность варьирует в пределах 1–2 суток, что зависит, по-видимому, от индивидуальных качеств самки и от внешней температуры воздуха. Выживаемость эмбрионов в яйце до момента вылупления зависит от структурных качеств скорлупы, позволяющих осуществлять соответствующий уровень газообмена и защиту от микроорганизмов, а также от адекватного поведения насиживающей птицы. Наиболее оптимальные условия развития эмбрионов создаются птицей только при совершении время от времени ряда действий и телодвижений — переворачивание яиц клювом, привставание и перемена ориентации тела, затенение кладки при слишком большом увеличении температуры воздуха и т.п. (Drent, 1975). В отношении таких стереотипных действий вьюрковые ничем не отличаются от других птиц.

Продолжительность однократного периода насиживания в течение суток значительно варьирует, увеличиваясь к концу насиживания, поскольку в это время эмбрионы более чувствительны к длительному охлаждению. У зяблика в Восточной Прибалтике средняя продолжительность однократного отсутствия самки на гнезде колебалась от 13,3 минут в начале до 7,2 минут в конце периода насиживания (Ильина, 1982б). Как было отмечено выше, насиживающих самок у видов подсемейства *Carduelinae*, в отличие от зябликов, частично или весь период кормит самец, вследствие чего у них общее время пребывания самки на кладке больше, чем у зябликов. Так, по данным обзора (Newton, 1972) самки щегла и американского чижа находятся на гнезде с кладкой до 98% всего времени инкубационного периода, и периоды однократного насиживания достигают у разных вьюрковых этого подсемейства двух часов, а у коноплянки даже пяти часов. У гималайского горного вьюрка и обыкновенной чечевицы на Тянь-Шане период непрерывного насиживания может продолжаться 4 часа (Ковшарь, 1979). У желтошапочной эуфонии самка находится на кладке до 77% всего времени инкубации, с периодами отсутствия от 5 до 12, в среднем 9 минут (Skutch, 1954). По наблюдениям за двумя гнездами шура время насиживания составляло 73–75% от времени дневной активности самки при продолжительности однократного насиживания от 19 до 79 минут, а суммарное количество отлучек было в среднем 3,5 часа (Баккал, 2012). Таким образом, доля времени насиживания кладки от всего времени инкубационного периода составляет у вьюрковых подсемейств щеглиных и эуфоний 75–98%.

Хотя кормление самцом насиживающей самки у видов подсемейства щеглиных — обычное явление, подтверждаемое многочисленными наблюдениями на

разных видах, индивидуальные различия самцов в этом отношении очень велики, и некоторые самки вынуждены оставлять кладку на более продолжительное время, чем другие. С другой стороны, кормление самцом насиживающей самки бывает и в подсемействе Fringillinae, например, у юрка (Рыжановский, 2010; вкл. 25). По данным наблюдений на Белом море, самка юрка отсутствовала на гнезде 5,2 часа из 17 часов дневной активности, с покиданием гнезда в среднем на 4,9 минут и однократным насиживанием в среднем в течение 19,1 минут. При этом по мере увеличения величины кладки самки снижали затраты времени на добытие корма, а количество приносимой самцами пищи увеличивалось. Кроме того, частота кормления самцом насиживающей самки увеличивалась при снижении температуры воздуха (Баккал, 2011).

Сопоставляя все эти данные с общим количеством дней насиживания (табл. 7), можно утверждать, что различия между режимом инкубации у зяблика и вьюрковых подсемейства щеглиных никак не сказались на увеличении общей продолжительности инкубации у зяблика. Причины этого, видимо, требуют специального изучения.

5.2.10. Вылупление и птенцовые признаки вьюрковых

Процесс вылупления птенцов воробьиных птиц из одной кладки происходит в течение нескольких часов после проклёвывания скорлупы и редко затягивается более чем на сутки. У клестов и чечеток, в случае откладывания яиц в холодное время года, самка начинает постоянно насиживать с первого яйца, что приводит к очень растянутому периоду вылупления, до нескольких суток, а это, как считается, определяет разновозрастность птенцов и гибель младших при скудных пищевых условиях (Newton, 1972). Однако у клеста-еловика в горах Тянь-Шаня, где размножение проходит не в холодное время года, а в конце лета, насиживание также начинается с первого яйца и вылупление также растягивается на 3–4 дня (Корелов и др., 1974). Возможно, это свидетельствует о том, что его предковые формы всегда размножались в холодный период года. У зяблика насиживание начинается после откладки последнего яйца и вылупление происходит в течение 1–2 суток, в среднем 1,15 суток (Ильина, 1982б). У юрка в 9 гнездах вылупление произошло за одни сутки, но в двух гнездах оно растянулось на трое и четверо суток (Рыжановский, 2010).

Яйцевой «зуб», т.е. твердое утолщение белого или серого цвета для разбивания скорлупы в процессе вылупления, у многих вьюрковых, в частности, у чечевиц, коноплянки и зеленушки отпадает на 6–8-й день после вылупления. Цвет кожи вылупившихся птенцов вьюрковых обычно красноватый или розоватый, со следующими оттенками: телесно-розовый у горных вьюрков, бледно-телесный у красношапочного вьюрка, фиолетово-розовый у урагуса, буровато-желтовато-серый у арчового дубоноса, буровато-желтовато-розовый у большого черноголового дубоноса и желтовато-бурый у малого черноголового дубоноса (Нейфельдт,

1970). Скорлупа, остающаяся в гнезде после вылупления, обычно выносятся самкой за пределы гнезда, или же съедается.

Окраска ротовой полости птенцов вьюрковых варьирует в пределах розового, красного, малинового и фиолетового цвета. У снегиря и обыкновенного дубоноса может быть разноцветной — красной с фиолетовыми и голубоватыми частями (вкл. 30). По обзору И.А. Нейфельдт (1970), у красношапочного вьюрка цвет ротовой полости и языка светло-розовый, у китайской зеленушки — малиново-красный, у гималайского горного вьюрка — малиновый, у арчовой чечевицы и большого черноголового дубоноса — малиново-фиолетовый, у малого черноголового дубоноса и урагуса — розово-фиолетовый, а у арчового дубоноса — фиолетовый. В описании птенцов вечернего дубоноса цвет ротовой полости описан как фиолетово-карминный (Austin, 1968). Клювные валики, т.е. боковые выросты клюва птенца у зяблика широкие, а у чечётки, чижа и щегла маленькие и ограничены только углами рта (вкл. 30). Эти различия, по мнению А.С. Мальчевского (1959), связаны с птенцовым питанием: насекомоядностью птенцов зяблика и смешанной диетой, а иногда и преимущественной растительностью других видов, поскольку всем насекомоядным птенцам свойственна гораздо более выраженная широкоротость. Однако по данным Нейфельдт (1970) клювные валики птенцов по своим размерам довольно широко варьируют у разных вьюрковых безотносительно степени их насекомоядности.

Хорошо известно, что тело птенцов после вылупления у разных видов воробьиных птиц выглядит по-разному: или совершенно голое, или же покрыто пухом на пуховых птерилиях. Неоднократные попытки связать такие различия с гнездованием в дуплах или же в открытых гнездах и объяснить опушенность теплоизолирующими свойствами пуха не подтвердились при сравнении характера гнездования и наличия опушенности у 132 европейских видов. По-видимому опушенность птенцов — признак, постепенно теряющий своё значение для организма и существующий в силу исторических причин (Мальчевский, 1959). Действительно, постоянное обогревание самкой, а иногда и самцом, как голых, так и опушенных птенцов в первые дни после вылупления — непереносимое поведение самых разных видов, поскольку при отсутствии взрослой птицы на гнезде в этот период птенцы погибают от переохлаждения. Например, у гималайского горного вьюрка разные самки тратили на обогрев птенцов в возрасте от дня вылупления до двух суток 46–69%, с 5-дневными птенцами 17–18% всего утреннего времени, а 8-дневных птенцов не обогревали (Ковшарь, 1979).

Несмотря на существование некоторой индивидуальной изменчивости в степени опушения, у всех европейских видов вьюрковых эмбриональный пух густой (вкл. 30), с максимальной длиной пушинок 12–14 мм, и расположен на одних и тех же птерилиях (Мальчевский, 1959). Окраска пуха или серая разной интенсивности окраски — у зяблика, зеленушки, чечётки, клеста-еловика, клеста-сосновика, чижа, коноплянки, снегиря, щура, обыкновенной чечевицы, урагуса, или же светлая, почти белая — у обыкновенного и малого черноголового дубоносов,

шегла и юрка, горных вьюрков. По данным И.А. Нейфельдт (1970), у 22 видов вьюрковых эмбриональный пух есть на следующих птерилиях: надглазничные, затылочная, спинная, плечевые, локтевые, бедренные и голенные. Пух на глазных птерилиях есть только у зяблика, юрка и клеста-еловика, а на брюшных птерилиях — у всех видов, кроме горных вьюрков, монгольского пустынного снегиря и арчового дубоноса. Различий в характере опушенности птенцов между подвидами не отмечено. Уточненные подробные данные для 47 видов вьюрковых приведены в монографии В.Ю. Ильяшенко (2015), где предлагается у птенцов воробьиных выделять 47 пуховых птерилий.

5.2.11. Выкармливание птенцов и их развитие

Забота о птенцах у певчих птиц составляет важнейший компонент размножения и требует самого высокого энергетического вклада родителей в очень короткий период времени. В эволюционном плане становление цены размножения может затрагивать и уровень выживаемости взрослых. В отношении эффективности размножения птенцовый период особенно значим, поскольку и при нахождении в гнезде, и сразу после его оставления птенцы крайне уязвимы и представляют легкую добычу для хищников.

Кормление птенцов вьюрковых начинается в первый день их постэмбрионального существования, сразу после вылупления. Сведения о составе пищи, получаемой птенцами разных видов, приведены в главе 3. Большинство вьюрковых подсемейства *Carduelinae*, как указывалось выше, в отличие от зяблика и юрка с полностью насекомоядной диетой птенцов, кормят их смешанной пищей или же почти полностью растительной. Они собирают корм далеко от гнезда, набивают им свою ротовую полость или же подъязычные мешки (см. раздел 2.3) и по прилете к гнезду отрывают его в открытые клювы птенцов. Вся передаваемая масса корма смочена слюной, что облегчает прохождение её по пищеводу птенцов, хотя пищевой комок на некоторое время задерживается, что выглядит как раздувшаяся часть шеи желтоватого цвета. Птенцы испражняются сразу же после получения корма. Фекальные капсулы птенцов или выносятся родителями за пределы гнезда, или съедаются. У тех клестов, которые размножаются в зимнее время, птенцы обычно испражняются на край гнезда, где фекалии ввиду низкой температуры воздуха замерзают и, накапливаясь, постепенно образуют светлую надстройку на краях гнезда.

Самцы вьюрковых участвуют наряду с самкой в выкармливании птенцов, но степень их участия индивидуально различается. У зяблика в Прибалтике самец приступает к кормлению птенцов только на следующий день после вылупления и первые несколько дней кормит реже, чем самка, а в двадцати поздних выводках самцы принимали участие в выкармливании только в десяти из них (Ильина, 1982б). В двух выводках арчовой чечевицы самцы не принимали участия в выкармливании птенцов, в отличие от всех других гнезд, где они и кормили, и вы-

носили фекальные капсулы (Ковшарь, 1979). У щура, при различных вариантах кормления (самец отдает корм самке, которая кормит птенцов, кормит сам, или же оба кормят одновременно), доля участия самца при птенцах в возрасте 7–15 дней составила 51–53% (Баккал, 2012). У красной гавайской цветочницы самец во время насиживания кормит самку, а затем и птенцов, и его доля кормежек составляет 57% (Vanderwerf, 1998). В большинстве гнезд снегирей на Белом море самка в первые после вылупления дни летала за кормом реже, чем самец, поскольку больше половины суток обогревала птенцов, но с 6-дневного возраста птенцов самец и самка приносили корм с одинаковой частотой, в среднем 2,8 раза за 1 час (Шутова, Ладыжев, 2009), при этом обычно появлялись у гнезда вместе (вкл. 25). Такое же поведение совместного кормления наблюдали и у снегирей в Северной Осетии: за 13 часов самец и самка 42 раза прилетели с кормом к семидневным птенцам (Комарова, Комаров, 1990).

Общее количество прилетов родителей к гнезду с кормом значительно варьирует у разных видов вьюрковых, что зависит и от состава пищи для птенцов, и от дальности мест её сбора, и от возраста птенцов. Так, у зеленого органиста (синеспинной хлорофонии), кормящей птенцов отрываемой кашицей из плодов и незрелых семян, частота прилетов к гнезду в среднем составила 3,5 за час (Freeman et al., 2012), у арчового дубоноса при выкармливании арчовыми семенами 2–4 раза в час, а у гималайского горного вьюрка в среднем 2 раза в час (Ковшарь, 1979). Интервалы между кормлениями птенцов вечернего дубоноса смешанной пищей с преобладанием насекомых составляли от 7 до 97, в среднем 24 минуты, а всего за светлое время суток было 34 кормовых прилета обеих членов пары (Austin, 1968).

Интервалы между кормовыми прилетами к гнезду клеста-еловика в южной Якутии составляли в разные дни от 19 до 200 минут, в среднем за сутки было 15 посещений и после каждого из них пищеводы трех птенцов в возрасте нескольких дней были туго набиты очищенными семенами лиственницы. При этом ночью температура воздуха опускалась до -12° , но самка на гнезде не ночевала (Меженный, 1979). В первые дни после вылупления птенцов кормит самка, получая пищу от самца, прилетающего с кормом каждые 20–25 минут (Терновский, 1954; Мальчевский, Пукинский, 1983). Совсем другие интервалы прилета самца указаны для клестов возле Кандалакши: самцы всех видов клестов кормят насиживающих самок в среднем только 7 раз в сутки, отрывая в её клюв комки слипшихся семян (вкл. 25), а самка, привставая в гнезде, в свою очередь отрываяет семена поочередно каждому птенцу (Коханов, Гаев, 1970). Таким же образом происходило кормление самкой птенцов урагуса, когда самец отрывал ей принесенный корм, хотя частота прилетов с кормом, состоящим в основном из насекомых, была несравненно выше — через каждые 25–27 минут в течение всех дней выкармливания (Винтер, 1976). У зяблика, выкармливающего птенцов только насекомыми, количество прилетов к гнезду с кормом за сутки увеличивается с возрастом птенцов от 11 в день вылупления до 183 к 9-дневным птенцам (Ильина, 1982б), т.е.

возрастает в 17 раз, тогда как у шура это возрастание было не более чем в два раза (Баккал, 2012).

Данные из сводной таблицы по общему дневному количеству порций корма, получаемого птенцами в гнезде у 16 видов вьюрковых птиц (Баккал, 2012) позволяют прийти к заключению, что у вьюрковых подсемейства *Carduelinae* (приведены виды из триб *Pyrrhulini*, *Cardopodacini* и *Carduelini*) это количество в общем среднем составляет 40, а у подсемейства *Fringillinae* (зяблик и юрок) — 156, т.е. в 4 раза больше. Следовательно, различия в частоте кормления птенцов между видами из этих подсемейств действительно весьма значимы и определяются указанными выше причинами.

В первые дни после вылупления птенцы большинства вьюрковых птиц почти не издают звуков и малоподвижны. Последовательные этапы их развития характеризуются постепенным увеличением массы тела, ростом перьев, открытием слуховых проходов и глаз. У разных видов уши и глаза птенцов открываются в разном возрасте. Показатели развития птенцов европейских вьюрковых можно представить следующим образом, где указан возраст в днях после дня вылупления (Мальчевский, 1959):

открываются слуховые проходы — 3–4 (дубонос), 4 (зяблик), 5–6 (щегол, зеленушка);

приоткрываются глаза — 4 (зяблик), 4–5 (дубонос, щегол, зеленушка, коноплянка);

раскрываются трубочки маховых перьев — 6–7 (зяблик, дубонос), 8 (щегол, зеленушка);

раскрываются трубочки рулевых перьев — 8 (зяблик), 8–9 (зеленушка), 9 (дубонос).

К этому можно добавить данные по урагусу, у которого глаза открываются на 4-й день, а слуховые проходы — на 5-й день (Винтер, 1976), по малому черноголовому дубоносу: на 2-й день обозначаются щели глаз, на 3-й день открываются слуховые проходы, на 7-й день разворачиваются опахала первостепенных маховых и рулевых (Нейфельдт, 1960), по краснокрылому чечевичику: на 5-й день появляются щелки глаз, на 6-й день пеньки маховых отрастают на 4–5 мм, а на 10-й день они разворачиваются (Ковшарь, 1966) и по обыкновенной чечевице: на 3–7-й день, в среднем на 4-й, открываются слуховые проходы и приоткрываются глаза, на 8–11-й день разворачиваются опахала маховых (Ирисова, Ирисов, 1997). Рулевые перья развиваются медленнее по сравнению с маховыми перьями, поэтому даже у неплохо летающих слётков хвост долгое время остается коротким. Нормальное оставление гнезда птенцами вьюрковых происходит у разных видов в возрасте от 10 до 24 дней (табл. 7), но у большинства видов способность к полёту с набором высоты слётки приобретают уже в возрасте 14–16 дней. Продолжительность выкармливания слётков после оставления ими гнезда весьма различна у разных видов. Наиболее длительно это происходит у клестов, поскольку формирование перекрещивающихся концов клюва у молодых, хотя первые признаки

этого можно видеть у птенцов уже в возрасте 14 дней, окончательно происходит лишь к возрасту 50 дней, и только с этого возраста они способны питаться семенами шишек самостоятельно (Терновский, 1954; Мальчевский, Пукинский, 1983).

5.2.12. Результативность размножения

Результативность (успешность, или эффективность) размножения птиц наиболее часто понимается как доля выживших птенцов в момент их выхода из гнезд к количеству отложенных яиц, хотя правильнее, но практически гораздо сложнее было бы определять эту результативность по соотношению молодых и взрослых птиц в популяции после окончания периода размножения. По данным существующих обзоров (Lack, 1954; Ricklefs, 1969; Skutch, 1985; Паевский, 1985a) в умеренном зональном поясе Европы и Америки эффективность гнездования птенцовых птиц колеблется от 45 до 75, в среднем 54%, при этом у открытогнездящихся 47%, у дуплогнездников 66%. Успешность гнездования в тропических лесах ниже, по данным о 46 видах составляет от 12 до 73%.

Основная причина гибели потомства певчих птиц, начиная с кладки яиц, — хищничество. Гибель яиц и птенцов от самых разнообразных хищников составляет до 80% от всех регистрируемых потерь (Lack, 1954; Мальчевский, 1959; Ricklefs, 1969; Ковшарь, 1981; Паевский, 1982b). Уязвимыми моментами для большинства видов вьюрковых с открытыми чашеобразными гнездами являются отсутствие самки на гнезде с кладкой или птенцами и прилет с кормом к птенцам, издающим при этом просящие звуки. В Евразии один из наиболее многочисленных разорителей гнезд вьюрковых — ворона. Её хищническая деятельность проявляется почти на всем протяжении ареалов вьюрковых. В Финской Лапландии ею и сорокой были разорены 66% гнезд обыкновенной чечётки (Hilden, 1969). В Подмосковье при высокой численности щегла, зеленушки и коноплянки успешность их размножения составляла 38–59%, а при значительном сокращении численности возросла до 59–67%, что объяснялось тем, что при меньшей плотности гнездования урон от серой вороны, который в среднем доходил до 30%, сократился (Шурупов, 1986). Нечто подобное было отмечено и у зяблика и коноплянки в Псковской области: в годы низкой плотности гнездования успешность гнездования была гораздо выше, чем в годы высокой плотности (Урядова, 1998). Основной причиной гибели кладок (>90%) и выводков (80%) зяблика в Липецкой обл. — хищничество кунных, кошек и врановых, в результате чего успешность размножения была на 55% ниже среднеареальной (Сарычев, Можарова, 2001). Значительное падение численности малого черноголового дубоноса связано с мощным ростом популяций врановых птиц, особенно сороки (Назаренко и др., 2001).

Погодные условия в некоторые годы во время размножения, особенно в северных местообитаниях, могут приводить к значительным потерям яиц и птенцов. В Мурманской области при преобладании летом сильного ветра (так

называемой «моряны») температура воздуха резко понижается, в связи с чем сокращается обилие и доступность корма, птенцы теряют в весе и погибают. В этих условиях у вьюрковых чаще всего гибнет потомство не только юрков, выкармливающих птенцов животной пищей, но и чечеток, кормящих птенцов смешанным кормом. У юрка в такой год вылетело лишь 2 слетка из 33 находившихся под наблюдением отложенных яиц, а у чечётки в поздних выводках смертность составила 60% (Кищинский, 1960). У зяблика в Прибалтике в один из сезонов после затяжного, в течение 24 часов, дождя обнаружено 6 мертвых выводков в возрасте от 4 до 7 суток (Паевский, 1982б).

Частичная эмбриональная смертность, т.е. гибель зародыша в некоторых яйцах из кладки, составляет небольшую долю от всех потерь яиц и птенцов. У обыкновенной чечевицы в Прибалтике эта доля, включающая также и неоплодотворенные яйца, составила 6%, а у зяблика 11% (Паевский, 1985а). Обзор данных по 155 исследованиям вылупляемости яиц у 113 видов птиц разных систематических групп дает среднюю величину 9,4% невылупившихся яиц (Koenig, 1982).

Гибель потомства вьюрковых от гнездового паразитизма также невелика, поскольку у многих их видов при значительной семеноядности вьюрковых птенцы паразитов (кукушки, воловьей птицы) не выживают. Среди видов вьюрковых на территории бывшего СССР яйца и птенцов обыкновенной кукушки находили следующее количество раз: зяблик — 51, обыкновенная чечевица — 20, юрок — 19, обыкновенная коноплянка — 10, обыкновенная зеленушка — 5, черноголовый щегол — 4, обыкновенная чечётка — 4, обыкновенный дубонос — 2, урагус — 2, и по одному разу у чижа, седоголового щегла, сибирской чечевицы, обыкновенного снегиря, большого черноголового и арчового дубоноса. При этом на Северо-Западе России зяблик может быть назван среди основных, а юрок — среди локальных воспитателей кукушки (Нумеров, 2003а).

На домовом вьюрке было выяснено, что успешность размножения была выше у самцов с более ярким оперением, более длиннокрылых и с более длинным клювом, однако годовая выживаемость была выше у самцов с более короткими крыльями и более узким клювом. У самок отбор в этом направлении поддерживал птиц с относительно более коротким крылом и более длинной цевкой и большим весом. Следовательно, отбор воздействует на некоторые признаки у самцов в противоположном направлении по сравнению с самками, благоприятствуя половому диморфизму (Badyaev, Martin, 2000).

Особый интерес представляет успешность размножения у видов редких и находящихся под угрозой вымирания. В последние годы было проведено тщательное изучение не только численности гавайских цветочниц (см. табл. 4), но и результативности их гнездования. Недавнее исследование биологии размножения двух видов, акикики, или пищухи Кауаи, и акекее (акепа Кауаи), которых в 2010 г. признали видами, находящимися в опасности из-за снижения популяционной численности, показало, что успешность их гнездования была довольно высокой (0,77 и 0,71, соответственно), поэтому снижение численности было вызвано

какой-то неизвестной причиной (Hammond et al., 2015). Ранее, на 13 видах установлено, что успешность размножения, понимаемая как доля выживших гнезд, т.е. тех, из которых вылетел хотя бы один слётток, колебалась от 19% у ииви (черно-алой цветочницы) и 25% у палилы и гавайской цветочницы до 59% у апапане (огненной гавайской цветочницы) и 68% у акохекохе (хохлатой гавайской цветочницы), составляя в среднем 42%. Общая продуктивность размножения, выраженная в среднем количестве молодых, производимых парой птиц за год, учитывая повторные и нормальные вторые кладки за сезон, варьировала у 13 видов от 1,28 до 1,80. Несмотря на длительный сезон размножения, продуктивность ограничена небольшим размером кладок, длительным периодом развития и в целом низкой успешностью размножения (Ralph, Fancy, 1995; Pratt et al., 2009). Было выяснено также, что уровень успешности размножения ряда видов гавайских цветочниц положительно коррелировал с высотой расположения гнезд. В связи с этим можно упомянуть, что изучение успешности размножения зяблика в восточной Прибалтике за 1959–1987 гг. показало зависимость успешности гнездования от расположения гнезд: при постепенном переходе изучаемой популяции от гнездования на берегах к гнездованию на подрастающих соснах средняя высота расположения гнезд сначала уменьшилась, а затем с ростом сосен увеличилась, и при этом успешность размножения достоверно снизилась (Паевский, 1992).

5.2.13. Гибридизация вьюрковых

Межвидовая гибридизация у птиц возможна примерно между 10% всех видов мировой фауны. Орнитологи обычно довольно легко определяют межвидовые гибриды, поскольку характерные признаки разных видов у гибрида первого поколения видны довольно четко, хотя в случае гибридов-самок это и бывает иногда затруднительно. Если какие-либо признаки наблюдаемой птицы не подходят по описанию никакому из известных видов, можно заподозрить гибридное происхождение. В природе более обычны гибриды между близкородственными видами в зонах перекрытия ареалов и у сестринских видов с известными филогенетическими кладограммами по молекулярным данным (Gholamhosseini et al., 2013). Однако даже виды, изолированные в течение миллионов лет, могут давать жизнеспособных и способных к размножению гибридов. Например, южноамериканский красный чиж даёт частично фертильных потомков с такими видами Старого Света, как канарейка и обыкновенный чиж, и этому не препятствует изоляция Южной Америки от Европы и Африки в течение ста миллионов лет (McCarthy, 2006). По-видимому, общий предок этих видов был способен преодолеть этот физический барьер (см. раздел 1.1.8).

Большинство свидетельств о гибридах между видами вьюрковых приходит о птицах, содержащихся в неволе (вкл. 32). В специальной монографии (McCarthy, 2006) приведены все известные на сегодняшний день случаи гибридизации, в ряде случаев — с указанием о жизнеспособности гибридов. Наибольшее коли-

чество гибридов получено от скрещивания домашней канарейки (чаще самок) с вьюрковыми (47 видов) и с птицами из других систематических групп (21 вид). Многие гибридные эмбрионы погибают еще в яйце, но и у вылупившихся птенцов аномалии бывают столь частыми, что резко снижают их шансы выжить до возраста половозрелости. Гибриды весьма различны и в своей жизнеспособности, и по своему внешнему облику. Наиболее красивым оперением отличаются гибриды разных вьюрковых с канарейками красного цвета оперения, однако самцы вьюрковых чаще всего склоняются к образованию брачной пары с самками канарейки серо-зеленых оттенков оперения. Хотя любители комнатного птицеводства чаще всего гибридную пару составляют из самки канарейки и самца дикого вида, иногда вполне успешно гнездятся с канарами самки зеленушек, чижей, коноплянок и снегирей. Гибриды канареек с чижом, щеглом и коноплянкой приятны своей внешностью, живостью характера и отличным пением. Труднее всего образовать пару и получить потомство канарейки с зябликом и юрком, хотя о таких сомнительных гибридах и сообщалось ранее (Gray, 1958).

Суждения о распространенности естественной гибридизации у птиц во многом зависят от полноты наших знаний об отдельных региональных фаунах (Панов, 1989). Основное, что затрудняет в природе возможность гибридизации — репродуктивная изоляция, т.е. разные изолирующие механизмы, и прежде всего, поведенческие. В первую очередь это специфическое видовое брачное поведение (см. раздел 5.2.2). Достоверных случаев обнаружения гибридов вьюрковых птиц в естественной среде обитания немного: обыкновенная коноплянка — с горной коноплянкой, обыкновенной чечёткой, черноголовым щеглом, обыкновенной зеленушкой, чижом и обыкновенным снегирем; обыкновенная чечётка — с пепельной чечёткой, чижом и сосновым чижом; черноголовый щегол — с седоголовым щеглом, канареечным вьюрком, обыкновенной зеленушкой и обыкновенным снегирем; обыкновенная зеленушка — с обыкновенной чечёткой, лимонным вьюрком; черноголовая зеленушка — с китайской зеленушкой; щур — с домовым и пурпурным вьюрком; американский горный вьюрок — с черным горным вьюрком; клёст-еловик — с белокрылым клестом и клестом-сосновиком (Панов, 1989; McCarthy, 2006), зяблик — с юрком (Паевский, 19706; Балацкий, 1992; McCarthy, 2006; вкл. 32), клёст-еловик — с сосновым чижом (Tallman, Zusi, 1984), белокрылый клёст — с обыкновенной чечёткой (Ляхов, Носков, 2012 ; вкл. 32).

Глава 6. СЕЗОННЫЕ ПЕРЕДВИЖЕНИЯ ВЬЮРКОВЫХ

6.1. Передвижения в гнездовой и послегнездовой период

У некоторых вьюрковых после разорения гнезд, а иногда и после успешного гнездования, птицы предпринимают передвижения в пределах своего региона размножения, и повторное гнездование осуществляется в новом месте. На Куршской косе Балтийского моря автору с коллегами в летнее время иногда приходилось ловить перемещающихся вместе самку и самца обыкновенных дубоносов с признаками недавнего размножения — наседным пятном у самки и увеличенным клоакальным выступом самца, причем в пределах ближайшей территории дубоносы никогда не гнездились. В Воронежской обл. однажды отмечено появление большого количества щеглов в конце июня, которые держались небольшими стайками вместе с молодыми рождения данного года, а также парами, приступившими к гнездованию (Мальчевский, 1959).

Все передвижения и молодых, и взрослых птиц после окончания размножения обычно называют послегнездовыми кочевками. Активность молодых в этот период приводит к их расселению. Кочевая форма передвижений характерна именно для семяядных вьюрковых, и для многих из них кочевки могут рассматриваться как совершенная форма миграционной активности (Носков, Рымкевич, 2005, 2008). Передвижения вьюрковых в виде дальних и направленных кочевок в середине лета особенно характерны для обыкновенного чижа, клеста-еловика, а в некоторых областях и для чечёток.

Передвижения обыкновенного чижа, зависящие от кормовых условий, весьма изменчивы по своим срокам и массовости. Явление летней миграции чижа обсуждалось неоднократно (Паевский, 1970а, 2008; Payevsky, 1994; Newton, 2003а; Носков, Рымкевич, 2005; Шаповал и др., 2006). В восточной Прибалтике их перелеты иногда происходят в южном направлении, но чаще всего — в северном. При этом наиболее характерным, по данным отлова, является одновременное присутствие в стаях и взрослых самок с наседными пятнами (в некоторые годы — до 90% таких самок), и молодых птиц в ювенильном оперении. Это свидетельствует о том, что после весеннего размножения в горах Южной Европы популяции чижей летят на север и, по всей вероятности, могут размножаться повторно в более северных широтах. По данным отлова, в таких стаях среди взрослых количественно преобладают годовалые особи и самцы (Паевский, 2008), и такое же соотношение возраста и пола отмечено и в весенних стаях чижей в юго-восточном Приладожье (Иовченко, Носков, 1983).

Похожее на чижа поведение известно также у обыкновенных и пепельных (тундряных) чечёток, демонстрирующих отсутствие связи с гнездовым районом и в тундрах Кольского полуострова, и на Ямале, и на Аляске, и даже в Карелии.

Несмотря на наличие вторых кладок в том же самом месте в некоторых областях (Трой, Shields, 1979; Алексеева, 1986), после первого размножения они могут откочёвывать на значительные расстояния, где гнездятся снова (Hilden, 1969; Хохлова, Морошенко, 1976; Михайлов, 1984). По-видимому, такое поведение связано в первую очередь с поиском наиболее благоприятных мест для повторного размножения, если первое по каким-то причинам перестало удовлетворять птиц. При весеннем отлове мигрирующих чечёток и юрков возле г. Лабытнанги регулярно отлавливались самки с наседными пятнами, доля которых у юрка в среднем составляла 8%, но в некоторые годы доходила до 30–40%, а у чечётки — в среднем 3%, но в один год — 90%. Из возможных объяснений такого явления наиболее реально локальное критическое ухудшение погоды, вынуждающее бросить гнезда и улететь в другое место для повторного гнездования (Рыжановский, 2008).

Сразу же после вылета из гнезд птенцы вьюрковых обычно рассредотачиваются хаотически, но поведение родителей чаще всего направлено на собирание их вместе. Однако по результатам длительных наблюдений на юге Мурманской обл. слётки юрка распределились вокруг гнезда в радиусе до 25 м и в последующие 10 дней не поддерживали друг с другом никакой связи. Первые три дня их перемещения были незначительны, до 15 м в час, но в последующие дни скорость при следовании за родителями возросла до 60 м за час. С 10-го дня после вылета они активно преследовали родителей при скорости до 600 м за час, достигая порой 1,5 км в час (Гаврило, 1986). Слётки зяблика в первые 2–4 дня тоже перемещаются мало, иногда просиживая на одной ветке по несколько часов. В дальнейшем при передвижениях радиусом до 200 м и более они стремятся к местам с хорошими укрытиями. Родители водят птенцов до приблизительно 4-недельного возраста, хотя начиная с 18–19-суточного возраста слётки делают попытки кормиться самостоятельно (Ильина, 1982б).

После окончания родительской опеки над слётками молодые птицы обычно разлетаются по территории в разных направлениях и на разное расстояние. К этому сроку у них завершается рост перьев, маховые освобождаются от роговых чехлов. Пост-ювенильная линька вьюрковых начинается при этом обычно не ранее чем через несколько недель (см. раздел 2.4.2). За это время молодые птицы осуществляют процесс дисперсии и импринтинга территории, на которую, в случае выживания, вернутся следующей весной (см. раздел 5.2.1). Передвижения птиц в этот период очень трудны для наблюдений. Наиболее достоверны в этом отношении данные, полученные путем отлова молодых птиц, окольцованных ранее на гнездах. Молодые зяблики в южной Карелии за одно и то же время перемещались на разное расстояние от гнезда — от 50 до 1000 м, при этом количество останавливающихся птиц в благоприятных местах достоверно увеличивалось в дождливую и холодную погоду, но не обнаружено связи между возрастом и дальностью перемещений (Артемьев, 1988). У зяблика в южной Прибалтике получена сходная картина. После кольцевания птенцов в гнездах было поймано или обна-

ружено 72 особи. Большинство из них спустя 25–30 дней найдены на расстоянии от 50 до 500 м от гнезда. Некоторые особи задерживались в непосредственной близости от гнезда в течение 40–70 дней после его оставления. Однако другие за это время перелетали на 2, 4 или даже на 20 км в южном направлении (Паевский, 1967). Следовательно, в пределах одной популяции территориальное поведение молодых зябликов было весьма разнообразным.

6.2. Инвазии

Основная пища некоторых видов птиц год от года значительно варьирует в обилии в разных областях. Птицы, зависящие от таких спорадических ресурсов, вынуждены перелетать в пределах своего ареала в разные годы в разных направлениях, что принимает иногда характер массовых нашествий, называемых инвазиями. Чаще всего инвазии наблюдаются только в одной части ареала вида, и в основном не ежегодно. К таким инвазионным, или номадным видам, среди вьюрковых относятся прежде всего клесты (в первую очередь еловик, а также в меньшей степени сосновик и белокрылый), а также щур, вечерний дубонос, пурпурный вьюрок, сосновый чиж, обыкновенный чиж, обыкновенная и пепельная чечётка, обыкновенный снегирь и юрок (Newton, 2006).

У клестов, прежде всего у клеста-еловика, регулярно и часто происходят летние инвазионные передвижения. Причиной инвазий, по мнению большинства орнитологов, является недостаток пищи при увеличившейся численности после успешного размножения и нерегулярность урожаев, а также одновременность созревания основного вида пищи — семян ели. Клесты при таких перелетах находят места с обильным плодоношением ели и оседая, приступают или к размножению, или к линьке, в зависимости от предыдущих периодов своего годового цикла. Расстояния между последовательными местами размножения могут достигать тысячи и более километров. Поскольку территории с обильным урожаем шишек меняются в разные годы, как в северных, так и в южных регионах в пределах ареала, летние миграции тоже протекают с разной дальностью и направлением (Шульпин, 1939; Шукуров, 1986; Нанкинов, 2013б), хотя в большинстве случаев клесты летят в южном или юго-западном направлении, иногда на огромные расстояния, долетая до Средиземного моря. В таких передвижениях участвуют и взрослые, и молодые птицы данного года рождения (Паевский, 1985а, 2008; Newton, 2003, 2008; Носков, Рымкевич, 2005). Размер отдельных стай клестов бывает разным, но даже при массовых инвазиях он не бывает очень большим. Например, по сорокалетним данным наблюдений в Окском заповеднике средний размер стаи в течение года не превышал 20 особей (Сапетина, 2009). Существует и мнение о том, что перелеты северных популяций клестов — такие же регулярные миграции, как и у других птиц, но отличающиеся лишь тем, что в зависимости от успешности размножения миграция может начинаться и летом (Нанкинов, 2013б).

Цикличности в таких массовых передвижениях не обнаружено, иногда они бывают два и даже три года подряд, а иногда интервал между ними достигает в ряде мест более 10 лет. Как следует из подробного обзора образа жизни клеста-еловика (Нанкинов, 2013б), инвазии еловика отмечали в Британии уже с XIII века: в 1251, 1593, 1757 и 1791 гг. Всего в разных местах Европы, начиная с 1907 по 2009 г., было зарегистрировано 74 инвазии. В Ленинградской области на протяжении 1945/46–1980/81 гг. лет налёты еловиков регистрировались 17 раз, а в 7 случаях инвазии были особенно массовыми, но при этом клёст-сосновик оставался немногочисленным видом (Мальчевский, Пукинский 1983). В восточной Прибалтике, по наблюдениям на Куршской косе, инвазии еловика происходили в 1959, 1962, 1963, 1966, 1983, 1990, 1993, 2002, 2004, 2005, 2006, 2008, 2009, 2010, 2013 гг. Одна из самых крупных и продолжительных инвазий еловика была в Европе в 1962 г. В восточной Прибалтике она началась в июне и отмечалась до ноября (Паевский, 1971), а в Бельгии продолжалась даже до июня 1963 г.

Все формы чечеток ведут на пространствах своих ареалов в разные сезоны года кочевой и блуждающий, а часто и инвазионный тип передвижений, когда внезапно появляются большими стаями и через некоторое время исчезают (см. также разделы 5.2.1, 6.3.1). Количество особей в их стаях достигает двух сотен, и, например, в Архангельской области в сентябре за 1 час 20 минут было зарегистрировано передвижение более тысячи птиц (Плешак, 2001).

Обыкновенный снегирь в разные годы ведет разный зимний образ жизни, в большинстве случаев — блуждающий (см. ниже, раздел 6.3.1), но иногда его массовые передвижения принимают характер инвазии. Вторжение снегирей на Британские острова с середины октября с пиком в начале ноября 1994 г. было самым массовым за все годы наблюдений. Около 70% птиц были молодыми, рождения данного года; обследование и измерение показало, что эти птицы принадлежали северным популяциям (Riddington, Ward, 1998). Инвазию снегирей осенью 2004 г. в Западную Европу тоже отличало присутствие больших количеств птиц из северных популяций, что дало основание полагать дефицит пищи в их нормальном зимнем ареале (Fox, 2006).

Массовое вторжение в г. Магадан в декабре 2012 г. щуров и обыкновенных снегирей, чего ранее там не наблюдалось, и одновременная инвазия щуров на Камчатке, в Швеции (Дорогой, 2013), в юго-восточном Приморье (Шохрин, 2013), а также массовый налёт щуров в Тюмень зимой 2014/2015 гг. (Митропольский, 2015), свидетельствует по-видимому о том, что при каких-то определенных погодных зимних условиях у вьюрковых возникает необходимость сосредоточения в местах с обычной и доступной пищей. К инвазионным видам причисляют и юрка из-за его массовых нашествий в некоторых регионах Европы с обильным урожаем семян бука — его излюбленным зимним объектом питания (Jenni, 1987), хотя в других местах, например в восточной Прибалтике, он проявляет себя регулярным и типичным мигрантом со стабильными сроками осенних и весенних передвижений (Паевский, 1968). Следует также отметить, что в годы с очень обиль-

ным урожаем рябины юрок остается зимовать в Финляндии, на весь срок зимы, до апреля, при этом численность зимующих самцов значительно больше численности самок (Eriksson, 1970a).

В Северной Америке кочевая зимняя жизнь свойственна многим видам вьюрковых. Помимо клестов, к настоящим кочующим птицам относится и сосновый чиж. Его передвижения в зимний период целиком зависят от степени урожайности сосны, и появление больших стай соснового чижа в любом месте Северной Америки совершенно непредсказуемы. Недавно одну особь впервые зарегистрировали и в Евразии, на мысе Шмидта на Чукотке (Arkhipov et al., 2013). Популяции вечернего дубоноса из штата Мичиган устремляются на зимовку в восточные штаты США. Другие популяции и виды вьюрковых в осенний и зимний периоды широко кочуют в поисках пищи, вторгаясь иногда в некоторые регионы в массовом количестве по типу настоящих инвазий. По данным рождественских учетов в канадской провинции Онтарио за 12 лет, 1974–1985 гг., пять зимних инвазий отмечены у белокрылого клеста, четыре — у вечернего дубоноса, три — у соснового чижа, две — у обыкновенной чечётки, и три — у щура. В некоторые из этих зим вьюрковые во множестве погибали под колесами машин на шоссе, где они собирали песок и соль (Tozer, 1998).

В соответствии с локальным пищевым снабжением плотность размножающихся инвазионных видов в разные годы колеблется, иногда очень значительно, от почти полного отсутствия до сотен и более пар на 100 км². У регулярных мигрантов, окольцованных на гнездовой территории, доля возвратившихся на следующую год может достигать 30% (Newton, 2006), а среди инвазионных эта доля значительно ниже. Например, у юрка в Швеции из 1238 окольцованных взрослых особей в последующие годы поймано только 7 птиц (0,6%) и ни одного из 1806 молодых, несмотря на регулярный отлов (Lindström et al., 2005). Отсутствие филопатрии обнаружено и в популяции юрка на Среднем Енисее (Архипов, 2005).

6.3. Сезонные миграции

6.3.1. Популяционные различия в дальности и характере миграций

Одна из наиболее характерных черт настоящих миграций, в отличие от инвазий и кочевок, — их регулярность: ежегодные перемещения всей или части популяции из ареала размножения в ареал зимнего пребывания и возвращение обратно. Большинство мигрирующих популяций улетают в одни и те же сроки, по одним и тем же направлениям и на те же самые расстояния, с возвращением выживших на те же места размножения (Berthold, 2001). Для мигрантов характерно незадолго до начала собственно миграции приход организма птицы в особое миграционное состояние, проявляющееся в увеличении массы тела и отложении жировых запасов, поведении миграционного беспокойства, образовании особых суточных ритмов пищевого поведения, и в ориентированности передвижения

(Дольник, 1975а). Миграционное состояние у всех видов птиц и возникает, и контролируется на врожденной генетической основе (Berthold, Helbig, 1992).

Многие виды вьюрковых, однако, в зависимости от географического положения района размножения популяции, могут демонстрировать разные виды сезонных перемещений. Передвижение всей или какой-то части особей популяции из ставших неблагоприятными областей в благоприятные дает возможность поддерживать её численность. У частично перелетных видов доля мигрирующих птиц гораздо ниже в тех частях ареала, где зимы менее суровы. В пределах Европы северные и северо-восточные популяции и подвиды перелетны или частично перелетны, а южные и юго-западные — оседлые или кочующие. Например, среди вьюрковых, гнездящихся или зимующих на Британских островах, перелётность в большей степени выражена не у гнездящегося, а у зимующего там зяблика, но также и у гнездящихся там обыкновенной зеленушки, щегла и коноплянки (Siriwardena et al., 2004). Зяблики, прилетающие зимовать на Британских островах, образуют более компактные стаи и держатся в несколько иных биотопах, нежели местные британские зяблики (Newton, 1972). В других частях Европы, особенно на северо-востоке, одни виды вьюрковых, такие как обыкновенная чечевица и зяблик — настоящие мигранты, с обязательными дальними направленными передвижениями. У других, таких как коноплянка и обыкновенный дубонос, северные европейские популяции в основном перелётные, а южные большей частью ведут кочующий образ жизни. Наконец, третьи проявляют либо кочевую форму миграционного передвижения, когда обязательные периоды миграции чередуются с разнонаправленными передвижениями и остановками в зависимости от наличия кормов, либо целиком блуждающую форму двигательной активности, при которой передвижения возникают только при дефиците кормов (Halmos, Csörgö, 1999; Носков, Рымкевич, 2008). Используя эти характеристики, к кочевым видам можно отнести чижа, щегла, обыкновенную и пепельную чечеток, клеста-еловика, а к блуждающим — снегиря и зеленушку. Некоторые, однако, считают чижа и юрка инвазионными видами (Halmos, Csörgö, 1999), тогда как другие характеризуют чижа как вид с индивидуальными различиями в отношении стратегии зимовки — одни кочевые, другие же проявляют верность местам зимовок (Senar et al., 1992). Сроки миграции обыкновенного снегиря, зимующего на территории Украины, сильно варьируют, достигая осенью 2–3, а весной — до 2 месяцев; при этом осенний и весенний перелет происходит разными путями (Грищенко, Серебряков, 1991). А популяции снегиря, мигрирующие через южную Германию, летят в юго-западном направлении и зимуют в южной Франции, возвращаясь весной тем же путем (Bairlein, 1979).

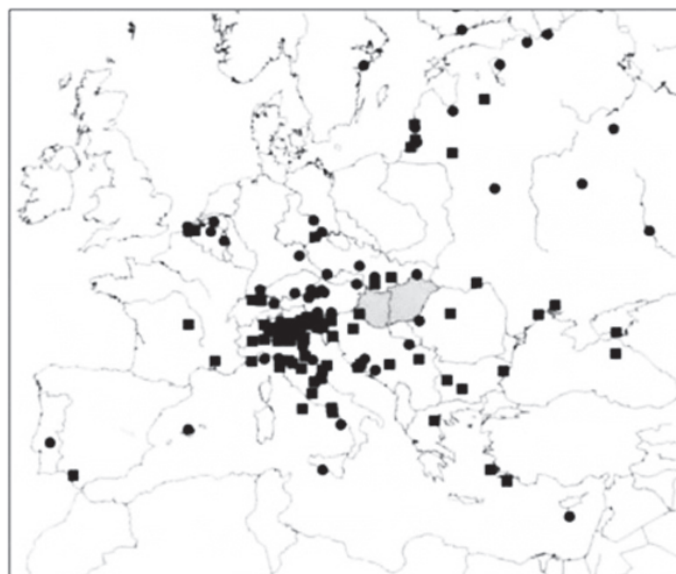
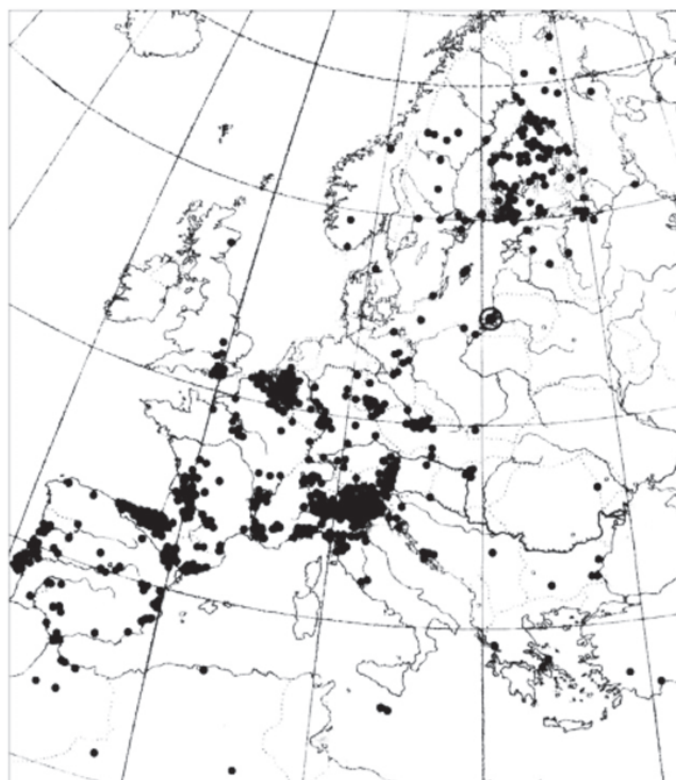
В некоторых частях южной Европы ряд популяций вьюрковых можно отнести и к оседлым птицам. Так, например, среди зимующих в Абхазии зябликов разных подвидов только *Fringilla coelebs coelebs* — настоящий мигрант, тогда как, по крайней мере, часть самцов зяблика местных подвидов *F.c. caucasica* и *F.c. solomkoi* ведут оседлый образ жизни. Пока неизвестно, ежегодно ли эти птицы остаются

зимовать в местах своего размножения и оседлы ли самки абхазских популяций (Рапов, 2003; Панов и др., 2004).

У ряда популяций кочующих видов вьюрковых в высоких и умеренных широтах активные передвижения происходят в течение длительного периода, не только в осенние месяцы, но и на протяжении большей части зимы. Это, по данным из Ленинградской области, характерно для чечёток, чижей, снегирей, щеглов, зеленушек и коноплянок (Носков, 1970; Большаков, 1972). То же самое отмечено и для коноплянок в северной Шотландии. Хотя большинство их там оседлы, но самые северные зимой кочуют, но не более чем на 5 км (Swann et al., 2014). В годы обильного урожая семян березы и ольхи осенняя миграция чижей и чечеток несколько задерживается, а в годы урожая рябины то же самое характерно для снегирей и шуров. В Санкт-Петербурге при обильном урожае кормовых растений в массе зимуют чечётки, клесты, а в теплые и малоснежные зимы в городе остаются щеглы и дубоносы (Храбрый, 2012). По-видимому, длительные остановки, как и сохранение продолжительных передвижений у кочующих видов вьюрковых в зимний период является адаптацией к условиям зимовки в высоких широтах, где кормовые условия весьма изменчивы в разные годы. Сроки весеннего пролета чижа и чечёток в Ленинградской области до некоторой степени определяются расположением зимовок, которые в свою очередь зависят от суровости зимы и кормовых условий сезона (Большаков, 1972). Тем не менее, у некоторых популяций вьюрковых, например, у зеленушки, обнаружена территориальная верность в зимний период (Csörgő, Molnár, 1991), хотя считается, что эта черта вряд ли поддерживается отбором (Yunick, 1983, см. раздел 5.2.1).

В Северной Америке некоторые виды вьюрковых, например, такие, как американский чиж и восточный подвид пурпурного вьюрка *Haemorrhous p. purpureus* летят зимовать в южные штаты США и государства вокруг Мексиканского залива, но западный подвид *H.p. californicus* зимует в южных частях гнездового ареала, а некоторые популяции американского чижа можно зимой встретить и у канадской границы. Широко распространенный домовый вьюрок мигрирует на короткие расстояния в пределах Северной Америки как в широтном, так и в долготном направлении. Некоторые популяции этого вида, ранее перелетные, становятся во многих областях почти оседлыми.

Горные виды вьюрковых совершают вертикальные миграции, что характерно и для евразийских, и для американских птиц. Так, горные вьюрки и шуры, гнездящиеся в Скалистых горах Сев. Америки, спускаются зимой в долины. В горах с влажным климатом и со значительным зимним снеговым покровом (Карпаты, Алтай, Саяны) корм для птиц становится недоступным, и они перелетают в ниже лежащие пояса гор. В горах Средней Азии и Казахстана снеговой покров зимой неравномерен, и часть птиц остается на местах гнездования, другие же, — розовая чечевица, красношапочный вьюрок, спускаются в предгорья или в лесной пояс. Большая часть горных птиц зимуют неподалеку от мест своего гнездования, ведя или оседлый, или кочевой образ жизни, что становится возможным в усло-



виях гор при весьма мозаичном распределении зимних температур и снегового покрова. При этом численность птиц в одних и тех же местах зимовки в разные годы бывает очень разной (Бёме, Банин, 2001). Большая чечевица, обитающая в Саянах, спускается на зиму с гольцов в темнохвойную тайгу, где кормится ягодами жимолости, рябины и можжевельника и семенами лиственницы и кедра (Забелин, 2001). Места зимовок с годами могут изменяться и расширяться. Например, краснокрылый чечевичник с 1970–1980-х гг. стал зимой регулярно встречаться в Казахстане, чего ранее не было (Березовиков, Шмыгалёв, 2008).

Картину распределения на миграционных путях и местах зимовок европейских вьюрковых из разных областей гнездования можно продемонстрировать на примере чижа. Более северные популяции распространяются по всей юго-западной Европе, а распределение чижей, окольцованных в Венгрии, несколько иное (Halmos, Csörgö, 1999; рис. 21). В целом, несмотря на такое разнообразие сезонных передвижений вьюрковых, большинство их видов относятся к ближним мигрантам, в отличие от дальних мигрантов, почти все популяции которых зимуют в тропиках.

6.3.2. Возрастно-половая структура птиц на пролете и зимовке и ее вариации

Данные отлова птиц на миграционных путях дают возможность анализа возрастной и половой структуры пролетных популяций (о половой структуре вьюрковых в разные сезоны см. также раздел 5.2.4), а также вариаций в сроках и дальности миграции возрастнo-половых групп. Возрастные и половые различия миграций птиц известны в мировой литературе под названием дифференциальная миграция (differential migration). Дифференциальная миграция известна со времён Карла Линнея, поскольку латинское название, данное им зяблику (soelebs, т.е. холостой), связано было с тем, что среди оставшихся зимой зябликов в Швеции были только самцы, и они же первыми появлялись весной. Различия в осуществлении миграции в пределах одной популяции могут заключаться, во-первых, в разных долях каждой возрастной и половой группы птиц, предпринимающих миграцию, во-вторых, в разных сроках отлета и прилета, и, в-третьих, в разных расстояниях, пройденных во время миграций. Разумеется, обсуждаемые различия известны только для тех видов, где возраст и пол птиц легко определяются по особенностям оперения.

Существует по крайней мере восемь обзоров дифференциальной миграции птиц (Tordoff, Mengel, 1956; Паевский, 1976, 1990; Gauthreaux, 1982; Ketterson,

Рис. 21. Распределение на миграционных путях и местах зимовок чижей, окольцованных в восточной Прибалтике (вверху, из: Payevsky, 1994) и в Венгрии (внизу, из: Halmos, Csörgö, 1999).

Nolan, 1983, 1985; Cristol et al., 1999; Newton, 2008) и много статей и глав в монографиях, посвященных этой проблеме (Паевский, 1969, 1985, 2008; Дольник, 1975; Myers, 1981; Гаврилов и др., 1984; Spina et al., 1994; Kokko et al., 2006; Markovets et al., 2008; Tøttrup et al., 2008, и др.). В большинстве этих публикаций не только приводятся фактические данные возрастно-половых различий протекания миграции у разных видов, но и обсуждаются их причины и следствия. В большинстве случаев эти различия определяются несколькими аспектами биологии птиц: во-первых, социальным доминированием, различающимся среди особей разных возрастно-половых групп; во-вторых, разной ролью самцов и самок в размножении; и в третьих, сроками и полнотой линьки, различными у взрослых и молодых птиц.

Анализ возрастного состава мигрирующих зябликов, юрков, чижей и снегирей по материалам отлова за 25 лет в Восточной Прибалтике (Payevsky, Shapoval, 2002) показал, что доля взрослых варьировала в зависимости от года, сезона и пола птиц, составляя в среднем от 20 до 43% (табл. 8, рис. 22). При этом годовые различия доли взрослых были высоко достоверны у всех исследованных видов, что видимо свидетельствует о различиях в успешности размножения в разные годы. Значительные половые различия возрастного состава обнаружены среди осенних мигрантов у чижа и зяблика, а среди весенних мигрантов — только у чижа. Доля взрослых птиц была достоверно выше весной, нежели осенью, за счет, по-видимому, более высокой смертности молодых в течение зимы, однако у зяблика соотношение осенью и весной оказалось почти равным, что пока не имеет удовлетворительного объяснения. В целом при сравнении возрастного соотношения осенью и весной было выяснено, что корреляционная связь отсутствует, т.е. эти величины варьировали случайным образом.

Таблица 8

Средняя доля (% ± SE) взрослых особей среди мигрирующих вьюрковых, пойманных на юге восточной Прибалтики за 1972–1995 гг.

Вид	Общее количество пойманных	Осень		Весна	
		Среди самцов	Среди самок	Среди самцов	Среди самок
<i>Fringilla coelebs</i>	385585 (3066–45641)	40,5 ± 1,9 (26,0–63,3)	42,9 ± 1,9 (28,3–63,2)	42,6 ± 1,9 (28,5–65,6)	43,4 ± 1,8 (28,4–64,9)
<i>F. montifringilla</i>	17893** (38–1880)	35,2 ± 2,1 (18,7–58,5)	–	42,1 ± 2,6 (27,3–70,2)	–
<i>Spinus spinus</i>	87596 (722–10116)	22,4 ± 1,5 (8,9–37,7)	18,9 ± 1,2 (7,3–31,5)	32,2 ± 2,0 (15,1–59,6)	26,0 ± 1,9 (9,8–52,3)
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	3751* (57–571)	33,8 ± 4,3 (13,5–77,8)	21,0 ± 3,0 (9,9–50,8)	–	–

Примечание: * — только осень, ** — только самцы. В скобках — пределы годовых значений.

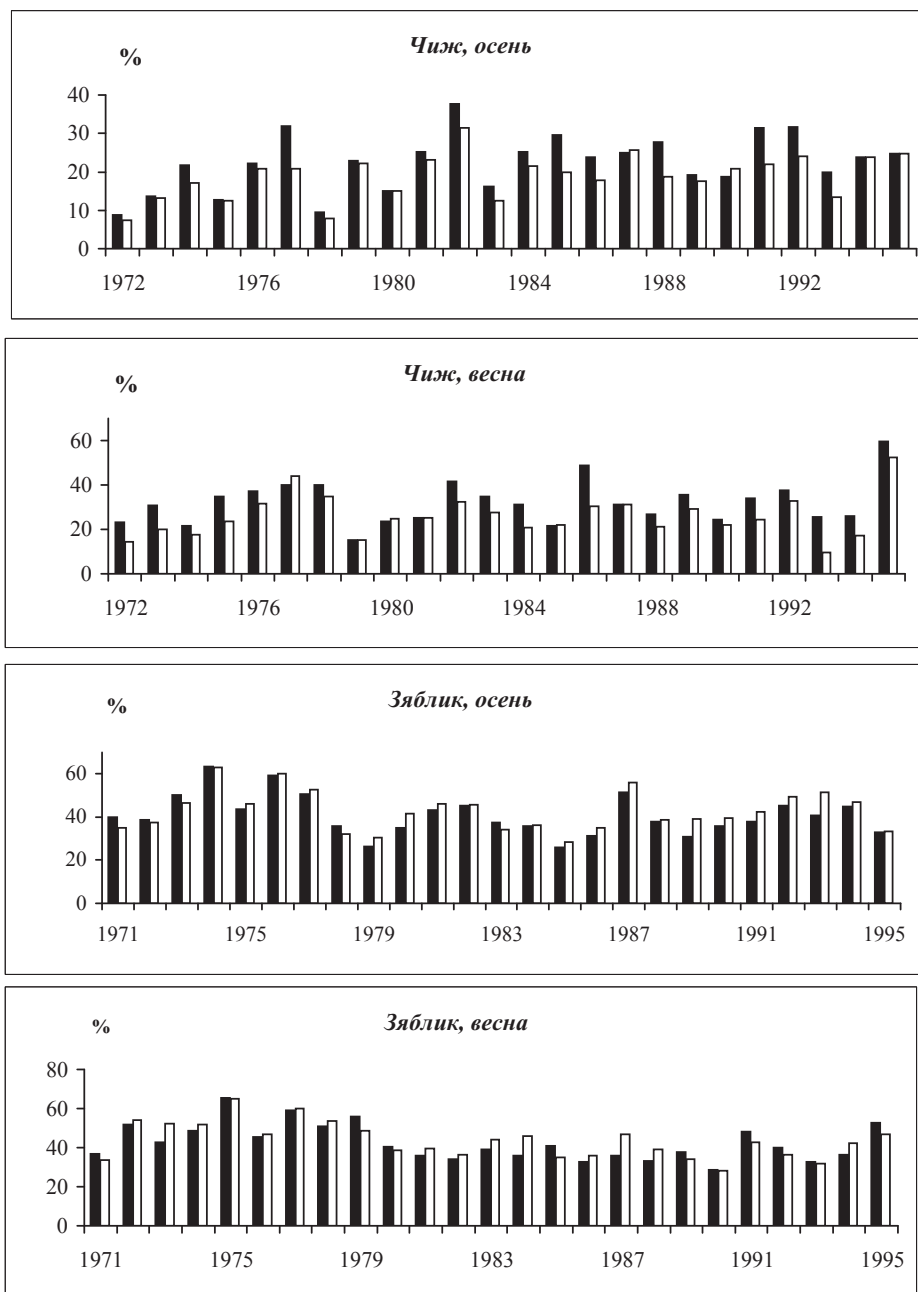


Рис. 22. Годовые различия доли взрослых особей у чижа и зяблика среди мигрирующих птиц на юге восточной Прибалтики.

Черный цвет — самцы, белый — самки. По: Payevsky, Sharoval, 2002.

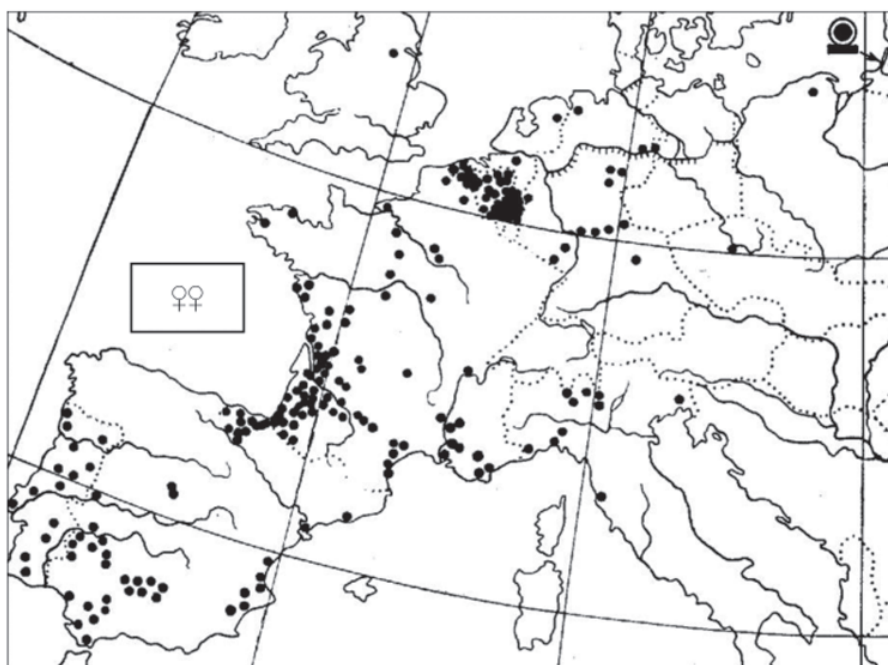
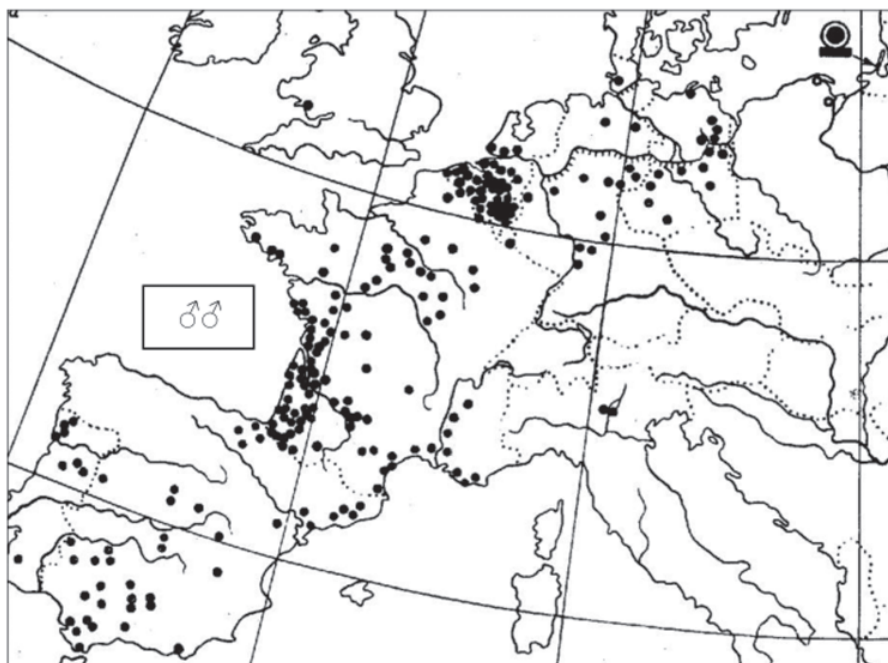
У мигрирующих осенью юрков на островах Кандалакшского залива по данным отлова 787 птиц самцы составили 65% среди взрослых особей, но лишь 41% среди молодых, а доля взрослых птиц обоего пола не превышала 47% (Бойко, Чигрова, 1978). В долине р. Урал осенний пролет юрка начали молодые птицы и численно доминировали до конца октября; взрослые составили лишь 17% от числа пойманных, но самцы всех возрастов преобладали, составив 52%. Преобладание самцов там отмечено и у зяблика, с колебанием по годам от 51 до 63%, однако самцы и самки летели одновременно (Гаврилов и др., 1984). Весенний отлов мигрирующих юрков в нижнем Приобье также показал достоверное доминирование числа самцов, по отдельным годам — от 54 до 70%, при этом годовалые особи составляли 59% (Рыжановский, 2010), что приблизительно совпадает с данными весеннего отлова юрков на юге восточной Прибалтики (Паевский, 2008).

Влияние погодных условий на изменение полового состава пролетных снегирей по данным отлова было продемонстрировано в южной Германии: в начале миграции соотношение самок к самцам было 73:27, а в конце миграции 33:67, что объяснили более низкой у самцов пороговой температурой воздуха, стимулирующей передвижения (Gatter, 1976).

По данным осеннего отлова снегирей возле Оксфорда соотношение молодых к взрослым менялось в разные годы от 2,8 до 5,5 и было согласовано с успешностью размножения (Newton, 1999). Если рассматривать вышеуказанные данные по прибалтийским птицам в этом же плане, то следует признать, что успешность размножения чижей и зябликов за 25 лет не испытывала слишком больших колебаний, которые бы пагубно воздействовали на популяции.

Особый интерес представляет изучение возрастных и половых различий в дальности миграций (Gauthreaux, 1982; Ketterson, Nolan, 1983; Паевский, 1990b, 1995, 2008; Runge, Marra, 2005; Newton, 2008). Для объяснения внутривидовых вариаций в зимнем территориальном распределении были предложены три основных гипотезы (Ketterson, Nolan, 1983, 1985). По гипотезе социального доминирования предполагается, что самцы, а также взрослые особи обоего пола доминируют над самками и молодыми птицами, из-за чего самки и молодые смещаются в более неблагоприятные области зимовки, чтобы избежать конкуренции в лучших местах. Гипотеза размера тела допускает, что самцы могут зимовать в более холодных районах, т.е. в более северных областях зимовки, поскольку они крупнее и сильнее самок. По гипотезе времени прибытия считается, что отбор благоприятствует зимовке самцов ближе к местам размножения, нежели самкам, потому что самцам необходимо занимать территории размножения как можно

Рис. 23. Распределение на осенних миграционных путях и местах зимовок самцов (верхняя карта) и самок (нижняя карта) зябликов, мигрирующих через восточную Прибалтику. Место кольцевания указано значком в верхнем правом углу карт (по: Паевский, 1971).



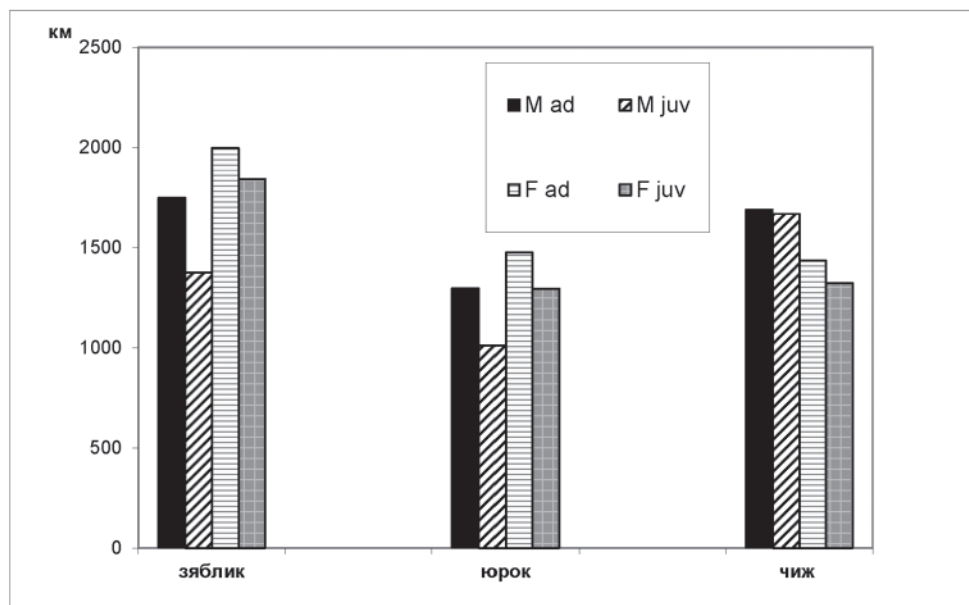


Рис. 24. Средняя дальность осеннего миграционного передвижения возрастно-половых групп у зяблика, юрка и чижа, мигрирующих через восточную Прибалтику (данные по распределению мест находок окольцованных птиц в ноябре-феврале у зяблика и юрка, и в декабре-январе у чижа).

раньше. Эти гипотезы взаимно не исключают друг друга, и возможно, что у разных видов птиц комбинация этих зависимостей определяет зимнее распространение возрастно-половых групп птиц.

Проведенное исследование на примере окольцованных прибалтийских мигрантов зяблика, юрка и чижа на массовом материале (от 300 до тысячи возвратов колец, Паевский, 1995, 2008) показало следующее. В направлении передвижений не было достоверных различий у самцов и самок, молодых и взрослых птиц у всех трех видов. Различия же в дальности миграций всех четырех возрастно-половых групп по дисперсионному анализу были достоверны только у зяблика и юрка, а у чижа недостоверны. Несмотря на внешне одинаковую картину нахождения на осенних миграционных путях и на зимовках самцов и самок, что ярко демонстрируется на примере зяблика (рис. 23), распределялись они по-разному. Самки зяблика и юрка, как молодые, так и взрослые, зимовали достоверно южнее, чем самцы, а среди самцов взрослые особи находились на зимовке южнее, чем молодые (рис. 24). Однако у самок достоверных различий в дальности между молодыми и взрослыми не было. Разумеется, это усредненные данные, и в любой точке зимовки можно обнаружить птицу любого пола и возраста. У американского чижа распределение на зимовках такое же, как у зяблика: взрослые сам-

цы зимуют южнее, чем молодые (Prescott, Middleton, 1990). Поскольку взрослые самцы в среднем зимуют в более благоприятных местах, чем молодые, но всё же севернее, чем самки любого возраста, то это распределение, с одной стороны, подтверждает гипотезу социального доминирования, а с другой стороны, соответствует гипотезе времени прибытия, т.е. необходимости прилетать к местам размножения ранее, чем самки.

6.3.3. Скорость миграционных передвижений

Миграционные передвижения большинства птиц включают периоды собственно полёта и периоды остановок в целях отдыха и кормёжки (за исключением ласточек и стрижей, имеющих возможность кормиться во время полёта). Несмотря на давнюю историю исследования миграций, только в последние два десятилетия особое внимание стало уделяться миграционным остановкам. Их роль в осуществлении всей миграции крайне велика — птицы несравнимо большую часть времени, отведенного на всю миграцию, проводят на остановках, восстанавливая энергетические резервы тела, и только незначительную часть времени — в собственно полёте. У певчих воробьиных это соотношение можно представить как 7:1 (Newton, 2008) или 9:1 (Чернецов, 2010). Обе эти формы миграционного поведения, взаимно исключаящие друг друга, надо брать в расчет при оценке скорости и продолжительности всего пути. Продвижение через незнакомые или измененные пространства сопровождается расходами энергии и рисками, которые могут быть минимизированы, если миграция будет завершена как можно быстрее. Кроме того, время, затраченное на миграцию, может у некоторых видов ограничивать сроки размножения и линьки. Таким образом, продолжительность процесса миграции лимитирует расстояние перемещения птиц и, следовательно, ограничивает географическое распространение видов (Newton, 2008). Изучение скорости миграционных передвижений птиц — один из необходимых аспектов детальных исследований их сезонных перелетов. Хотя высокая скорость миграции может достигаться и высокой скоростью полёта, скорость расхода энергии в полёте резко увеличивается с увеличением его скорости. Все более или менее протяженные миграции в типичном случае включают несколько циклов полёта, остановок и стартов для следующих полётов.

Наиболее часто используемый метод определения скорости миграции, обычно понимаемой как количество километров, преодоленных птицей за сутки, — расчет по находкам окольцованных особей в течение сезона миграции с учетом специальных критериев (Hilden, Saurola, 1982). Несмотря на то, что в последние 50 лет результативность кольцевания птиц снизилась (Паевский, Шаповал, 2013), этот метод остается наиболее используемым при изучении различных сторон жизни птиц на индивидуальном уровне. Оценки скорости, основанные на индивидуальных значениях, полученных кольцеванием, несомненно, более достоверны (при условии достаточного количества находок помеченных птиц), чем

какие-либо другие. Разумеется, наиболее достоверные данные о скорости миграционного передвижения можно получить от птиц, снабженных передатчиками разного типа, поскольку известно, что в ряде случаев они принципиально меняли традиционные представления и о путях миграции, и о ее скорости. Однако достоверность таких данных всё же зависит от принятого условия, что прикрепление к птице передатчика не изменяет её миграционное поведение.

Скорость миграции ближних и дневных мигрантов, включая вьюрковых, значительно ниже, чем дальних ночных мигрантов, зимующих в тропиках. Так, в обширном обзоре (Newton, 2008) для рано улетающих дальних мигрантов приводится средняя скорость 75 км в сутки, а для ближних мигрантов, зимующих в умеренной зоне Европы и улетающих позднее, — 53 км в сутки. Скорость же частичных мигрантов, а также кочующих и инвазионных видов оказалась еще ниже — в среднем 27 км в сутки. По нашим расчётам на основе результатов кольцевания птиц, мигрирующих через восточную Прибалтику, средняя скорость различается не только по типу дальности миграций, но и у разных систематических групп. Проведённый анализ (Паевский, 2012; Payevsky, 2013) воробьиных, куликов и хищных показал, что средние скорости миграции у них статистически достоверно различаются (критерий Крускала-Уоллиса, $\chi^2 = 10,88$, $df = 2$, $P = 0,004$): у воробьиных $56,4 \pm 3,0$, у куликов $116,5 \pm 15,5$, у хищных $132,2 \pm 20,9$ км/сутки. Скорость передвижения птиц в разных семействах воробьиных также в ряде случаев значимо различается. Вьюрковые (7 видов, средняя скорость 43 ± 4 км/сутки) мигрировали достоверно медленнее, чем дроздовые (9 видов, средняя скорость 58 ± 4 км/сутки) ($t = 2,7$, $df = 32$, $P < 0,01$), но достоверно быстрее, чем синицы (4 вида, скорость 24 ± 2 км/сутки) ($t = 4,3$, $df = 25$, $P < 0,001$).

При рассмотрении данных о скорости миграций вьюрковых птиц (Паевский, 2013в) необходимо было установить, соотносятся ли величины средней скорости у видов с разным типом миграционной активности таким же образом, как и у всех воробьиных, различающихся по дальности и характеру миграций. Полученные результаты для 11 видов вьюрковых (табл. 9) оказались неожиданными. Средняя величина расстояний, преодоленных за сутки в течение осени разными видами этих птиц, различалась незначительно. Отличия у пяти видов (зяблик, юрок, чиж, клёт и чечевица) колебались в узких границах от 52 до 56 км/сутки, а у остальных видов — от 28 до 48 км/сутки. Наиболее достоверны, конечно, лишь те данные, где количество данных кольцевания было достаточно большим для выведения средней величины (зяблик, чиж, юрок и чечётка). Тем не менее, размах средних величин можно считать вполне допустимым по сравнению с необыкновенно большим разбросом предельных значений. Максимальная суточная скорость превышает 100 км/сутки и достигает почти 300 км/сутки у видов с разными типами миграционной активности.

Между группой настоящих мигрантов (зяблик, чечевица, и до некоторой степени юрок) и группой кочующих и блуждающих видов (чиж, щегол, чечётка, снегирь, зеленушка) не было обнаружено статистически значимых различий в сред-

ней скорости миграционных передвижений ($t = 1.4$, $df = 842$). Нет их и между видами с наибольшим количеством данных — между зябликом и чижем. Значимых различий не найдено и в большинстве сравнений между парами видов. В целом эти данные свидетельствуют в пользу того, что у видов, зимующих и кочующих в пределах Европы, нет выработанного отбором непреодолимого стремления быстро покинуть территории, ещё вполне пригодные для их обитания.

Таблица 9

Скорость осеннего миграционного передвижения вьюрковых птиц по данным кольцевания

Вид	Скорость, км/сутки		Количество данных кольцевания*
	Пределы суточных значений	Средняя величина	
<i>Fringilla coelebs</i>	20–285	54 ± 2	237
<i>F. montifringilla</i>	19–176	55 ± 4	59
<i>Chloris chloris</i>	24–110	34 ± 8	26
<i>Spinus spinus</i>	20–260	53 ± 2	478
<i>Carduelis carduelis</i>	25–66	48 ± 9	4
<i>Linaria cannabina</i>	34–51	43 ± 4	4
<i>L. flavirostris</i>	20–63	28 ± 8	10
<i>Acanthis flammea</i>	20–180	35 ± 5	74
<i>Erythrina erythrina</i>	28–100	56 ± 15	4
<i>Loxia curvirostra</i>	32–95	52 ± 10	9
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	18–288	41 ± 28	20

* Источники данных кольцевания перечислены в исходной публикации (Паевский, 2013б).

Разумеется, особняком среди рассмотренных видов стоит обыкновенная чечевица из европейских популяций. В отличие от многих других вьюрковых, это дальний ночной мигрант, зимующий в Индии. Как и у остальных ночных мигрантов, скорость её сезонных передвижений должна быть выше, чем указано в таблице. Однако недостаток анализируемых данных кольцевания чечевицы не позволяет детально рассмотреть этот вопрос.

Определение различий миграционных стратегий у вьюрковых разного возраста и пола проведено только у зяблика (Payevsky, 2010) и чижа (Payevsky, 2012). Распределение величин скорости миграционного передвижения этих видов представлено на рис. 25. Взрослые зяблики мигрировали достоверно быстрее (59,6 км/сут), чем молодые (45,7 км/сут), но у чижа подобных различий не найдено. Возрастные различия, по-видимому, могут свидетельствовать о том, что степень адаптации к миграции возрастает в течение индивидуальной жизни птиц. Что же касается половых различий, то несмотря на видимые отличия в цифрах, на статистически значимом уровне по критерию Манна-Уитни различий в скорости миграций самцов и самок не найдено ни у зяблика (50,7 и 57,5 км/сут соответственно), ни у чижа (53,8 и 50,0 км/сут соответственно). Обнаружена слабая

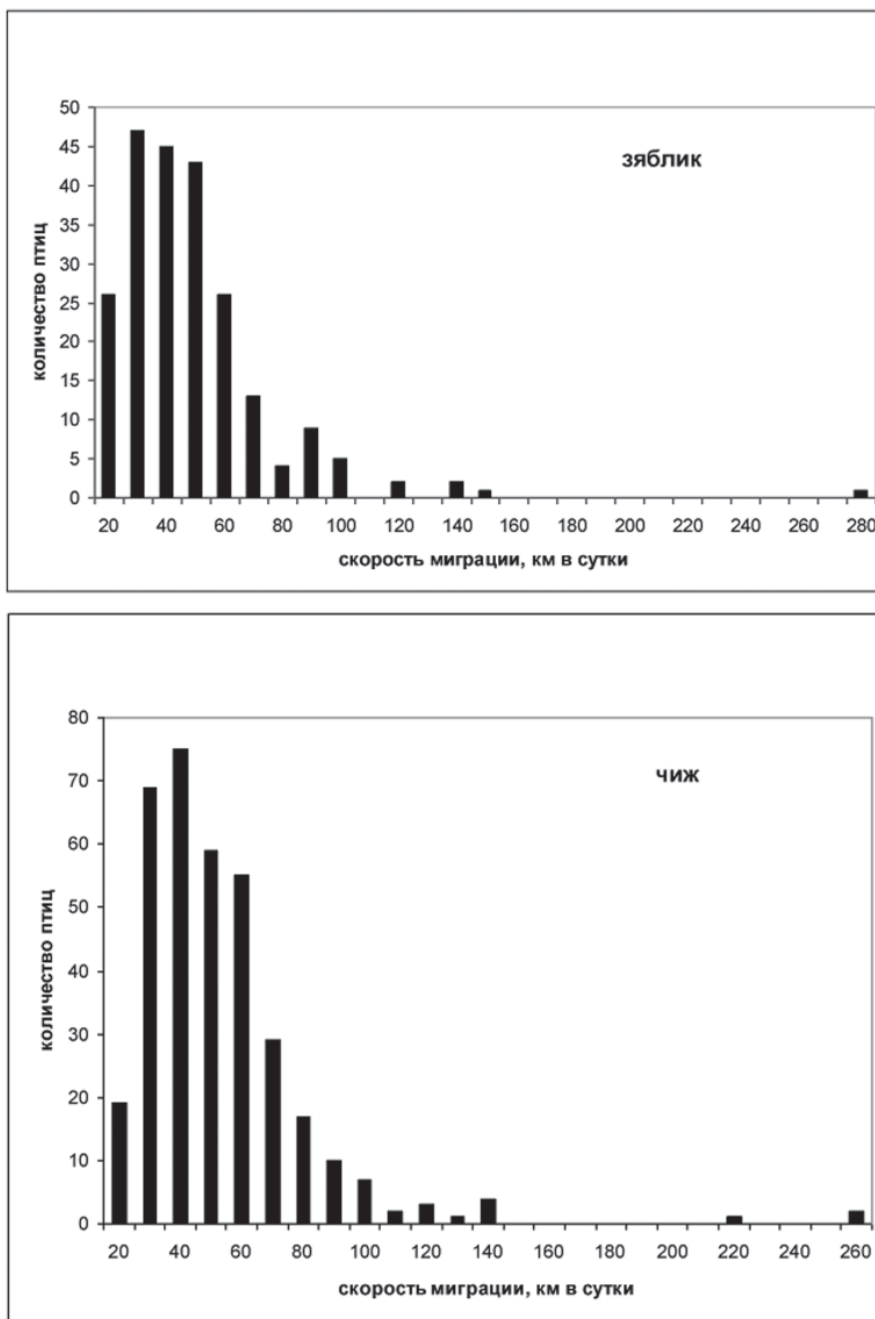


Рис. 25. Скорость миграционного передвижения зяблика и чижа, мигрирующих через восточную Прибалтику (по: Paevsky, 2010, 2012).

корреляция между преодоленным расстоянием и скоростью передвижения, и эта тенденция подтверждается более дальними зимовками взрослых птиц, мигрирующими быстрее молодых. Никаких различий в скорости миграций не обнаружено между особями, летящими рано или поздно в сезон миграции, что противоречит результатам в этом отношении у ряда других видов мигрирующих птиц (Ellegren, 1993).

В целом можно согласиться с мнением, что взаимозависимость внешних и внутренних факторов в регуляции и эволюции скорости миграционного передвижения птиц остается до конца неизученной (Alerstam, 2003).

Глава 7. СМЕРТНОСТЬ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

Среди демографических параметров уровень смертности (или выживаемости как обратной величины) — один из важнейших, поскольку всю динамику численности популяции определяет соотношение между реализованной плодовитостью и смертностью. От уровня смертности зависит видовая специфика стратегии размножения животных. Показатели выживаемости птиц важны для оценок состояния как оседлых и кочующих, так и мигрирующих популяций.

7.1. Причины гибели и сезонные различия в смертности

Уровни гибели кладок и птенцов вьюрковых рассмотрены выше (раздел 5.2.12). Выживаемость самостоятельных молодых и взрослых птиц, а также половые и возрастные различия в этом отношении информативно исследовать для разных сезонов года, поскольку для мигрирующих видов факторы, воздействующие на выживаемость, могут действовать по-разному при различиях в возрастном-половом территориальном распределении (Ketterson, Nolan, 1983). Тем не менее, надежная оценка среднегодовой выживаемости как одного из основных популяционных параметров совершенно необходима при анализе процессов динамики численности. Современные стохастические математические модели для определения достоверной величины выживаемости, и прежде всего программа MARK, позволяют рассчитать выживаемость и по возвратам колец с погибших птиц, и по данным повторных отловов птиц в ежегодно обследуемой популяции (Cooch, White, 2006). В популяционных исследованиях определяется чаще всего не истинная выживаемость (по находкам меченых погибших птиц), а локальная выживаемость (“local, site-specific, or apparent survival rate”), называемая также «сохраняемость» (Бардин, 1990). Она включает в себя одновременно и вероятность выживания, и вероятность возвращения, а не эмиграции.

При попытках анализа причин гибели птиц трудно отделить естественные природные причины от причин антропогенных, поскольку большинство популяций обитает в среде, преобразованной человеческой деятельностью, и это относится ко многим птицам, включая вьюрковых. Гибель от столкновения с высотными конструкциями, нефтяного загрязнения оперения, столкновения с транспортом, отравления инсектицидами и гербицидами, и от высокого снегового покрова, затрудняющего кормежку, — наиболее обычные причины гибели. Смертность вьюрковых, собирающих корм на сельскохозяйственных землях, резко возросла в 1960–1970-е гг. в связи с использованием аграриями инсектицидов и других ядохимикатов. Например, численность обыкновенной коноплянки в Финляндии, Великобритании и Нидерландах снизилась в эти годы более чем на половину, а в других странах Европы на 20–50% (Hagemeijer, Blair, 1997).

Что касается внутренних инфекционных и паразитарных болезней, а также наружных паразитов, то у вьюрковых птиц в естественной среде это исследовано не у всех видов. Так, у обыкновенной зеленушки обычны пухоеды *Philopterus*, кровососки *Ornithomyia*, блохи *Ceratophyllus*, сосальщики *Harmostomum*, сальмонеллы *Salmonella typhi* (Blümel, 1976), а у обыкновенного дубоноса те же пухоеды и сосальщики, скребни *Mediorhynchus* (Krüger, 1979). Почти на всех видах вьюрковых Северо-Запада России и большей части Европы паразитируют перьевые клещи из семейства Proctophyllodidae, на многих видах вьюрковых — перьевые клещи из семейств Analgidae, Psoroptoididae, Pteronyssidae и Epidermoptidae. Перьевой клещ *Passeroptes dermicola* из семейства Dermationidae, виды которого перешли к паразитированию на коже птиц, найден у очень многих вьюрковых Европы, Азии, Сев. Африки и Сев. Америки (Миронов, 1996).

Вьюрковые птицы бывают заражены также многими другими возбудителями паразитарных заболеваний, среди которых значительное место занимают паразиты крови. Гемоспоридии (Sporozoa: Haemosporida) — одна из наиболее известных и хорошо изученных групп паразитических простейших ввиду того, что в её состав входят возбудители малярии. Гемоспоридии, развивающиеся у птиц и в качестве переносчиков использующие кровососущих двукрылых, патогенны для своих хозяев, хотя вирулентность и влияние на хозяев весьма варьируют. Птичья малярия, вызываемая возбудителем *Plasmodium relictum*, наиболее широко распространенным малярийным паразитом птиц, передающимся от птицы к птице комарами, может быть смертельной для тех видов, у которых нет резистентности к этому заболеванию, например у гавайских цветочниц. Однако они постепенно вырабатывают устойчивость к этому паразиту и начинают постепенно завоевывать территории, ранее покинутые из-за малярии. Некоторые из видов гавайских цветочниц, такие, как огненная гавайская цветочница (апапане) и черно-алая (и'иви), совершают регулярные суточные миграции, перемещаясь на ночевку в высокогорье, что уменьшает вероятность их контакта с переносчиками — комарами (Валькюнас, 1997). Зараженность домового вьюрка в Северной Америке паразитом *Plasmodium relictum* бывает весьма высокой, что тоже вызывает резкое снижение численности в ряде районов обитания. Некоторые виды гемоспоридий вызывают летальные эпизоотии у птиц в зоопарках. По данным из руководства Г.А. Валькюнаса (1997), среди других гемоспоридий наиболее часты у разных видов вьюрковых *Haemoproteus fringillae* и *Leucocytozoon fringillarum*.

Вьюрковые становятся жертвами многих хищных птиц и сов. По данным из Германии (Blümel, 1976), среди 3103 особей зеленушки, ставших жертвами хищников, наибольшую долю, 58%, составили жертвы перепелятника (*Accipiter nisus*), 22% — обыкновенной неясыти (*Strix aluco*), 18% — ушастой совы (*Asio otus*). А обыкновенный дубонос среди более 118 тысяч птиц — жертв девяти видов хищных птиц, составил лишь 310 особей, т.е. менее 1% (Krüger, 1979).

Гибель от столкновения с маяками у вьюрковых, как преимущественно дневных мигрантов, несущественна: за 54 года под маяками Дании было собрано

лишь 1568 юрков, 532 зяблика, 62 чечётки, 40 коноплянок, 30 горных коноплянок, 22 чижа, 20 зеленушек и 19 дубоносов (Hansen, 1954). Однако другие, в основном погодные факторы гибели птиц при миграциях, по мнению некоторых орнитологов, могут приводить к большому урону численности популяций. обстоятельный анализ всех опасностей для мигрантов (Newton, 2004, 2006, 2007, 2008) привел к заключению, что смертность во время миграции приводит к снижению популяционной численности. В связи с этим возникает вопрос об адаптивной сущности миграций птиц, поскольку способность к перелетам эволюционировала в направлении снижения смертности улетающих по сравнению с остающимися в гнездовых областях. Действительно ли миграции столь опасны? Анализ сезонного распределения общего годового уровня смертности (Паевский, 1999, 2008) по данным результатов многолетнего кольцевания 10 видов европейских птиц показал, что действие фактора сезонности на помесечное распределение погибших птиц осталось невыявленным ($\chi^2 = 3,38$, df 11, n.s.), а действие фактора видовой специфики высоко достоверно ($\chi^2 = 37,77$, df 9, $p < 0,001$). Детальное рассмотрение по отдельным сезонам и видам показало, что у зяблика гибель на зимовках достоверно превышает гибель в другие сезоны, но гибель во время размножения и во время миграций значимо не различается. У чижа доля погибших в период миграций и в период зимовки приблизительно одинакова. При этом различий по полу в сезонном распределении смертности у этих видов не существует ($\chi^2 = 0,09-2,1$ при df 1, n.s.).

Вышеприведенный анализ дает возможность утверждать, что периоды регулярных миграций не более опасны для птиц, чем другие периоды в их жизни, а поэтому и не могут приводить к значительному снижению численности, иначе бы миграционное поведение в процессе эволюции быстро трансформировалось. Случаи же катастрофической гибели больших количеств птиц во время перелетов происходят редко и нерегулярно и не могут иметь селективного значения.

Исследования выживаемости воробьиных в Англии за 34-летний период, в том числе на 6 видах вьюрковых, установили, что в периоды роста численности по данным учетов выживаемость птиц увеличивалась, а в периоды спада — снижалась, что говорит о том, что влияние изменений в среде обитания на численность особей проявляются через основные популяционные параметры (Siriwardena et al., 1998).

У многих видов и популяций птиц известны разные уровни выживаемости в зависимости от сроков появления на свет: рано родившиеся особи выживали в большем числе, чем поздно родившиеся. Исследование выживаемости зяблика по отношению к датам их вылупления и размеру выводка (Паевский, 1981б) показало, что их выживаемость достоверно различалась, но зависела также от того, ранним или поздним был весь сезон размножения в конкретный год. Наибольшая выживаемость оказалась у птиц, родившихся в оптимальные для размножения сроки — в несколько более поздних выводках в ранние сезоны размножения и в ранних выводках в поздние сезоны. Помимо оптимальности сроков рождения,

возможно и другое объяснение: особи из поздних выводков в среднем подвержены более суровому отбору в первые месяцы жизни, и среди выживших можно ожидать более конкурентных птиц в отношении выживаемости (Payevsky, 1998b).

7.2. Половые различия выживаемости

Давно и широко было известно, что уровень смертности самцов разных видов животных, включая человека, выше, чем у самок (Trivers, Willard, 1973; Геодакян, 1974). Однако данные по птицам (Паевский, 1985а; Curio, 1989) и по некоторым другим животным (Гаврилов, Гаврилова, 1991) противоречили этому, что позволило сначала выдвинуть гипотезу о более высокой выживаемости самцов у птиц по сравнению с самками (Паевский, 1985а), а потом и подтвердить эту закономерность в специальном анализе на 109 парных величин выживаемости у 31 вида птиц разных систематических групп (Payevsky et al., 1997). Результаты показали достоверное различие между анализируемыми величинами у самцов и самок (критерий Колмогорова-Смирнова $\lambda = 1,83$, $p = 0,002$) и более высокую выживаемость самцов в 80 случаях из 109. Такие же различия были получены и в Англии для воробьиных, где из 6 видов вьюрковых у 4 выживаемость самцов была выше, чем у самок (Siriwardena et al., 1998). Таким образом на птицах не подтверждается концепция о повышенной смертности особей мужского пола у животных. Половые различия выживаемости у разных видов европейских вьюрковых приведены в табл. 10 и на рис. 26. Эти данные также показывают, что помимо половых различий, есть и видовые различия в уровне выживаемости вьюрковых. Сравнительный анализ видовых различий пока невозможен; можно лишь сказать, что чем выше общая выживаемость, тем меньше различий в выживаемости птиц разного пола. У зяблика, как наиболее процветающего европейского вида, несмотря на незначительные годовые колебания, в течение анализируемых 40 лет (1957–1996 гг.) выживаемость оставалась практически одинаковой, что подтверждается его стабильной и высокой численностью (Высоцкий, Паевский, 2002).

Причины повышенной выживаемости самцов птиц и отличия этого от других групп животных могут обсуждаться с разных позиций (Паевский, 2008): разного родительского вклада в дочерей и сыновей при выращивании выводка, разной протяженности нательной дисперсии самок и самцов, меньшей выносливости какого-либо пола при недостатке пищи. Можно рассматривать и гипотезу о разной стоимости размножения для самцов и самок — конкуренцию самцов за самок и территорию и затраты самок на продукцию яиц и насиживание. Тестирование этой гипотезы в сравнительном анализе поло-специфичной смертности у разных семейств птиц показало, что и конкуренция между самцами, и родительская забота самок, в равной степени может приводить к повышенной смертности, но в эволюционном плане интенсификация затрат на размножение не должна приводить к росту уровня смертности (Liker, Szekely, 2005). Однако есть и генетический аспект различий в выживаемости — в пониженной сопро-

тивляемости внешней среде особей гетерогаметного пола. У птиц, в отличие от других животных и человека, гетерогаметны самки. Этой версии по-видимому надо отдать предпочтение в связи с большой неопределенностью доказательной базы у других гипотез.

Таблица 10

Среднегодовой уровень выживаемости, средняя ожидаемая и максимальная продолжительность жизни вьюрковых птиц в природе по данным индивидуального мечения*

Вид	Выживаемость			Продолжительность жизни, годы, ♂♂+♀♀	
	♂♂	♀♀	♂♂+♀♀	средняя ожидаемая	максимальная
<i>Fringilla coelebs</i>	0,50–0,56	0,48–0,52		1,5	15
<i>F. montifringilla</i>	0,47	0,43	0,45		14
<i>Hesperiphona vespertina</i>			0,58	1,9	14
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>					>12
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	0,51	0,41			>12
<i>Erythrina erythrina</i>	0,60	0,46	0,50		9
<i>Haemorhous purpureus</i>			0,54		9
<i>H. cassinii</i>	0,64	0,60			
<i>Chloris chloris</i>			0,57	1,8	13
<i>Linaria cannabina</i>	0,39	0,47			9
<i>Acanthis flammea</i>	0,41	0,44			12
<i>Loxia curvirostra</i>					14
<i>Carduelis carduelis</i>	0,46	0,40			14
<i>Serinus serinus</i>					13
<i>Spinus spinus</i>	0,49	0,37		1,3	13

* Источники данных: Rydzewski, 1978; Паевский, 1985a, 2008; Dobson, 1990; Payevsky et al., 1997; Staav, 1998; Fransson et al., 2010.

7.3. Средняя и максимальная продолжительность жизни

Продолжительность жизни птиц в природе определяется исключительно по данным индивидуального мечения, в большинстве своем по результатам кольцевания. Средняя ожидаемая продолжительность жизни — допустимая длительность предстоящей жизни после достижения определенного возраста. Вычисляется она при принятом условии, что величины повозрастной смертности остаются постоянными в течение жизни. В отличие от средней ожидаемой, максимальная продолжительность жизни — это максимальный возраст, в котором обнаружен по крайней мере один из членов популяции или вида птиц; реальность этого показателя зависит от количества лет кольцевания и обилия его результатов (Паевский, 1985a).

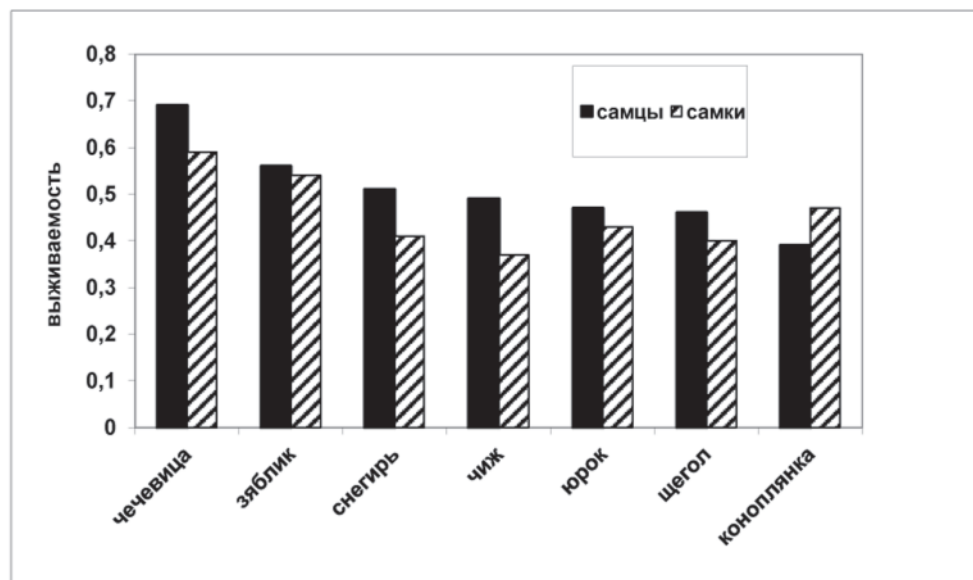


Рис. 26. Уровень выживаемости самцов и самок европейских вьюрковых по литературным данным (ссылки см.: Payevsky et al., 1997).

Вопросы о соотношении между разными видовыми и популяционными характеристиками птиц и продолжительностью их жизни поднимались издавна (Lindstedt, Calder, 1976; Prinzing, 1979; Dobson, 1990; Паевский, 1991). В последние годы тестирование зависимости между среднегодовой выживаемостью птиц, их максимальным долголетием и размерами тела (Паевский, 1985а, 2008; Payevsky, Sharoval, 1999, 2000) показало, что между средней ожидаемой продолжительностью жизни и массой тела есть зависимость, выражаемая уравнением степенной функции с наклоном линии регрессии между параметрами от 0,16 до 0,25. Было показано также, что у воробьиных птиц максимальная продолжительность жизни больше средней ожидаемой в среднем в 5 раз и на каждую тысячу птиц приходится от 1 до 17 особей в максимальном возрасте, а максимальное долголетие в неволе превосходит среднюю продолжительность жизни в природе в 11 раз. Среднегодовой уровень выживаемости птиц достоверно коррелирует с максимальным долголетием этих же видов (Паевский, 2008).

По обширным многолетним результатам кольцевания вьюрковых птиц, в основном европейских, к настоящему времени известны их максимальное долголетие, а также рассчитанные для ряда популяций среднегодовая выживаемость и средняя ожидаемая продолжительность жизни (Rydzewski, 1978; Паевский, 1985а, 2008; Dobson, 1990; Payevsky et al., 1997; Staav, 1998; Siriwardena et al., 1998; Fransson et al., 2010). Эти данные представлены в табл. 10.

Последние исследования связей между видовыми характеристиками, их образом жизни и местообитаниями на примере 1396 видов (Valcu et al., 2014) привели к следующим выводам. Чем больше хищников и с большей плотностью обитает в местообитании изученных видов птиц, тем ниже их максимальная продолжительность жизни. Эта связь остается в силе при включении в анализ размера кладки (чем крупнее кладка, тем меньше долголетие) и массы тела (чем больше масса, тем длиннее жизнь).

ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВЬЮРКОВЫХ ПТИЦ

Польза или вред в сельском хозяйстве и садоводстве птиц из семейства вьюрковых в целом в достаточной степени не изучены, поскольку это весьма изменчивые показатели и во времени, и в разных местообитаниях. Во всяком случае, вредоносная деятельность вьюрковых, если таковая и регистрируется, несравнима с уроном, приносимым скворцами в виноградниках и некоторыми видами из семейства ткачиковых для зерновых культур в Африке. Ранней весной, при недостатке растительной и животной пищи, многие вьюрковые, особенно снегири, чечевицы, склевывают почки, молодые листья, цветы и завязи фруктовых деревьев в садах, иногда принося этим значительные потери будущего урожая. Снегири в Англии предпочитают определенные сорта груши, целиком уничтожая весной их завязи (Newton, 1972). Дубоносы в лесостепи Сумской обл. Украины предпочитают мелкоплодные несортные вишни, особенно войлочной, не принося большого ущерба другим сортам (Кныш, 1998). Что же касается питания вьюрковых семенами на возделываемых землях, то этот незначительный урон с лихвой компенсируется массовым уничтожением семян сорняков. Польза же, как и от насекомоядных птиц, состоит в том, что многие вьюрковые, как это обсуждалось выше (раздел 3), выкармливают птенцов насекомыми и сами питаются ими в этот период.

Медицинское значение вьюрковых при переносе возбудителей заболеваний человека и сельскохозяйственных животных, по сравнению с дальними насекомоядными мигрантами, зимующими в тропических странах, тоже минимально. Однако в связи с исследованиями гемоспоридий — паразитов крови, домашняя канарейка стала одной из самых частых экспериментальных птиц в медицинских лабораториях, изучающих малярию. Наконец, при столкновении птиц с самолетами, особенно в районе аэродромов, опасность от вьюрковых такая же, как и от любых других птиц соответствующего размера.

Многие вьюрковые, наряду с другими воробьиными, являются объектами, добываемыми человеком для питания, особенно в Италии, где с древности известны отлов с этой целью мигрирующих певчих птиц сетями и другими способами (Ghigi, 1958). Законодательные ограничения на такую охоту, принятые под влиянием природоохранных организаций в 1979 г. в ряде стран Европы, не достигли желаемого успеха, и певчих птиц продолжают ловить в таких утилитарных целях (McCulloch et al., 1992). В России в прошлом существовал специальный промысел клестов, которых также использовали в пищу и на корм собакам. Птиц ловили силками на искусственных «солонцах», которые создавали, просто поливая снег мочой. При этом добывали до 2 тысяч птиц за сезон (Нанкинов, 2013а).

Наибольшее практическое значение для человека, тем не менее, вьюрковые издавна имеют, во-первых, как близкие и желанные соседи в садах и парках из-за

своего яркого оперения и прекрасных вокальных данных, а во-вторых, как клеточные домашние птицы. Помимо чижей, щеглов, коноплянок, снегирей, зеленушек, являющихся самыми обычными домашними питомцами в Европе и Азии, во всем мире к клеточным птицам относятся очень многие виды конусоклювых вьюрковых. Особая роль принадлежит канарейке, завоевавшей весь мир. С тех пор, когда испанцы в конце XV века привезли первых диких канареек в Европу, любители вывели огромное множество разнообразных певчих и цветовых форм. А принудительная гибридизация канареек в основном с вьюрковыми была столь же разнообразной, как и селекция по голосу и окраске оперения (см. раздел 5.2.13).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева Н.С. 1986. Успешность размножения и её связь с плотностью гнездования у чечётки на Ямале // Н.Н. Данилов (ред.). Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. С. 94–106.
- Ананин А.А. 2006. Птицы Баргузинского заповедника. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. 274 с.
- Андреев А.В. 1980. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука. 175 с.
- Артемьев А.В. 1988. Биология зяблика (*Fringilla coelebs*) в послегнездовой период в южной Карелии // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 36–51.
- Артемьев А.В. 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука. 267 с.
- Артюхин Ю.Б. 1991. Гнездовая орнитофауна Командорских островов и влияние человека на её состояние // Природные ресурсы Командорских островов. М.: Изд-во МГУ. С. 99–137.
- Архипов В.Ю. 2005. Биология размножения юрка (*Fringilla montifringilla* L.) на Среднем Енисее // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 110. С. 54–58.
- Баккал С.Н. 2005. Раннее размножение чечётки *Acanthis flammea* в Мурманской области // Русск. орнит. журн. Т. 14. Вып. 280. С. 163–169.
- Баккал С.Н. 2011. Поведение юрка *Fringilla montifringilla* в период насиживания на островах Кандалакшского залива Белого моря // Русск. орнит. журн. Т. 20. Вып. 665. С. 1179–1197.
- Баккал С.Н. 2012. Биология шура *Pinicola enucleator* на юге Мурманской области // Русск. орнит. журн. Т. 21. Вып. 765. С. 1319–1359.
- Баккал С.Н. 2013. К вопросу о значении подъязычных мешков для двух видов выюровых птиц — снегиря *Pyrrhula pyrrhula* и шура *Pinicola enucleator* // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 848. С. 417–447.
- Баккал С.Н., Коханов В.Д., Архипов В.Ю. 1992. Первая регистрация вторых кладок у юрка (*Fringilla montifringilla*) // Русск. орнит. журн. Т. 1. С. 255–258.
- Балацкий Н.Н. 1992. Случаи близкородственной гибридизации у овсянок, выюров, трясогузок в лесостепи Западной Сибири // Соврем. орнитол. 1991. М.: Наука. С. 273–275.
- Бардин А.В. 1990. Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Орнитол. исслед. в Палеарктике. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 210. С. 18–34.
- Бардин А.В. 1993. Филопатрия, дисперсия и процент возврата // Русск. орнит. журн. Т. 2. Вып. 1. С. 109–118.
- Бардин А.В. 1996. Параметр Q вместо процента возврата // Русск. орнит. журн. Экспресс-вып. 1. С. 15–21.
- Бардин А.В. 2001. Канареечный выюрок *Serinus serinus* в г. Печоры и его окрестностях (Псковская область) // Русск. орнит. журн. Т. 10. Вып. 140. С. 324–327.
- Белик В.П. 1977. Канареечный выюрок и горихвостка-чернушка в Сумском Полесье // Орнитология. Вып. 13. С. 187–188.
- Белик В.П. 2006. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 3. С. 298–316.
- Белюченко И.С. 2014. Происхождение и эволюция знаков и методы изучения их биоморфологии // Научн. журн. КубГАУ. № 96 (02). С. 1–19.

- Березовиков Н.Н. 2009. Гнездование монгольского снегиря *Bucanetes mongolicus* в Тарбагатае // Русск. орнит. журн. Т. 18. Вып. 502. С. 1354–1355.
- Березовиков Н.Н., Шмыгалёв С.С. 2008. Зимовки краснокрылого чечевичника *Rhodopchys sanguinea* в Казахстане // Русск. орнит. журн. Т. 17. Вып. 443. С. 1493–1494.
- Бёме И.Р. 2006. Формирование вокализации воробьиных птиц (Passeriformes) в онтогенезе. Современное состояние проблемы // Журн. общ. биол. Т. 67. № 4. С. 268–279.
- Бёме Р.Л. 1975. Птицы гор южной Палеарктики. М.: Изд-во МГУ. 181 с.
- Бёме Р.Л., Банин Д.А. 2001. Горная авифауна Южной Палеарктики. Эколого-географический анализ. М.: Изд-во МГУ. 255 с.
- Бёме Р.Л., Флинт В.Е. 1994. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. М.: Русский язык. 846 с.
- Бианки В.В., Коханов В.Д., Корякин А.С., Краснов Ю.В., Панева Т.Д., Татаринкова И.П., Чемякин Р.Г., Шкляревич Ф.Н., Шутова Е.В. 1993. Птицы Кольско-Беломорского региона // Русск. орнит. журн. Т. 2. Вып. 4. С. 491–586.
- Бианки В.Л. 1906. Ревизия форм рода *Pyrrhula*, сем. Fringillidae, их филогенез и географическое распространение // Изв. Импер. Акад. наук. СПб. Сер. 5. Т. 25. № 3. С. 159–198.
- Блюменталь Т.И. 1971. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных птиц (биоэнергетический аспект) // Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 50. С. 111–182.
- Божко С.И. 1954. Материалы по биологии размножения дубоноса и зеленушки в условиях искусственных насаждений Савальской лесной дачи // Уч. зап. Ленингр. ун-та. Т. 181. С. 44–50.
- Божко С.И. 1971. К экологии снегиря (*Pyrrhula pyrrhula* L.) в парках Ленинграда // Acta Biol. Univ. Debrecen. Vol. 9. P. 123–130.
- Бойко Н.С., Чигрова Е.Н. 1978. Осенняя миграция и линька юрков на островах Кандакшского залива // Вторая Всесоюзн. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата. Ч. 2. С. 20–21.
- Бокотей А.А. 1991. О гнездовании обыкновенной чечевицы в окрестностях г. Львова // Орнитология. Вып. 25. С. 148–149.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. 1985. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: Уральск. НЦ АН СССР. 228 с.
- Большаков А.А. 2010. Зеленушка *Chloris chloris* — новый гнездящийся и зимующий вид окрестностей Мурманска // Русск. орнит. журн. Т. 19. Вып. 553. С. 365–367.
- Большаков К.В. 1972. Наблюдения за видимыми весенними миграциями птиц на юго-западе Ленинградской области // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграций птиц. № 7. С. 29–43.
- Бурский О.В. 2007. Опыт многолетнего исследования сообщества птиц // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах (Мат-лы совещ.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 25–38.
- Валькюнас Г. 1997. Гемоспоридии птиц // Acta Zoologica Lituanica. Vol. 3–5: a monograph. 607 p.
- Венгеров П.Д. 2001. Экологические закономерности изменчивости и корреляции морфологических структур птиц. Воронеж: Изд-во Воронежск. гос. ун-та. 246 с.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука. 192 с.
- Винокуров А.А. 1992. Редкие и исчезающие животные. Птицы. М.: Высш. шк. 446 с.
- Винтер С.В. 1976. К экологии урагуса уссурийского (*Uragus sibiricus ussuriensis* But.) в Лазовском заповеднике // Вестн. зоол. № 1. С. 33–37.

- Войткевич А.А. 1962. Перо птицы (морфология, развитие, линька и нейро-гормональная регуляция). М.: Изд-во АН СССР. 288 с.
- Воробьев К.А. 1954. Птицы Уссурийского края. М.: Изд-во АН СССР. 360 с.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2015. Анализ эколого-морфологических закономерностей строения основных полей конечного мозга птиц семейства вьюрковых // XIV Междунар. орнит. конф. Сев. Евразии. 1. Тезисы. Алматы. С. 118-119.
- Высоцкий В.Г. 2001. Оценка верности птиц изучаемой территории // Мат-лы конф. «Актуальные проблемы изуч. и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии (XI орн. Конф. Сев. Евразии). Казань: Матбугат йорты. С. 153-154.
- Высоцкий В.Г., Паевский В.А. 2002. Долговременные изменения годовой выживаемости зяблика (*Fringilla coelebs*) в восточной части Балтийского региона // Матер. междунар. симп. «Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата». Казань: Новое знание. С. 200-207.
- Гаврило М.В. 1986. Организация выводков у вьюрка // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докл. I съезда Всесоюз. орнитол. общ-ва и IX Всесоюз. орнитол. конф.. Л. Т. 1. С. 140-141.
- Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. 2005. Верность гнездовой территории у зябликов (*Fringilla coelebs*) на Звенигородской биологической станции // Тр. Звенигородск. биол. станции им. С.Н. Скадовского. М.: Изд-во МГУ. Т. 4. С. 218-220.
- Гаврилов В.М., Добрынина И.Н., Гаврилов В.В. 1984. Демографические аспекты при отлове птиц паутиными сетями в горах Средней Азии и Казахстана // Орнитология. Вып. 19. С. 193-195.
- Гаврилов В.М., Дольник В.Р. 1974. Биоэнергетика и регуляция послебрачной и постювальной линьки у зяблика // Исслед. по биологии птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 55. С. 14-61.
- Гаврилов Л.А., Гаврилова Н.С. 1991. Биология продолжительности жизни. М.: Наука. 280 с.
- Гаврилов Э.И., Губин Б.М., Левин А.С. 1984. Соотношение и последовательность осеннего пролета половозрастных групп некоторых птиц в долине Урала // Миграции птиц в Азии. Фрунзе. Вып. 7. С. 74-96.
- Гаврилов Э.И., Долгушин И.А., Родионов Э.Ф. 1968. О биологии арчовой чечевицы в Заилийском Алатау // Орнитология. Вып. 9. С. 149-157.
- Геодакян В.А. 1974. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // Журн. общ. биол. Т. 35. С. 376-385.
- Гладков Н.А., Дементьев Г.П., Птушенко Е.С., Судилова А.М. 1964. Определитель птиц СССР. М.: Высш. шк. 536 с.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. 2005. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та. 559 с.
- Горошко О.А., Бальжимаева С.Б. 2013. Первое появление зяблика *Fringilla coelebs* в Даурском заповеднике (Забайкальский край) и Муравьевском парке (Амурская область) // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 950. С. 3435.
- Гричик В.В., Шокало С.И. 2004. Материалы по гнездованию клеста-еловика *Loxia curvirostra* в Беларуси // Subbuteo. Т. 7. С. 18-22.
- Грищенко В.Н., Серебряков В.В. 1991. Миграции снегиря на Украине (по данным фенологических наблюдений) // Вестн. зоол. № 3. С. 73-76.
- Губин Б.М. 2012. Орнитологические наблюдения в заповеднике Аксу-Джабаглы // Тр. Аксу-Джабаглинского гос. запов. Алматы: ТОО «Колор». Вып. 10. 249 с.

- Губин Б.М. 2015. Птицы пустынь Казахстана. Часть 1. Алматы. 394 с.
- Дементьев Г.П. 1937. Полный определитель птиц СССР. М.-Л.: КОИЗ. Т. 4. Воробьиные. 334 с.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.). 1954. Птицы Советского Союза. Т. 5. Отряд Воробьиные. М.: Сов. наука. 803 с.
- Дзержинский Ф.Я. 1972. Биомеханический анализ челюстного аппарата птиц. М.: Изд-во МГУ. 155 с.
- Добрынина И.Н. 1982. Повторные находки седоголовых щеглов и королевских вьюрков в СССР // Орнитология. Вып. 17. С. 181.
- Долгушин И.А., Гаврилов Э.И., Родионов Э.Ф. 1968. О гнездовой биологии арчового дубоноса в Казахстане // Тр. Ин-та зоол. АН Казахстана. Алма-Ата. Т. 29. С. 19–31.
- Дольник В.Р. 1975а. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 398 с.
- Дольник В.Р. 1975б. Фотопериодический контроль сезонных циклов веса тела, линьки, половой активности у зяблика (*Fringilla coelebs*) // Зоол. журн. Т. 54. Вып. 7. С. 1048–1057.
- Дольник В.Р. (ред.). 1982. Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. 301 с.
- Дольник В.Р. 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб.: Наука. Т. 179. 360 с.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М. 1972. Фотопериодический контроль годовых циклов у зяблика — мигранта в пределах умеренной зоны // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 11. С. 1685–1697.
- Дольник В.Р., Паевский В.А. 1979. Динамика численности птиц прибалтийских популяций в 1960–1976 гг. // Экология. № 4. С. 59–69.
- Дольник Т.В. 1982. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 18–40.
- Дорогой И.В. 2013. Нашествие шуров и снегирей в Магадан зимой 2012/13 года // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 834. С. 3–7.
- Дурнев Ю.А., Ивушкин В.Е. 1991. Обыкновенный и серый снегирь в зоне симпатрии: экология и механизмы изоляции // Матер. 10-й Всесоюз. Орнит. конф. Ч. 1. С. 71–73.
- Жуков В.С. 2012. К экологии обыкновенной зеленушки *Chloris chloris* на юге Западной Сибири // Русск. орнит. журн. Т. 21. Вып. 807. С. 2603–2605.
- Забелин В.И. 2001. К зимней экологии большой чечевицы *Carpodacus rubicilla* в Туве // Актуальные проблемы изуч. и охраны птиц Вост Европы и Сев. Азии (Матер. конф.). Казань. С. 241–242.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 1999. Изолированное гнездование чижа *Spinus spinus* на севере Нижнего Поволжья // Русск. орнит. журн. Вып. 86. С. 20–21.
- Завьялов Е.В., Табачишин В.Г. 2006. Эколого-морфологическая характеристика зимующих на севере Нижнего Поволжья чечеток // Поволжск. экол. журн. № 2/3. С. 183–187.
- Звонов Б.М. 2004. Акустический образ чечевицы обыкновенной *Carpodacus erythrinus* (Pall.) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 561–565.
- Зеленков Н.В. 2013. Система птиц (Aves: Neornithes) в начале XXI века // Современные проблемы биологической систематики. Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. 2. С. 174–190.
- Зимин В.Б. 1981. К экологии обыкновенной чечевицы (*Carpodacus e. erythrinus* Pall.) в Карелии // Экология наземн. позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 13–31.
- Зимин В.Б. 1988. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 183 с.
- Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В. 1993. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск. 220 с.
- Зубцовский Н.Е., Матанцев В.А., Тюлькин Ю.А. 1989. К изучению филпатрии воробьиных птиц малых сообществ // Экология. № 4. С. 84–86.

- Иваницкий В.В. 1989. Индивидуальное пространство у птиц: структурно-функциональные и экологические аспекты // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 4. С. 83–94.
- Иванов А.И. 1969. Птицы Памиро-Алая. Л.: Наука. 448 с.
- Иванов А.И. 1976. Каталог птиц СССР. Л.: Наука. 276 с.
- Иванов А.И., Штегман Б.К. 1978. Краткий определитель птиц СССР. Изд. 2-е. Л.: Наука. 560 с.
- Ивушкин В.Е. 1998. Демонстративное поведение снегирей Северной Азии // Тр. Байкало-Ленского гос. прир. запов. Вып. 1. С. 67–70.
- Ивушкин В.Е. 2015. Род *Pyrrhula* Brisson, 1760: состав, распространение и особенности экологии // Русск. орнит. журн. Т. 24. Вып. 1143. С. 1679–1738.
- Ильина Т.А. 1982а. Социальное поведение зябликов // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 107–130.
- Ильина Т.А. 1982б. Бюджет времени и поведение зяблика в гнездовой период // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 191–214.
- Ильина Т.А. 1996. Роль энергетики в социальных взаимоотношениях птиц // Орнитология. Вып. 27. С. 98–126.
- Ильичев В.Д., Карташев Н.Н., Шилов И.А. 1982. Общая орнитология. М.: Высш. шк. 464 с.
- Ильичев В.Д., 1991. Семейство вьюрковые. Familia Fringillidae // Фауна мира. Птицы. Справочник. М.: Агропромиздат. С. 274–278.
- Ильяшенко В.Ю. 2015. Птерилография птенцов птиц мира. М.: Т-во научн. изд. КМК. 292 с.
- Иовченко Н.П. 1984. Сроки репродуктивного периода и миграций обыкновенной чечевицы в двух точках ареала // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск: Ч. 2. С. 63.
- Иовченко Н.П. 1986. Экология обыкновенной чечевицы, *Carpodacus erythrinus* (Pall.) в Киргизском Алатау (Тянь-Шань) // Экологич. и фаунистич. исследования птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 147. С. 7–24.
- Иовченко Н.П. 1990. Экология и адаптивные особенности годового цикла арчового дубоноса // Орнитология. Вып. 24. С. 84–94.
- Иовченко Н.П. 1993. Экология седоголового щегла (*Carduelis caniceps* Vig.) в Тянь-Шане // Экология и фауна птиц Палеарктики. Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб. Т. 252. С. 22–53.
- Иовченко Н.П. 2008. Пищевая специализация и адаптивные особенности годовых циклов вьюрковых (Fringillidae, Carduelinae) // Изучение миграций птиц и миграционных стоянок (Матер. юбил. научн. сессии, посвящ. 40-летию Ладожской орнит. станции). СПб. С. 13–15.
- Иовченко Н.П., Носков Г.А. 1983. Весенние миграции чижа в юго-восточном Приладожье // Тез. докл. XI Прибалт. орнит. конф. Таллин. С. 100–101.
- Иовченко Н.П., Смирнов Е.Н. 1987. Постювенальная линька чижа (*Spinus spinus* L.) и особенности её фотопериодической регуляции // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 163. С. 16–33.
- Ирисова Н.Л. 1998. К оологии и начальным этапам постнатального развития некоторых воробьиных птиц высокогорий Алтая // Матер. II Межд. конф. «Актуальные проблемы оологии». Липецк.
- Ирисова Н.Л. 2001. Жемчужный вьюрок в высокогорье Алтая // Орнитология. Вып. 29. С. 233–240.
- Ирисова Н.Л. 2002. Воробьиные птицы высокогорий Алтая. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та. 214 с.
- Ирисова Н.Л., Ирисов Э.А. 1997. Сравнительное исследование биологии гнездования чечевицы *Carpodacus erythrinus* в горах и на равнине // Русск. орнит. журн. Вып. 15. С. 3–16.

- Калякин М.В. 2011. Морфо-функциональные особенности ротового аппарата певчих воробьинообразных птиц (Passeriformes) // Зоол. журн. Т. 90. Вып. 7. С. 811–834.
- Карташев Н.Н. 1974. Систематика птиц. М.: Высш. шк. 362 с.
- Кисленко Г.С. 1968. Китайская зеленушка в Хабаровске // Орнитология. Вып. 9. С. 243–248.
- Кишинский А.А. 1960. К фауне и экологии птиц Териберского района Мурманской области // Тр. Кандалакшск. гос. запов. Вып. 2. С. 122–212.
- Климов С.М. 2003а. Эколого-эволюционные аспекты изменчивости ооморфологических показателей птиц. Липецк: Изд-во Липецкого гос. пед. ун-та. 209 с.
- Климов С.М. 2003б. Форма и окраска яиц вьюрковых птиц северной Палеарктики // Актуальные проблемы оологии. Матер. III Межд. конф. стран СНГ, октябрь 2003 г. Липецк: Изд-во Липецк. гос. пед. ун-та. С. 104–110.
- Климов С.М., Венгеров П.Д., Клишина Е.В. 1994. Изменчивость яиц зяблика как отражение состояния популяции // Экологическая и морфологическая изменчивость животных под влиянием антропогенных факторов. Волгоград: Перемена. С. 104–110.
- Климов С.М., Сарычев В.С., Недосекин В.Ю., Абрамов А.В., Землянухин А.И., Венгеров П.Д., Нумеров А.Д., Мельников М.В., Ситников В.В., Шубина Ю.Э. 1998. Кладки и размеры яиц птиц бассейна Верхнего Дона. Липецк: Изд-во Липецк. гос. пед. ун-та. 120 с.
- Кныш Н.П. 1998. Некоторые черты биологии дубоноса в лесостепье Сумщины // Беркут. Т. 7. № 1–2. С. 70–81.
- Кныш Н.П. 2011. К изучению распространения и биологии европейского вьюрка *Serinus serinus* на северо-востоке Украины // Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи. Труды науч. конф. посвящ. 150-летию со дня рожд. Н.Н. Сомова (1861–1923). Харьков. Ч. 2. С. 452–461.
- Кныш Н.П. 2013. Гнездование зеленушки *Chloris chloris* в лесостепной части Сумской области // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 862. С. 819–822.
- Кныш Н.П., Мальшок В.М. 2015. Европейский вьюрок *Serinus serinus* на северо-востоке Украины (Сумская область): распространение и особенности биологии // Русск. орнит. журн. Т. 24. Вып. 1156. С. 2147–2160.
- Коблик Е.А. 1994а. Сравнительный анализ типов ротового нёба палеарктических овсянок рода *Emberiza* // Современ. орнитология. 1992. М.: Наука. С. 7–30.
- Коблик Е.А. 1994б. Гавайские цветочницы (Drepanididae, Aves): кардиналы или вьюрки? // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 9. С. 97–103.
- Коблик Е.А. 2001. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ. Часть 4. 380 с.
- Коблик Е.А. 2007. Таксономическая ревизия рода *Emberiza sensu lato* L. (Emberizidae, Aves). Комментарии к списку птиц Российской Федерации // Орнитология. Вып. 34(2). С. 141–163.
- Коблик Е.А., Волков С.В., Мосалов А.А. 2014. Современные взгляды на систему воробьеобразных (Passeriformes): спорные решения и «узкие места» // Зоол. журн. Т. 93. Вып. 10. С. 1186–1198.
- Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2006. Окраска оперения птиц: типологизация и эволюция // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 3. С. 266–282.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Т-во научн. изданий КМК. 256 с.
- Ковалев В.А. 2012. К результатам отловов зябликов в юго-восточном Приладожье (Ладожская орнитологическая станция) ловушками Рыбачинского типа // Тр. Нижне-Свирского гос. запов. Вып. 2. С. 81–91.

- Ковшарь А.Ф. 1966. Птицы Таласского Алатау // Тр. гос. заповедника Аксу-Джабаглы. Алма-Ата: Кайнар. Вып. 3. 435 с.
- Ковшарь А.Ф. 1976. Летне-осеннее гнездование клестов на Тянь-Шане как пример приспособления вида-стенофага к условиям существования // Экология. № 3. С. 94–97.
- Ковшарь А.Ф. 1979. Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня. Алма-Ата: Наука Каз. ССР. 311 с.
- Ковшарь А.Ф. 1981. Особенности размножения птиц в субвысокогорье (на материале *Passeriformes* в Тянь-Шане). Алма-Ата: Наука Каз. ССР. 260 с.
- Ковшарь А.Ф., Левин А.С., Губин Б.М. 1982. Нахождение гнёзд жемчужного вьюрка *Leucosticte brandii* на Тянь-Шане // Вестн. зоол. № 5. С. 42–46.
- Ковшарь А.Ф., Некрасов Б.В. 1967. О подъязычных мешках вьюрковых птиц // Орнитология. Вып. 8. С. 320–325.
- Комарова Н.А., Комаров Ю.Е. 1990. О гнездовой биологии кавказских подвидов снегиря и зяблика // Редкие, малочисл. и малоизуч. птицы Сев. Кавказа. Ставрополь. С. 63–69.
- Корбут В., Горецкая М.Я. 1998. Акустическая активность и ритмическая организация пения у некоторых видов воробьиных птиц (*Passeriformes*, *Fringillidae*, *Sylviidae*) // Докл. РАН. Т. 359. № 4. С. 569–571.
- Корелов М.Н., Кузьмина М.А., Гаврилов Э.И., Ковшарь А.Ф., Гаврин В.Ф., Бородихин И.Ф. 1974. Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука Каз. ССР. Т. 5. 480 с.
- Костин Ю.В. 1983. Птицы Крыма. М.: Наука. 240 с.
- Коханов В.Д. 2004. Зелёнушка *Chloris chloris* на крайнем северо-западе России // Русск. орнит. журн. Т. 13. Вып. 260. С. 406–409.
- Коханов В.Д., Гаев Ю.Г. 1970. Материалы по экологии клестов в Мурманской области // Тр. Кандалакшск. гос. запов. Вып. 8. С. 236–274.
- Кузнецов А.А. 1960. О кашмирском красном вьюрке // Орнитология. Вып. 3. С. 351–361.
- Курочкин Е.Н. 2006. Базальная диверсификация пернатых // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 219–232.
- Ларионов В.Ф. 1941. Сокращение периода линьки птиц путем резкого изменения длительности дня // Докл. АН СССР. Т. 32. № 4. С. 227–229.
- Левин А.С., Губин Б.М. 1985. Биология птиц интразонального леса (на примере воробьиных в пойме Урала). Алма-Ата: Наука Каз. ССР. 247 с.
- Леонович В.В. 1976. Миграции и гнездовый консерватизм у некоторых видов птиц со специализированным питанием // Орнитология. Вып. 12. С. 87–94.
- Лобков Е.Г. 1979. К биологии и взаимоотношениям обыкновенной (*Acanthis flammea*) и тундряной (*A. hornemanni*) чечеток на Камчатке // Научн. докл. высш. шк. Биол. н. № 11. С. 64–68.
- Лоскот В.М. 1986а. Внутривидовая дифференциация и концепция подвида в орнитологии // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование (Тез. докл. 9-й Всесоюзн. орнит. конф.). Л. Ч. 2. С. 37–39.
- Лоскот В.М. 1986б. Материалы по птицам окрестностей Ташанты (Юго-Восточный Алтай) // Распространение и биология птиц Алтая и Дальнего Востока. Л.: Наука. С. 44–56.
- Лоскот В.М. 1991. Распространение и образ жизни кавказской большой чечевицы *Carpodacus rubicilla rubicilla* (Güld.) // Эколого-популяционные исследования птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 231. С. 43–115.
- Лоскот В.М., Редькин Я.А., Нечаев В.А. 2013. Распространение, изменчивость окраски оперения и размеров сибирской чечевицы *Carpodacus roseus* (Pallas, 1776) // Тр. Мензбирского орнит. общ-ва. Т. 2. С. 169–207.

- Лукина Е.В. 1966. Певчие и цветные канарейки. М.: Лесная промышленность. 224 с.
- Лухтанов В.А. 2013. Принципы реконструкции филогенезов: признаки, модели эволюции и методы филогенетического анализа // Тр. Зоол. ин-та РАН. Прил. № 2. С. 39–52.
- Ляхов А.Г., Носков А.А. 2012. Гибрид белокрылого клеста *Loxia leucoptera* и чечётки *Acanthis flammea* // Русск. орнит. журн. Т. 21. Вып. 830. С. 3284–3286.
- Мальчевский А.С. 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц европейской части СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. 281 с.
- Мальчевский А.С. 1968. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций птиц // Зоол. журн. Т. 47. Вып. 6. С. 833–842.
- Мальчевский А.С. 1982. Биологические основы звуковой коммуникации птиц // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 7. С. 1000–1008.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана. Л.: Изд. ЛГУ. Т. 2. Певчие птицы. 504 с.
- Международный Кодекс зоологической номенклатуры. 2000. Изд. 4-е. Пер. с англ. и фр. СПб.: Зоол. инст. РАН. 221 с.
- Меженный А.А. 1979. К биологии клестов *Loxia curvirostra* L. и *L. leucoptera* Gm. в Южной Якутии // Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток. С. 64–67.
- Мельников Ю.И. 2015. Зяблик *Fringilla coelebs* в истоке Ангары: особенности освоения территории // Русск. орнит. журн. Т. 24. Вып. 1153. С. 2041–2043.
- Мензбир М.А. 1909. Птицы. СПб.: Брокгауз-Ефрон. 1231 с.
- Миловидов С.П. 1990. Экспансия зеленушки в Западной Сибири // Орнитология. Вып. 24. С. 153–154.
- Миронов С.В. 1996. Перьевые клещи воробьиных Северо-Запада России // Паразитология. Т. 30. Вып. 6. С. 521–539.
- Митропольский М.Г. 2015. Массовый налёт шура *Pinicola enucleator* в город Тюмень зимой 2014/15 года // Русск. орнит. журн. Т. 24. Вып. 1130. С. 1285–1287.
- Михайлов К.Е. 1984. О размножении тундряной чечётки // Орнитология. Вып. 19. С. 205–206.
- Мищенко А.Л. (ред.). 2004. Оценка численности и её динамики для птиц Европейской части России («Птицы Европы-II»). М.: Союз охраны птиц России. 44 с.
- Мосалов А.А. 2001. Эволюция и роль в поведении птиц рисунка оперения // Актуальные проблемы изуч. и охраны птиц Вост. Европы и Сев. Азии. Матер. Межд. конф. Казань. С. 443–444.
- Мянд Р. 1988. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин: Валгус. 193 с.
- Назаренко А.А., Вальчук О.П., Сурмач С.Г. 2001. Взлёт и падение популяции малого черноголового дубоноса в Уссурийском крае на протяжении XX столетия // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России. № 3. С. 134–140.
- Нанкинов Д.Н. 1974. Об экологии обыкновенной чечевицы Ленинградской области // Матер. VI Всесоюз. орнит. конф. М. Ч. 2. С. 92–93.
- Нанкинов Д.Н. 2013а. О минеральном питании клеста-еловика *Loxia curvirostra* // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 854. С. 605–609.
- Нанкинов Д.Н. 2013б. Клёт-еловик *Loxia curvirostra* в Болгарии и обсуждение его миграции, гнездования и питания // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 875. С. 1185–1205.
- Нейфельдт И.А. 1960. Наблюдения над гнездованием уссурийского черноголового дубоноса (*Eophona migratoria migratoria* Hart.) // Зоол. журн. Т. 39. Вып. 4. С. 585–594.
- Нейфельдт И.А. 1970. Пуховые птенцы некоторых азиатских птиц // Орнитологический сборник (к 100-летию со дня рождения академика П.П. Сушкина). Л.: Наука. С. 111–181.

- Некрасов Б.В. 1958. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых вьюрковых птиц. Часть первая // Изв. Казанск. фил. АН СССР, сер. биол. н. № 6. С. 47–68.
- Некрасов Б.В. 1961. О некоторых особенностях строения языка и подъязычного аппарата вьюрковых птиц // Морфология и экология позвоночных животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 29. С. 213–226.
- Некрасов Б.В. 1964. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых вьюрковых птиц. Часть вторая // Природн. ресурсы Волжско-Камского края (животный мир). М.: Наука. С. 134–170.
- Некрасов Б.В. 1968. Функционально-морфологический очерк челюстного аппарата некоторых вьюрковых птиц. Часть третья // Природные ресурсы Волжско-Камского края (животный мир). Казань. Изд. Казанск. ун-та. Вып. 2. С. 94–112.
- Некрасов Б.В. 1978. Морфологические особенности челюстного аппарата вьюрковых (*Fringillidae*), связанные с зерноядностью // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 68. С. 35–175.
- Некрасов Б.В., Олигер Т.И. 1978. Семейство вьюрковые (*Fringillidae*) // Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М.: Наука. С. 175–202.
- Нечаев В.А. 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 747 с.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляр Л.П. 1989. Птицы Белоруссии. Справочник-определитель гнезд и яиц. Минск: Высшая школа. 480 с.
- Новиков Г.А. 1952. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 9. Вып. 4. С. 1155–1198.
- Носков Г.А. 1970. Об особенностях миграционного поведения кочующих видов вьюрковых в зимний период // Матер. 7-й Прибалт. орнит. конф. Рига: Зинатне. Кн. 1. С. 61–64.
- Носков Г.А. 1975. Линька зяблика (*Fringilla coelebs* L.) // Зоол. журн. Т. 54. № 3. С. 413–424.
- Носков Г.А. 1977. Линька зяблика (*Fringilla coelebs* L.). II. Фотопериодическая регуляция и её место в годовом цикле // Зоол. журн. Т. 56. № 11. С. 1676–1686.
- Носков Г.А. 1978. Линька обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) и её фотопериодическая регуляция // Экология. № 1. С. 61–69.
- Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И. 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Тр. Биол. НИИ ЛГУ. Л. № 32. С. 3–86.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 1978. Механизмы фотопериодического контроля линьки у птиц // Вестн. Ленингр. ун-та. № 9. С. 12–22.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 2005. Формы миграционной активности в годовом цикле птиц // Н.П. Иовченко (ред.). Орнитологические исследования в Приладожье. СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 18–60.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 2008. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы её проявления // Зоол. журн. Т. 87. Вып. 4. С. 446–457.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Шибков А.А., Нанкинов Д.Н. 1975. Заметки об экологии крымского зяблика (*Fringilla coelebs solomkoi* Menzb. et Suschk.) // Вестн. Ленингр. ун-та. № 3. С. 11–16.
- Носков Г.А., Смирнов Е.Н. 1979. Экспериментальное исследование фотопериодической регуляции послебрачной линьки обыкновенной зеленушки (*Chloris chloris* L.) // Научн. докл. высш. шк. Биол. н. № 3. С. 38–45.
- Носков Г.А., Шамов С.В. 1983. Канареечный вьюрок (*Serinus serinus*) в Ленинградской области // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграций птиц. № 14. С. 125–129.

- Нумеров А.Д. 2003а. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ. 517 с.
- Нумеров А.Д. 2003б. К вопросу описания окраски птичьих яиц и оценке приспособительного значения // Актуальные проблемы оологии. Матер. III Межд. конф. стран СНГ, октябрь 2003 г. Липецк: Изд-во Липецк. гос. пед. ун-та. С. 139–141.
- Паевский В.А. 1967. О территориальном поведении молодых птиц лесных видов в послегнездовое время // Миграции птиц Прибалтики. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 40. С. 87–95.
- Паевский В.А. 1968. Миграции юрка по данным отлова и кольцевания на Куршской косе // Миграции животных. Л.: Наука. Вып. 5. С. 153–160.
- Паевский В.А. 1969. Количественное соотношение самцов и самок в природе у некоторых видов воробьиных // Орнитология в СССР. Кн. 2. Матер. 5-й Всесоюзн. орнит. конф. Ашхабад: Илым. С. 482–484.
- Паевский В.А. 1970а. Особенности перелетов чижей в Европе // Матер. 7-й Прибалт. орнит. конф. Кн. 1 Рига. С. 69–75.
- Паевский В.А. 1970б. Естественный гибрид зяблика и юрка // Зоол. журн. Т. 49. Вып. 5. С. 798–799.
- Паевский В.А. 1971. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологич. и физиологич. аспекты перелетов птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 50. С. 3–110.
- Паевский В.А. 1975а. Соотношение между внутривидовой изменчивостью и зимним территориальным распределением у воробьиных птиц // Журн. общей биол. Т. 36. № 4. С. 563–568.
- Паевский В.А. 1975б. Соотношение межпопуляционных различий весеннего пролета и прилета европейских воробьиных птиц // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграций птиц. № 9. С. 3–13.
- Паевский В.А. 1976а. Прижизненное определение возраста чижей // Орнитология. Вып. 12. С. 241–242.
- Паевский В.А. 1976б. Популяционно-демографические аспекты миграций птиц // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 9. Миграции птиц. М.: ВИНТИ. С. 8–60.
- Паевский В.А. 1981а. Демографические показатели популяции обыкновенной чечевицы на Куршской косе // Тез. докл. X Прибалт. орнит. конф. Рига. Т. 2. С. 153–155.
- Паевский В.А. 1981б. Выживаемость зябликов (*Fringilla coelebs*) после достижения половозрелости в зависимости от даты их вылупления и размера выводка // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 1. С. 109–114.
- Паевский В.А. 1982а. Возрастная структура воробьиных птиц (Passeriformes, Aves), мигрирующих вдоль восточного побережья Балтийского моря // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 8. С. 1218–1227.
- Паевский В.А. 1982б. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным // В.Р. Дольник (ред.). Популяционная экология зяблика. Л.: Наука. С. 165–190.
- Паевский В.А. 1983. Популяционная динамика птиц. Основные проблемы // Успехи соврем. биол. Т. 96. Вып. 2 (5). С. 296–307.
- Паевский В.А. 1985а. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с.
- Паевский В.А. 1985б. Масса тела и продолжительность жизни птиц // Вестн. зоол. № 2. С. 70–72.
- Паевский В.А. 1986. Соотношение полов в популяции зяблика на Куршской косе // Экологич. и фаунистич. исследования птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 147. С. 39–45.

- Паевский В.А. 1990а. Популяционная динамика птиц по данным отлова на Куршской косе Балтийского моря в течение 27 лет // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 2. С. 80–93.
- Паевский В.А. 1990б. Возрастно-половые особенности территориального распределения мигрирующих птиц // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграций птиц. № 23. С. 46–54.
- Паевский В.А. 1991. Сравнительная демография птиц: современное состояние и основные результаты // Экология. № 4. С. 73–78.
- Паевский В.А. 1992. Влияние расположения гнезд на успешность размножения зяблика (*Fringilla c. coelebs*) // Русск. орнит. журн. Т. 1. С. 103–109.
- Паевский В.А. 1993. Половая структура популяций птиц и ее изменчивость // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 1. С. 85–97.
- Паевский В.А. 1995. Раздельная зимовка и уровень выживаемости возрастно-половых групп некоторых вьюрковых птиц // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 1. С. 129–135.
- Паевский В.А. 1999. Адаптивная сущность миграций: опасны ли для птиц их ежегодные перелеты? // Зоол. журн. Т. 78. Вып. 3. С. 303–310.
- Паевский В.А. 2004. Расселение птиц в Европе: обзор наиболее быстрых экспансий за последние два столетия // А.Ф. Алимов, Н.Г. Богуцкая (ред.). Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.–СПб.: Т-во научн. изданий КМК. С. 186–202.
- Паевский В.А. 2006а. Материалы по орнитофауне Куйвози (Карельский перешеек) за 1995–2005 годы // Русск. орнитол. журн. Т. 15. Вып. 319. С. 471–483.
- Паевский В.А. 2006б. Механизмы динамики численности популяций птиц: проблемы изучения // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Тр. XII Межд. орнит. конф. Сев. Евразии. Ставрополь: Изд-во Ставропольск. гос. унив. С. 12–35.
- Паевский В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.–СПб.: Т-во научн. изданий КМК. 235 с.
- Паевский В.А. 2012. Скорость миграционных передвижений птиц как адаптивное поведение // Журн. общ. биол. Т. 73. № 5. С. 360–376.
- Паевский В.А. 2013а. Филогения и классификация воробьинообразных птиц, Passeriformes // Успехи соврем. биол. Т. 133. № 4. С. 401–416.
- Паевский В.А. 2013б. Традиционные и современные представления о филогении и классификации воробьинообразных птиц // Матер. межд. конф. памяти Е.Н. Курочкина «Проблемы эволюции птиц (систематика, морфология, экология и поведение)». М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 156–160.
- Паевский В.А. 2013в. Скорость миграционных передвижений европейских вьюрковых птиц // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 843. С. 283–287.
- Паевский В.А. 2014. Филогенетические отношения вьюрковых птиц (Fringillidae, Aves) в свете молекулярных данных: краткий обзор // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Тр. III Всерос. научно-практ. конф., сент. 2014 г., пос. Листвянка, Иркутской обл. Иркутск: Изд-во Ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. С. 248–253.
- Паевский В.А. 2015. Обзор проблем систематики вьюрковых птиц (Fringillidae, Passeriformes) // Зоол. журн. Т. 94. № 2. С. 221–232.
- Паевский В.А., Виноградова Н.В., Шаповал А.П., Шумаков М.Е., Яблонкевич М.Л. 1990. Материалы по гнездовой орнитофауне низовьев Амударьи и озера Каратерен // Орнитологические исследования в Палеарктике. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 210. С. 63–72.
- Паевский В.А., Шаповал А.П. 2013. Падение доли возвратов колец от окольцованных птиц на протяжении последних 50 лет: каковы причины этого явления? // Орнитология. Вып. 38. С. 24–31.

- Панов Е.Н. 1973. Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение). Новосибирск: Наука, Сиб. отд. 376 с.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.
- Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 424 с.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.
- Панов Е.Н. 2014. Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания. М.: Т-во научн. изданий КМК. 412 с.
- Панов И.Н., Чернецов Н.С., Шавлохов А.К. 2004. Об оседлости зябликов (*Fringilla coelebs*) с территории Абхазии // Биол. разнообразие Кавказа. Нальчик. Т. 1. С. 191–194.
- Плешак Т.В. 2001. Инвазия чечётки *Acanthis flammea* в Архангельской области в 2000 году // Русск. орнит. журн. Вып. 131. С. 94–95.
- Полозов С.А. 1990. Заметки по гнездовому, социальному и кормовому поведению пустынного снегиря в Западном Копетдаге // Орнитология. Вып. 24. С. 132–133.
- Портенко Л.А. 1960. Птицы СССР. Часть IV. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 415 с.
- Потапов Р.Л. 1963. О биологии горного вьюрка (*Leucosticte arctica pamirensis* Sev.) на Памире // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 5. С. 716–726.
- Потапов Р.Л. 1966. Птицы Памира // Биология птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т. 39. С. 1–119.
- Потапов Р.Л. 2006. Встречи горной коноплянки *Cannabina flavirostris* в Ленинградской области // Русск. орнит. журн. Т. 15. Вып. 318. С. 449–456.
- Преображенская Е.С. 1998. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: Т-во научн. изданий КМК. 201 с.
- Прокофьева И.В. 1963. Материалы по питанию зяблика в Ленинградской области // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена. Сер. биол. Вып. 230. С. 71–86.
- Прокофьева И.В. 1997. Роль животных кормов в питании семенных вьюрковых // Русск. орнит. журн. Вып. 13. С. 3–9.
- Прокофьева И.В. 2008. О гнездовой биологии зеленушки *Chloris chloris* // Русск. орнит. журн. Т. 17. Вып. 450. С. 1688–1692.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во Моск. ун-та. 461 с.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С. 2005. Птицы равнин Северной Евразии. Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука. 304 с.
- Редькин Я. А., Коновалова М.В. 2005. К вопросу о внутривидовой систематике коноплянки *Acanthis cannabina* (Linnaeus, 1758) // Орнитология. Вып. 32. С. 13–22.
- Резанов А.Г. 2004. Оценка качественного разнообразия кормового поведения зяблика *Fringilla coelebs* // Русск. орнит. журн. Т. 13. Вып. 269. С. 727–748.
- Рыжановский В.Н. 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та. 288 с.
- Рыжановский В.Н. 2008. О попытках гнездования некоторых вьюрковых на путях весенней миграции // Русск. орнит. журн. Т. 17. Вып. 418. С. 731–733.
- Рыжановский В.Н. 2010. Экология и годовой цикл юрка *Fringilla montifringilla* в Нижнем Приобье. 1. Предгнездовой и гнездовой периоды // Русск. орнит. журн. Т. 19. Вып. 583. С. 1211–1225.
- Рымкевич Т.А. (ред.). 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. 302 с.
- Рябицев В.К. 1993. Территориальные отношения и динамика сообщества птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, Уральск. отд. 296 с.

- Рябицев В.К. 2014. Птицы Сибири. Справочник-определитель в двух томах. М.-Екатеринбург: Кабинетный ученый. Т. 1. 438 с.; Т. 2. 452 с.
- Сапетина И.М. 2009. Птицы Окского заповедника и сопредельных территорий (биология, численность, охрана). М.: Т-во науч. изд. КМК. Т. 2. Воробьиные птицы. 172 с.
- Сарычев В.А., Можарова Л.Ю. 2001. Биология размножения зяблика *Fringilla coelebs* L. в заповеднике “Галичья гора” // Тр. Асоц. особо охраняемых природ. территорий Центр. Черноземья России. Тула. № 2. С. 111–115.
- Симкин Г.Н. 1972. О биологическом значении пения птиц // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. № 1. С. 34–43.
- Симкин Г.Н. 1982. Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц // Орнитология. Вып. 17. С. 36–53.
- Смирнов Е.Н. 1983. О размножении клеста-еловика в Ленинградской области // Периодические явления в жизни животных. М. С. 96–109.
- Смирнов Е.Н. 1986. Послебрачная линька шегла (*Carduelis carduelis* L.) и её фотопериодический контроль // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. Биол. Вып. 1. С. 3–9.
- Смирнов Е.Н., Далецкая К.К. 1991. Фотопериодический контроль послебрачной линьки шуров // Матер. X Всесоюзн. орнит. конф. Витебск. Ч. 2. Кн. 2. С. 218–219.
- Соколов Л.В. 1976. Сроки образования связи с районом будущего гнездования у некоторых перелетных воробьиных птиц на Куршской косе // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 3. С. 395–401.
- Соколов Л.В. 1986. Филопатрия и дисперсия у зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 10. С. 1544–1551.
- Соколов Л.В. 1988. Филопатрия перелетных птиц // Орнитология. Вып. 23. С. 11–25.
- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия у птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 230. 233 с.
- Соколов Л.В. 1999. Популяционная динамика воробьиных птиц // Зоол. журн. Т. 78. Вып. 3. С. 311–324.
- Соколов Л.В. 2006. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 3. С. 317–341.
- Соколов Л.В. 2007. Глобальное потепление климата и динамика численности пролетных популяций птиц в Европе // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах (Матер. совещ.). М.: ИПЭЭ РАН. С. 8–24.
- Соколов Л.В. 2010. Климат в жизни растений и животных. СПб.: Тесса. 344 с.
- Соколов Л.В., Бауманис Я., Лейвитс А., Полуда А.М., Ефремов В.Д., Марковец М.Ю., Шаповал А.П. 2001. Изменение численности воробьиных птиц в Европе во второй половине 20 века // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Тр. межд. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань: Магариф. С. 187–212.
- Сотников В.Н. 2008. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Воробьинообразные. Киров: Триада плюс. Т. 2. Ч. 2. 432 с.
- Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ «Академкнига». 808 с.
- Сушкин П.П. 1923. К систематике Fringillidae // Тр. I Всероссийск. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Пг. С. 32–33.
- Терновский Д.В. 1954. Зимнее гнездование клестов // Бюл. Моск. общ-ва испыт. прир. Нов. сер. Отд. биол. Т. 59. Вып. 1. С. 37–40.
- Титов С.В., Муравьев И.В., Логунова И.Ю., 1997. К вопросу изучения пигментации скорлупы яиц. // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 10. С. 1185–1192.

- Урядова Л.П. 1998. Успех размножения некоторых вьюрковых птиц // Орнитология. Вып. 28. С. 192–198.
- Формозов А.Н., Осмоловская В.И., Благодосклон К.Н. 1950. Птицы и вредители леса. М.: Изд-во Моск. общ-ва испыт. прир. 182 с.
- Хлебосолов Е.И., Захаров Р.А. 1997. Трофические и пространственные отношения зяблика (*Fringilla coelebs*) и юрка (*F. montifringilla*) в северо-западной Карелии // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 9. С. 1066–1072.
- Хохлова Т.Ю., Морошенко Н.В. 1976. Размножение чечёток в июле–августе 1975 г. в южной Карелии // Матер. IX Прибалт. орнит. конф. Вильнюс. С. 279–282.
- Хохлова Т.Ю., Сазонов С.В., Сухов А.В. 1983. Обыкновенный дубонос *Coccothraustes coccothraustes* (L.) в Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 41–52.
- Храбрый В.М. 2012. Санкт-Петербург // В.М. Храбрый (отв. ред.). Птицы городов России. СПб.; М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 413–461.
- Цвельх А.Н., Яблоновская-Грищенко Е.Д. 2012. Песенный репертуар крымского зяблика *Fringilla coelebs* L. (Fringillidae) и сравнительный анализ особенностей вокализации подвидов *F.c. solomkoi*, *F.c. coelebs* и *F.c. caucasica* // Вестн. зоол. Т. 46. № 6. С. 551–559.
- Черенков С.Е. 1998. Полнота однократных учетов численности лесных воробьиных птиц в гнездовой период // Зоол. журн. Т. 77. № 4. С. 474–485.
- Чернецов Н.С. 2010. Миграция воробьиных птиц: остановки и полёт. М.: Т-во научн. изданий КМК. 173 с.
- Шаповал А.П. 2012. Находка кладки из семи яиц у зеленушки *Chloris chloris* на западе Полтавской области // Русск. орнит. журн. Т. 21. Вып. 730. С. 383–384.
- Шаповал А.П. 2014. Линька маховых у некоторых видов вьюрковых Fringillidae на западе Полтавской области // Русск. орнит. журн. Т. 23. Вып. 966. С. 396–399.
- Шаповал А.П., Соколов Л.В., Косарев В.В., Марковец М.Ю., Ефремов В.Д. 2006. Феномен летней миграции чижей на восточном побережье Балтийского моря // Орнит. исслед. в Сев. Евразии. Тез. XII Межд. орнит. конф. Сев. Евразии. Ставрополь. С. 570–571.
- Шипунова М.В. 1972. К экологии сибирского вьюрка на Алтае // Орнитология. Вып. 10. С. 396–399.
- Шохрин В.П. 2013. Массовый залёт шуров *Pinicola enucleator* в юго-восточное Приморье // Русск. орнит. журн. Т. 22. Вып. 852. С. 563–566.
- Шукуров Э.Д. 1986. Птицы еловых лесов Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим. 155 с.
- Шульпин Л.М. 1940. Орнитология. Л.: Изд-во ЛГУ. 555 с.
- Шульпин Л.М. 1939. Экологический очерк птиц Алма-Атинского государственного заповедника // Тр. Алма-Атинск. гос. запов. Алма-Ата. Вып. 1. 150 с.
- Шумаков М.Е., Виноградова Н.В., Паевский В.А. 1972. Линька и формирование миграционного состояния у зябликов (*Fringilla coelebs*) из ранних и поздних выводков, выращенных в неволе // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 1. С. 113–118.
- Шумаков М.Е., Паевский В.А., Сухов А.В. 1975. Этолого-физиологические реакции транзитных мигрантов (*Fringilla montifringilla*) при длительной задержке на промежуточной точке трассы // Матер. Всесоюзн. конф. по миграциям птиц. М.: Изд-во МГУ. Ч. 2. С. 94–97.
- Шурупов И.И. 1983. Особенности размножения некоторых вьюрковых птиц в лесной зоне европейской части РСФСР // Периодические явления в жизни животных. М. С. 110–115.
- Шурупов И.И. 1986. Успешность гнездования трёх видов вьюрковых птиц в связи с состоянием их численности // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использова-

- ние. Тез. докл. I съезда Всесоюзн. орнитол. общ-ва и IX Всесоюзн. орнитол. конф. Л. Ч. 2. С. 348–349.
- Шутов С.В. 1989. Территориальный консерватизм, дисперсия массовых видов воробьиных на Приполярном Урале и некоторые закономерности их широтного изменения // Экология. № 4. С. 69–74.
- Шутова Е.В., Ладыжев Л.С. 2009. Материалы по гнездованию и питанию снегиря *Pyrrhula pyrrhula* на островах Кандалакшского залива (Белое море) // Русск. орнит. журн. Т. 18. Вып. 465. С. 263–272.
- Юдин К.А. 1970. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 47. С. 32–66.
- Юдин К.А. 1978. Классические морфологические признаки и современная систематика птиц // Систематика и биология редких и малоизученных птиц. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т. 76. С. 3–8.
- Яковлева М.В. 2011. Многолетняя динамика численности птиц в лесах заповедника «Кивач» // Тр. гос. природн. запов. «Кивач». Петрозаводск. Вып. 5. С. 185–198.
- Alerstam T. 2003. Bird migration speed // P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein (eds.). Avian Migration. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 253–267.
- Alström P., Olsson U., Lei F., Wang H.T. Gao W., Sundberg P. 2008. Phylogeny and classification of Old World Emberizini (Aves, Passeriformes) // Mol. Phylogen. Evol. Vol. 47. P. 960–973.
- Amadon D. 1950. The Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepaniidae) // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 95. P. 151–262.
- Anderson M. 1980. Nomadism and site tenacity as alternative reproductive tactics in birds // J. Anim. Ecol. Vol. 49. P. 175–184.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton Univ. Press. 624 p.
- Arkipov V., Koschkar S., Noah T. 2013. The first record of Pine Siskin *Carduelis pinus* in Eurasia // BirdingAsia. Vol. 20. P. 104–105.
- Arnaiz-Villena A., Alvarez-Tejado M., Ruiz-del-Valle V., Garcia-de-la-Torre C., Varela P., Recio M.J., Ferre S., Martinez-Laso J. 1998. Phylogeny and rapid Northern and Southern Hemisphere speciation of goldfinches during the Miocene and Pliocene Epochs // Cell. Mol. Life Sci. Vol. 54. P. 1031–1041.
- Arnaiz-Villena A., Alvarez-Tejado M., Ruiz-del-Valle V., Garcia-de-la-Torre C., Varela P., Recio M.J., Ferre S., Martinez-Laso J. 1999. Rapid radiation of Canaries (Genus *Serinus*) // Mol. Biol. Evol. Vol. 16. P. 2–11.
- Arnaiz-Villena A., Guillen J., Ruiz-del-Valle V., Lowy E., Zamora J., Varela P., Stefani D., Allende L.M. 2001. Phylogeography of crossbills, bullfinches, grosbeaks, and rosefinches // Cell. Mol. Life Sci. Vol. 58. P. 1–8.
- Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V., Gonzalez J., Reguera R., Wink M., Serrano-Vela J.I. 2007a. Bayesian phylogeny of Fringillinae birds: status of the singular African oriole finch *Linurgus olivaceus* and evolution and heterogeneity of the genus *Carpodacus* // Acta Zool. Sinica. Vol. 53. No. 5. P. 826–834.
- Arnaiz-Villena A., Ruiz-del-Valle V., Moscoso J., Serrano-Vela J.I., Zamora J. 2007b. mtDNA Phylogeny of North American *Carduelis pinus* group // Ardeola. Vol. 54. P. 1–14.
- Arnaiz-Villena A., Moscoso J., Ruiz-del-Valle V., Gonzalez J., Reguera R., Ferri A., Wink M., Serrano-Vela J.I. 2008. Mitochondrial DNA Phylogenetic Definition of a Group of “Arid-Zone” *Carduelini* Finches // Open Ornith. J. Vol. 1. P. 1–7.
- Arnaiz-Villena A., Areces C., Rey D., Enriquez-de-Salamanka M., Alonso-Rubio J., Ruiz-del-Valle V. 2012. Three different North American Siskin/Goldfinch evolutionary radiations

- (Genus *Carduelis*): Pine Siskin green morphs and European Siskins in America // Open Ornith. J. Vol. 5. P. 73–81.
- Arnaiz-Villena A., Ruiz-del-Valle V., Gomez-Prieto P., Rey D., Enriquez-de-Salamanca M., Marco J., Muñiz E., Martín-Villa M., Areces C. 2014. *Carduelini* New Systematics: Crimson-winged Finch (*Rhodopechys sanguineus*) is included in “Arid-Zone” *Carduelini* Finches by mitochondrial DNA Phylogeny // Open Ornith. J. Vol. 7. P. 55–62.
- Asensio B., Carrascal L.M. 1990. Demography of finch populations from Northern and Central Europe wintering in the Iberian peninsula. A test of the survival-fecundity hypothesis // Folia zool. Vol. 39. P. 125–130.
- Askins R.A., Lynch J.F., Greenberg R. 1990. Population declines in migratory birds in eastern North America // Current Ornithology. Vol. 7. P. 1–57.
- Austin O.L., Jr. 1968. Evening Grosbeak, *Coccothraustes vespertinus* // Smithsonian Inst. US Nat. Mus. Bull. No. 237. Pt. 1. P. 206–237.
- Badyaev A.V., Hill G.E. 1999. Variation in avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology // N.J. Adams, R.H. Slotow (eds.). Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg. P. 1687–1705.
- Badyaev A.V., Hill G.E., Weckworth B. V. 2002. Species divergence in sexually selected traits: Increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches // Evolution (USA). Vol. 56. P. 412–419.
- Badyaev A.V., Martin T.E. 2000. Sexual dimorphism in relation to current selection in the house finch // Evolution (USA). Vol. 54. P. 987–997.
- Balter M. 1997. Morphologists learn to live with molecular upstarts // Science. Vol. 276. No. 5315. P. 1032–1034.
- Bairlein F. 1979. Analyse der Ortsbewegungen in Süddeutschland beringter Gimpel *Pyrrhula pyrrhula* // Vögelwarte. Bd. 30. H. 1. S. 1–6.
- Barker F.K., Cibois A., Schikler P., Feinstein J., Cracraft J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 101. P. 11040–11045.
- Barker F.K., Burns K.J., Klicka J., Lanyon S.M., Lovette I.J. 2013. Going to extremes: Contrasting rates of diversification in a recent radiation of New World passerine birds // Syst. Biol. Vol. 62. P. 298–320.
- Barraclough T.G., Harvey P.H., Nee S. 1995. Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds // Proc. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 259. P. 211–215.
- Benkman C.W. 1990. Intake rates and the timing of Crossbill reproduction // Auk. Vol. 107. No 2. P. 376–386.
- Benkman C.W. 1994. Comments on the ecology and status of the Hispaniola Crossbill (*Loxia leucoptera megaplaga*), with recommendation for its conservation // Carib. J. Sci. Vol. 30. P. 250–254.
- Bent A.C., Austin O.L., Jr. 1968. Life histories of North American cardinals, grosbeaks, buntings, towhees, finches, sparrows, and allies: Order Passeriformes, family Fringillidae. 3 Parts // Washington: Smithsonian Inst. Press U.S. Natl. Mus. Bull. No. 237. 1889 p.
- Berthold P. 2001. Bird migration: a general survey. 2nd ed. Oxford: Oxford Univ. Press. 239 p.
- Berthold P., Helbig A.J. 1992. The genetic of bird migration: stimulus, timing, and direction // Ibis. Vol. 134, suppl. P. 35–40.
- Berthold P., Fiedler W., Schlenker R., Querner U. 1998. 25-year study of the population development of Central European songbirds: A general decline, most evident in long-distance migrants // Naturwiss. Bd. 85. S. 350–353.
- Berthold P., Querner U. 1979. Über Bestandsentwicklung und Fluktuationsrate von Kleinvogelpopulationen: Fünfjährige Untersuchungen in Mitteleuropa // Ornith. fenn. Bd. 56. H. 2–3. S. 110–123.

- Bledsoe A.H. 1988. Nuclear-DNA evolution and phylogeny of the New World 9-primaried oscines // *Auk*. Vol. 105. No 3. P. 504–515.
- Blümel H. 1976. Der Grünfink. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 80 S.
- Bock W.J. 1960. The palatine process of the premaxilla in the Passeres // *Bull. Mus. Comp. Zool.* Vol. 122. P. 361–488.
- Bochenski Z.M., Tomek T., Wertz K., Swidnicka E. 2013. The third nearly complete passerine bird from the early Oligocene of Europe // *J. Ornithol.* Vol. 154. No 43. P. 923–931.
- Boles W.E. 1995. The world's oldest songbird // *Nature*. Vol. 374. P. 21–22.
- Bond J. 1979. Birds of the West Indies. London: Collins. 256 p.
- Böhning-Gaese K., Halbe B., Lemoine N., Oberrath R. 2000. Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds // *Evolutionary Ecology Research*. Vol. 2. P. 823–839.
- Bozhko S.I. 1980. Der Karmingimpel. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 124 S.
- Bout R.G., van der Meij M. 2001. Seed husking performance in finches // *J. Morphol.* Vol. 248. No. 3. P. 209.
- Breitwisch R. 1989. Mortality patterns, sex ratios and parental investment in monogamous birds // *Current Ornithology*. Vol. 6. P. 1–50.
- Brichetti P., Fracasso G. 2013. *Ornitologia Italiana*. Bologna: Oasi A. Perdisa Editore. Vol. 8. Sturnidae–Fringillidae. 445 p.
- Burns K. J. 1997. Molecular systematics of tanagers (Thraupinae): Evolution and biogeography of a diverse radiation of neotropical birds // *Mol. Phylogen. Evol.* Vol. 8. P. 334–348.
- Busse P. 1984. Key to sexing and ageing of European Passerines // *Beiträge zur Naturkunde Niedersachsens*. 37 Jg. Sonderheft. S. 1–224.
- Busse P. 1994. Population trends of some migrants at the southern Baltic coast — autumn catching results 1961–1990 // *Ring*. Vol. 16. No. 1–2. P. 115–158.
- Cardillo M. 1999. Latitude and rates of diversification in birds and butterflies // *Proc. R. Soc. London. Ser. B*. Vol. 266. P. 1221–1225.
- Catry P., Encarnacao V., Araujo A., Fearon P., Armelin M., Delaloye P. 2004. Are long-distance migrant passerines faithful to their stopover sites? // *J. Avian Biol.* Vol. 35. No 2. P. 170–181.
- Clancey P.A. 1964. *The Birds of Natal and Zululand*. Edinburgh and London: Oliver & Boyd. 511 p.
- Clarke A.L., Saether B.-E., Røskoft E. 1997. Sex biases in avian dispersal: a reappraisal // *Oikos*. Vol. 79. P. 429–438.
- Clement P., Harris A., Davis J. 1993. *Finches & Sparrows*. London: A. & Black. Christopher Helm. 500 p.
- Clutton-Brock T.H. 1986. Sex-ratio variation in birds // *Ibis*. Vol. 128. No 3. P. 317–329.
- Cody M.L. 1966. A general theory of clutch size // *Evolution*. Vol. 20. P. 174–184.
- Collar N.J., Gonzaga L.P., Krabbe N., Madroño Nieto A., Naranjo L.G., Parker T.A., III, Wege D.C. 1992. *Threatened Birds of the Americas*. The ICBP/IUCN Red Data Book. 3d ed. Part 2. Washington: Smithsonian. Inst. Press. 1150 p.
- Collar N., Newton I., Clement P., Arkhipov V. 2010. Family Fringillidae (Finches) // del Hoyo J., Elliot A., Christie D.A. (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 15. Weavers to New World Warblers. Barcelona: Lynx Ed. P. 512–617.
- Conway C.J., Martin T.E. 2000. Effects of ambient temperature on avian incubation behavior // *Behav. Ecol.* Vol. 11. P. 178–188.
- Cooch E., White G. 2006. Program MARK: A Gentle Introduction. Fifth Ed. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>

- Cracraft J. 2001. Avian evolution, Gondwana biogeography and the Cretaceous-Tertiary mass extinction event // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 268. P. 459–469.
- Cracraft J. 2014. Avian higher-level relationships and classification: Passeriformes // Dickinson E.C., Christidis L. (eds.). 2014. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th Ed. Vol. 2. Eastbourne, U.K. P. xvii–xlv.
- Cramp S., Perrins C.M. (eds.). 1994. The Birds of the Western Palearctic. Oxford –New York: Oxford Univ. Press. Vol. 8. Crows to Finches. 899 p.
- Crick Y.Q., Dudley C., Glue D.E. 1997. UK birds are laying eggs earlier // Nature. Vol. 388. P. 526.
- Cristol D.A., Baker M.B., Carbone C. 1999. Differential migration revisited: Latitudinal segregation by age and sex classes // Current Ornithology. Vol. 15. P. 33–88.
- Crochet P.-A., Joynt G. 2012. AERC list of Western Palearctic birds. December 2012 version. Available at <http://www.aerc.eu/tac.html>
- Csörgő T., Molnár Z. 1991. Winter homing of Greenfinch (*Carduelis chloris*) // Ornis Hungarica. Vol. 1. P. 45–46.
- Curio E. 1989. Some aspects of avian mortality patterns // Mitt. Zool. Mus. Berl. Bd. 65/ Suppl.: Ann. Orn. No. 13. P. 47–70.
- Darwin Ch. 1895. The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray, Albemarle str. Sixth ed. 432 p.
- Deeming D.C. (ed.). 2002. Avian incubation: behaviour, environment, and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Del Hoyo J., Elliott J.A., Christie D. (eds.). 2010. Handbook of the birds of the world. Barcelona: Lynx Editions. Vol. 15: Weavers to New World warblers. 880 p.
- Dickinson E.C. (ed.). 2003. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 3rd ed. London: Christopher Helm. 1039 p.
- Dickinson E.C., Christidis L. (eds.). 2014. The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th ed. Eastbourne, U.K.: Aves Press. Vol. 2. 752 p.
- Dietzen C., Voigt C., Wink M., Gahr M., Leitner S. 2006. Phylogeography of island canary (*Serinus canaria*) populations // J. Ornithol. Vol. 147. No 3. P. 485–494.
- Dixon A., Haffield J.P. 2013. Seed availability and timing of breeding of Common Crossbills *Loxia curvirostra* at Sitka Spruce *Picea sitchensis* dominated forestry plantations // Ardea. Vol. 101. No 1. P. 33–38.
- Dobson A. 1990. Survival rates and their relationship to life-history traits in some common British birds // Current Ornithology. Vol. 7. P. 115–146.
- Dolnik V.R., Gavrilov V.M. 1979. Bioenergetics of molt in the Chaffinch *Fringilla coelebs* // Auk. Vol. 96. No 2. P. 253–264.
- Domaniewski J. 1918. Die Stellung des *Urocynchramus pylzowi* Przew. in der Systematik // J. Ornithol. Bd. 66. H. 4. S. 421–424.
- Donald P.F. 2007. Adult sex ratios in wild bird populations // Ibis. Vol. 149. No 4. P. 671–692.
- Drent R.H. 1975. Incubation // D.S. Farner, J.R. King (eds.). Avian biology. Vol. 5. New York: Academic Press. P. 333–420.
- Drovetski S.V., Zink R.M., Mode N.A. 2009. Patchy distributions belie morphological and genetic homogeneity in rosy-finches // Mol. Phylogen. Evol. Vol. 50. P. 437–445.
- Dunning J.B. 2008. CRC Handbook of Avian Body Masses. 2nd ed. London, New York. 655 p.
- Eber G. 1956. Vergleichende Untersuchungen über die Ernährung einiger Finkenvögel // Biol. Abh. H. 13/14. S. 1–60.
- Edelaar P. 2008. Assortative mating also indicates that Common Crossbill *Loxia curvirostra* vocal types are species // J. Avian Biol. Vol. 39. No 1. P. 9–12.

- Ellegren H. 1993. Speed of migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden // *Ornis Scand.* Vol. 24. No 3. P. 220–228.
- Enemar A. 1969. On the Redpoll *Carduelis flammea* in the Ammarnäs area, Swedish Lapland, in 1968 // *Vår Fågelvärld.* Vol. 28. No 3–4. P. 230–235.
- Ericson P.G.P., Christidis L., Cooper A., Irestedt M., Jackson J., Johansson U.S., Norman J.A. 2002. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* Vol. 269. P. 235–241.
- Ericson P.G.P., Irestedt M., Johansson U.S. 2003. Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds // *J. Avian Biol.* Vol. 34. No 1. P. 3–15.
- Ericson P.G.P., Johansson U.S. 2003. Phylogeny of Passerida (Aves: Passeriformes) based on nuclear and mitochondrial sequence data // *Mol. Phylogen. Evol.* Vol. 29. P. 126–138.
- Ericson P.G.P., Johansson U.S., Parsons T.J. 2000. Major divisions in oscines revealed by insertions in the nuclear gene *c-myc*: a novel gene in avian phylogenetics // *Auk.* Vol. 117. No 4. P. 1069–1078.
- Eriksson K. 1970a. Wintering and autumn migration ecology of the Brambling *Fringilla montifringilla* // *Sterna.* Vol. 9. No 2. P. 77–90.
- Eriksson K. 1970b. Age, mortality and average expectation of life in the Siskin *Carduelis spinus* // *Sterna.* Vol. 9. No 4. P. 207–212.
- Evenden F.G. 1957. Observations on nesting behavior of the House Finch // *Condor.* Vol. 59. No 2. P. 112–117.
- Feduccia A. 1995. Explosive evolution in Tertiary birds and mammals // *Science.* Vol. 267. No. 5198. P. 637–638.
- Figuerola J., Domenech J., Senar J.C. 2003. Plumage colour is related to ectosymbiont load during moult in the serin, *Serinus serinus*: an experimental study // *Animal Behaviour.* Vol. 65. P. 551–557.
- Ford N.L. 1983. Variation in mate fidelity in monogamous birds // *Current Ornithology.* Vol. 1. P. 329–356.
- Fox A.D. 2006. Invasion of Bullfinches *Pyrrhula pyrrhula* in western Europe in 2004: a mix of local, “trumpeting” birds and others of unknown origin // *Bird Study.* Vol. 53. No 3. P. 294–302.
- Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C., Jansson L., Wenniger T. 2010. EURING list of longevity records for European birds // www.euring.org/data_and_codes/longevity.htm
- Freeman B.G., Class A.M., Olaciregui C.A., Botero-Delgadillo E. 2012. Breeding biology of the Blue-naped Chlorophonia (*Chlorophonia cyanea*) in the Santa Marta Mountains // *Ornitología Colombiana.* Vol. 12. P. 10–16.
- French N.R. 1954. Notes on breeding activities and on gular sacs in the Pine Grosbeak // *Condor.* Vol. 56. No 2. P. 83–85.
- Frith H.J. 1957. Clutch size in the Goldfinch // *Emu.* Vol. 57. No 4. P. 287–288.
- Fürbringer M. 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Bd. 1, 2. Amsterdam – Jena: Von Holkema. 1706 S.
- Gadow H. 1893. Vögel. II. Systematischer Theil // *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs.* Leipzig: C.F. Winter. Bd. 6. Abt. 4. 303 S.
- Gatter W. 1976. Über den Wegzug des Gimpels *Pyrrhula pyrrhula*: Geschlechtverhältniss und Einfluss von Witterungsfaktoren // *Vogelwarte.* Bd. 28. H. 3. S. 165–170.
- Gauthreaux S.A., Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems // In: Farner D.S., King J.R., Parkes K.C. (Eds.) *Avian Biology.* Vol. 6. P. 93–168.
- Ghigi A. 1958. L'uccellagione in Italia // *Vie Italia.* Vol. 64. P. 1293–1300.
- Gholamhosseini A., Vardakis M., Aliabadian M., Nijman V., Vonk R. 2013. Hybridization between sister taxa versus non-sister taxa: a case study in birds // *Bird Study.* Vol. 60. No 2. P. 195–201.

- Gill F., Donsker D. (eds.). 2014. IOC World Bird List. Version 4.1. doi: 10.14344/IOC.ML.4.1.
- Gissing G.J., Crease T.J., Middleton L.A. 1998. Extrapair paternity associated with reneating in the American Goldfinch // *Auk*. Vol. 115. No 1. P. 230–234.
- Godfrey W.E. 1966. The Birds of Canada // Ottawa, National Mus., Bull. No. 203. Biol. Ser. No. 73. 428 p.
- Gonzalez C. 1995. Action plan for the Blue Chaffinch *Fringilla teydea* // BirdLife International / SEO/BirdLife Spain, Tenerife. P. 1–14.
- Gowaty P.A. 1985. Multiple parentage and apparent monogamy in birds // P.A. Gowaty, D.W. Mock (eds.). Avian monogamy. Ornithol. Monographs. No. 37. P. 11–21.
- Gray A. 1958. Bird Hybrids. UK: Alva. 390 p.
- Greenwood P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Anim. Behavior*. Vol. 28. P. 1140–1162.
- Greenwood P.J., Harvey P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 13. P. 1–21.
- Gregory R.D., Gibbons D.W., Donald P.F. 2004. Bird census and survey techniques // W.J. Sutherland, I. Newton, R.E. Green (eds.). Bird Ecology and Conservation. New York: Oxford Univ. Press. P. 17–55.
- Griebeler E.M., Caprano T., Böhning-Gaese K. 2010. Evolution of avian clutch size along latitudinal gradients: do seasonality, nest predation or breeding season length matter? // *J. Evol. Biol.* Vol. 23. P. 888–901.
- Groth J.G. 1998. Molecular phylogenetics of finches and sparrows: consequences of character state removal in cytochrome *b* sequences // *Mol. Phylogen. Evol.* Vol. 10. P. 377–390.
- Groth J.G. 2000. Molecular evidence for the systematic position of *Urocynchramus pylzowi* // *Auk*. Vol. 117. No 3. P. 787–791.
- Haartman L., von. 1971. Population dynamics // D.S. Farner, J.R. King (eds.). Avian Biology. New York-London: Academic Press. Vol. 1. P. 391–459.
- Hackett S.J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C., Braun E.L., Braun M.J., Chojnowski J.L., Cox W.A., Han K.-L., Harshman J., Huddleston C.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F., Steadman D.W., Witt C.C., Yuri T. 2008. A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History // *Science*. Vol. 320. P. 1763–1768.
- Haffer J. 1986. Superspecies and species limits in vertebrates // *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*. Bd. 24. P. 169–190.
- Hagemeijer E.J.M., Blair M.J. (eds.). 1997. The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their Distribution and Abundance. London: T. & A.D. Poyser. 903 p.
- Hall K.S.S. 2005. Do nine-primaried passerines have nine or ten primary feathers? The evolution of a concept // *J. Ornithol.* Vol. 146. No. 2. P. 121–126.
- Halmos G., Csörgö T. 1999. Migration and wintering of Finches (Fringillidae) in the Carpathian Basin based on ringing recoveries // *Ornis Hungar.* Vol. 8–9. P. 1–12.
- Hammond R.L., Crampton L.H., Foster J.T. 2015. Breeding biology of two endangered forest birds on the island of Kauai, Hawaii // *Condor*. Vol. 117. No 1. P. 31–40.
- Hansen L. 1954. Birds killed at lights in Denmark 1886–1939 // *Vidensk. Medd. Dansk naturhist. Forening*. Vol. 116. P. 269–368.
- Hanski I.K., Haila Y., Lauria A. 1992. Variation in territorial behavior and breeding fates among male Chaffinches // *Ornis fenn.* Vol. 69. No 2. P. 72–81.
- Hartert E. 1903. Die Vögel der Paläarktischen Fauna. Systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. Berlin: Friedländer und Sohn. H. I. 832 S.
- Harrison C. A field guide to the nests, eggs and nestlings of European birds. London: Collins. 432 p.

- Helb H.-W., Wallschläger D. 1994. Geographic variation of song structure in the Scarlet Grosbeak // *Select. Contrib. 21st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20–25 Aug., 1994. J. Ornithol. Bd. 135. No. 3. P. 160.*
- Herremans M. 1990a. Ageing Hawfinches *Coccothraustes coccothraustes* on plumage feathers // *Ring. and Migr. Vol. 11. No 2. P. 86–89.*
- Herremans M. 1990b. Taxonomy and evolution in redpolls *Carduelis flammea-hornemanni*; a multivariate study of their biometry // *Ardea. Vol. 78. No 3. P. 441–458.*
- Hilden O. 1969. The occurrence and breeding of the redpoll in northern Lapland 1968 // *Ornis fenn. Vol. 46. No 3. P. 109–110.*
- Hilden O. 1981. Sources of error involved in the Finnish line-transect method // *Studies in Avian Biology. No. 6. P. 152–159.*
- Hilden O., Saurola P. 1982. Speed of autumn migration of birds ringed in Finland // *Ornis Fennica. Vol. 59. No 2–3. P. 140–143.*
- Hill G.E. 1999. Mate choice, male quality, and carotenoid-based plumage coloration // N.J. Adams, R.H. Slotow (eds.). *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg. P. 1654–1668.*
- Hill G.E., McGraw K.J. (eds.). 2006. *Bird Coloration. London: Harvard Univ. Press. Vol. 1, Mechanisms and Measurements, 589 p.; Vol. 2, Function and Evolution, 477 p.*
- Hoffman A.A., Blows M.W. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives // *Trends Ecol. Evol. Vol. 9. P. 223–227.*
- Hogstad O. 1969. Breeding bird populations in two subalpine habitats in the middle of Norway during the years 1966–68 // *Nytt. Mag. Zool. Vol. 17. P. 81–91.*
- Hogstad O. 2000. Fluctuation of a breeding population of Brambling *Fringilla montifringilla* during 33 years in a subalpine birch forest // *Ornis fenn. Vol. 77. No 3. P. 97–103.*
- Hoi-Leitner M., Hoi H., Romero-Pujante M., Valera F. 1999. Female extra-pair behaviour and environmental quality in the serin (*Serinus serinus*): A test of the ‘constrained female hypothesis’ // *Proc. Roy. Soc. London. Biol. Vol. 266. P. 1021–1026.*
- Holmes R.T., Sherry T.W. 2001. Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: importance of habitat change // *Auk. Vol. 118. No 3. P. 589–610.*
- Immelman K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction // D.S. Farner, J.R. King (eds.). *Avian Biology. New York: Academic Press. Vol. 1. P. 341–389.*
- Iovchenko N.P. 2003. Relationship of moult and breeding in Tien Shan subspecies of the common crossbill *Loxia curvirostra tianshanica* // *Abstract volume 4th conf. Europ. Ornith. Union. Vogelwarte. Bd. 42. H. 1–2. P. 117.*
- Iovchenko N.P. 2014. Role of photoperiod and circannual rhythms in the control of seasonal events in food specialists Cardueline finches (Fringillidae) // *Ornithol. Science. Vol. 13. Suppl. P. 138.*
- Irestedt M., Johansson U.S., Parsons T.J., Ericson P.G.P. 2001. Phylogeny of major lineages of suboscines (Passeriformes) analysed by nuclear DNA sequence data // *J. Avian Biol. Vol. 32. No 1. P. 15–25.*
- James H.F. 2004. The osteology and phylogeny of the Hawaiian finch radiation (Fringillidae: Drepanidini), including extinct taxa // *Zool. J. Linn. Soc. Vol. 141. P. 207–255.*
- Järvinen O., Väisänen R.A. 1978. Long-term population changes of the most abundant south Finnish birds during the past 50 years // *J. Ornithol. Bd. 119. H. 4. P. 441–449.*
- Järvinen O., Väisänen R.A. 1979. Climatic changes, habitat changes, and competition: dynamics of geographical overlap in two pairs of congeneric bird species in Finland // *Oikos. Vol. 33. P. 261–271.*
- Jenni L. 1987. Mass concentrations of Bramblings *Fringilla montifringilla* in Europe 1900–1983: Their dependence upon beech mast and effect of snow-cover // *Ornis Scand. Vol. 14. No 2. P. 84–94.*

- Jenni L., Winkler R. 1994. Moulting and Ageing of European Passerines. London – New York: Academic Press. 217 p.
- Jetz W., Sekercioglu C.H., Böhnig-Gaese K. 2008. The worldwide variation in avian clutch size across species and space // PLoS Biology 6 (12). P. 2650–2657.
- Johansson U.S., Ericson P.G.P. 2003. Molecular support for a sister group relationship between Piciformes and Galbulidae (Piciformes sensu Wetmore 1960) // J. Avian Biol. Vol. 34. No 2. P. 185–197.
- Johnson N.K., Marten A., Ralph C.J. 1989. Genetic evidence for the origin and relationships of Hawaiian honeycreepers (Aves: Fringillidae) // Condor. Vol. 91. No 2. P. 428–445.
- Jung N. 1983. Struktur und Faktoren der Expansion des Karmingimpels, *Carpodacus erythrinus*, in Europe und Kleinasien // Beiträge zur Vogelkunde. Bd. 29. S. 249–273.
- Kear J. 1962. Food selection in finches with special reference to interspecific differences // Proc. Zool. Soc. London. Vol. 138. P. 163–204.
- Ketterson E.D., Nolan V., Jr. 1983. The evolution of differential bird migration // Curr. Ornithol. Vol. 1. P. 357–402.
- Ketterson E.D., Nolan V. 1985. Intraspecific variation in avian migration: evolutionary and regulatory aspects // Migration: Mechanism and Adaptive Significance. Austin: Univ. of Texas. P. 553–579.
- Kittlitz F.H. 1830. Über die Vögel der Inselgruppe von Boninsima beobachtet zu Anfang May 1828 // Mem. Acad. Sci. St.-Petersbourg. T. 1. S. 231–248.
- Klicka J., Johnson K.P., Lanyon S.M. 2000. New World nine-primaried oscine relationships: constructing a mitochondrial DNA framework // Auk. Vol. 117. No 2. P. 321–336.
- Klomp H. 1970. The determination of clutch-size in birds. A review // Ardea. Vol. 58. No 1–2. P. 1–124.
- Knox A.G. 1988. The taxonomy of redpolls // Ardea. Vol. 76. No 1. P. 1–26.
- Knox A.G. 1990. The sympatric breeding of Common and Scottish Crossbills *Loxia curvirostra* and *L. scotica* and the evolution of crossbills // Ibis. Vol. 132. No 3. P. 454–466.
- Koenig W.D. 1982. Ecological and social factors affecting hatchability of eggs // Auk. Vol. 99. No 3. P. 526–536.
- Kobayashi H., Okubo K. 1955. Prolongation of molting period in the canary by long days // Science. Vol. 121. No. 3. P. 338–339.
- Kokko H., Gunnarsson T.G., Morrell L.J., Gill J.A. 2006. Why do female migratory birds arrive later than males? // J. Anim. Ecol. Vol. 75. P. 1293–1303.
- Kosinski Z. 2001. The breeding ecology of the Greenfinch *Carduelis chloris* in urban conditions (study in Krotoszyn, W. Poland) // Acta ornithol. Vol. 36. P. 111–121.
- Krüger S. 1979. Der Kernbeisser. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag. 108 S.
- Lack D. 1947. The significance of clutch size // Ibis. Vol. 89. No 3. P. 302–352.
- Lack D. 1954. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford: Univ. Press. 343 p.
- Lack D. 1966. Population Studies of Birds. Oxford: Oxford Univ. Press. 343 p.
- Lack D. 1968. Ecological Adaptation for Breeding in Birds. London: Methuen. 409 p.
- Land H.C. 1970. Birds of Guatemala. Wynnewood, Pennsylvania: Livingston Publ. Comp. 381 p.
- Lanyon W.E. 1988. A phylogeny of the thirty-two genera in the *Elaenia* assemblage of tyrant flycatchers // Amer. Mus. Novit. No. 2914. P. 1–57.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // Ecol. Monographs. Vol. 62. No. 1. P. 67–118.
- Lerner H.R.L., Meyer M., James H.F., Hofreiter M., Fleischer R.C. 2011. Multilocus resolution of phylogeny and timescale in the extant adaptive radiation of Hawaiian Honeycreepers // Curr. Biol. Vol. 21. P. 1–7.

- Leshner S.W., Kendeigh S.Ch. 1941. Effect of photoperiod on molting of feathers // *Wilson Bull.* Vol. 53. P. 169–180.
- Liang G., Li T., Yin Z., Lei F.M. 2008. Molecular phylogenetic analysis of some Fringillidae species based on mitochondrial COI gene sequences // *Zool. Research.* Vol. 29. P. 465–475.
- Liker A., Szekely T. 2005. Mortality costs of sexual selection and parental care in natural populations of birds // *Evolution.* Vol. 59. P. 890–897.
- Lindsey G.D., Faney S.G., Reynolds M.H., Pratt T.K., Wilson K.A., Banko P.C., Jacobi J.D. 1995. Population structure and survival of Palila // *Condor.* Vol. 97. No 2. P. 528–535.
- Lindstedt S.L., Calder W.A. 1976. Body size and longevity in birds // *Condor.* Vol. 78. No 1. P. 91–145.
- Lindström A. 1987. Breeding nomadism and site tenacity in the brambling, *Fringilla montifringilla* // *Ornis fenn.* Vol. 64. No 2. P. 50–56.
- Lindström Å., Enemar A., Andersson G., von Proschwitz T., Nyholm N.E.I. 2005. Density-independent reproductive output in relation to a drastically varying food supply: getting the density measure right // *Oikos.* Vol. 110. P. 155–163.
- Linnaeus C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Editio decima, reformata. Holmiae (Stockholm): Impensis direct. Laurentii Salvii. [4] Bl. 823 p.
- MacDougall A.K., Montgomerie R. 2003. Assortative mating by carotenoid-based plumage colour: a quality indicator in American goldfinches, *Carduelis tristis* // *Naturwissenschaften.* Bd. 90. P. 464–467.
- Mackworth-Praed C.W., Grant C.H.B. 1963. *Birds of the Southern third of Africa.* London: Longmans. 747 p.
- Makatsch W. 1976. *Die Eier der Vögel Europas.* Leipzig-Radebeul: Neumann Verlag. Bd. 2. 460 S.
- Marchant J.H. 1992. Recent trends in breeding populations of some common trans-Saharan migrant birds in northern Europe // *Ibis.* Vol. 134. Suppl. 1. P. S113–119.
- Markovets M., Zduniak P., Yosef R. 2008. Differential sex- and age-related migration of Bluethroats *Luscinia svecica* at Eilat, Israel // *Naturwissenschaften.* Bd. 95. P. 655–661.
- Marler P. 1956. Behaviour of the Chaffinch, *Fringilla coelebs* // *Behaviour.* Suppl. 5. P. 1–184.
- Marler P. 1990. Song learning: The interface between behaviour and neuroethology // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.* Vol. 329. P. 109–114.
- Marshall M.R., Wilson R.R., Cooper R.J. 1999. Estimating survival of neotropical-nearctic migratory birds: Are they dead or just dispersed? // *Strategies for bird conservation: Partners in flight planning process* (R. Bonney, D.H. Pashley, R.J. Cooper, L. Nils, Eds). USDA, Forest service General Techn. Report. Ogden, Utah, USA. P. 195–199.
- Marten J.A., Johnson N.K. 1986. Genetic relationships of north American Cardueline finches // *Condor.* Vol. 88. No 4. P. 409–420.
- Martin G. 1996. Birds in double trouble // *Nature.* Vol. 380. No. 6576. P. 666–667.
- Martin T.E., Clobert J., Anderson D.R. 1995. Return rates in studies of life history evolution: A biases large? // *J. Applied Statistics.* Vol. 22. P. 863–875.
- Mayr E. 1926. Die Ausbreitung des Girlitz // *J. Ornithol.* Bd. 74. H. 4. S. 572–671.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist.* New York: Columbia Univ. Press. 334 p.
- Mayr E. 1963. *Animal species and evolution.* Harvard Univ. Press. 797 p.
- Mayr E. 1982. Of what use are subspecies? // *Auk.* Vol. 99. No 3. P. 593–595.
- Mayr E., Amadon D. 1951. A classification of recent birds // *Amer. Mus. Novit.* No. 1496. P. 1–42.

- Mayr E., Bock W.J. 1994. Provisional classifications v standard avian sequences: Heuristics and communication in ornithology // *Ibis*. Vol. 136. No 1. P. 12–18.
- McCarthy E.M. 2006. Handbook of Avian Hybrids of the World. New York: Oxford Univ. Press. 583 p.
- McCulloch M.N., Tucker G.M., Baillie S.R. 1992. The hunting of migratory birds in Europe: a ringing recovery analysis // *Ibis*. Vol. 134. Suppl. 1. P. 55–65.
- Mewaldt L.R., King J.R. 1985. Breeding site faithfulness, reproductive biology, and adult survivorship in an isolated population of Cassin's finches // *Condor*. Vol. 87. No 4. P. 494–510.
- Miller A.H. 1941. The buccal food-carrying pouches of the Rosy Finch // *Condor*. Vol. 43. No 1. P. 72–73.
- Mock D.W. 1985. An introduction to the neglected mating system // P.A. Gowaty, D.W. Mock (eds.). Avian monogamy. Ornithol. Monographs. No. 37. P. 1–10.
- Mountfort G. 1956. The territorial behaviour of the Hawfinch *Coccothraustes coccothraustes* // *Ibis*. Vol. 98. No 3. P. 490–495.
- Myers J.P. 1981. A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering grounds // *Can. J. Zool.* Vol. 59. P. 1527–1534.
- Navara K.J., Hill G.E. 2003. Dietary carotenoid pigments and immune function in a songbird with extensive carotenoid-based plumage coloration // *Behav. Ecol.* Vol. 14. P. 909–916.
- Neudorf D.L.H. 2004. Extrapair paternity in birds: understanding variation among species // *Auk*. Vol. 121. No 1. P. 215–223.
- Neufeldt I.A., Lukina E.W. 1966. Der Meisengimpel // *Der Falke*. H. 4. S. 121–125.
- Newton I. 1966. The moult of the Bullfinch (*Pyrrhula pyrrhula*) // *Ibis*. Vol. 108. No 1. P. 41–67.
- Newton I. 1968. The moulting seasons of some finches and buntings // *Bird Study*. Vol. 15. No 2. P. 84–92.
- Newton I. 1972. Finches. London: Collins. 288 p.
- Newton I. 1999. Age ratios in a Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* population over six years // *Bird Study*. Vol. 46. No 3. P. 330–335.
- Newton I. 2003a. The Speciation and Biogeography of Birds. London: Academic Press. 668 p.
- Newton I. 2003b. Population regulation in birds: is there anything new since David Lack? // *Avian Science*. Vol. 3. No 2–3. P. 75–84.
- Newton I. 2004. Population limitation in migrants // *Ibis*. Vol. 146. No. 2. P. 197–226.
- Newton I. 2006. Advances in the study of irruptive migration // *Ardea*. Vol. 94. No 3. P. 433–460.
- Newton I. 2007. Weather-related mass-mortality events in migrants // *Ibis*. Vol. 149. No 3. P. 453–467.
- Newton I. 2008. The Migration Ecology of Birds. London: Acad. Press. 976 p.
- Nguembock B., Fjeldsa J., Couloux A., Pasquet E. 2009. Molecular phylogeny of Carduelinae (Aves, Passeriformes, Fringillidae) proves polyphyletic origin of the genera *Serinus* and *Carduelis* and suggests redefined generic limits // *Mol. Phylogen. Evol.* Vol. 51. P. 169–181.
- Niethammer G. 1966. Über die Kehltaschen des Rotflügelgimpels, *Rhodopechys sanguinea* // *J. Ornithol.* Bd. 107. H. 3–4. S. 278–282.
- Nottebohm F. 1993. The search for neural mechanisms that define the sensitive period for song learning in birds // *Neth. J. Zool.* Vol. 43. P. 313–327.
- Nowak E. 1971. O rozprzestrzenianiu się zwierząt i jego przyczynach // Warszawa: Inst Ekologii, Zeszyty naukowe. No. 3. 255 s.
- Olson S.L. 1988. Aspects of global avifaunal dynamics during the Cenozoic // *Acta XIX Congr. Int. Ornithol. Univ.* Ottawa Press. Vol. 2. P. 2023–2029.
- Olsson V. 1969. Expansion des Girlitzes (*Serinus serinus*) in Nordeuropa in den letzten Jahrzehnten // *Vogelwarte*. Bd. 25. H. 2. S. 147–156.

- Oring L.W. 1982. Avian mating systems // D.S. Farner, J.S. King, K.C. Parkes (eds.). Avian Biology. New York: Academic Press. Vol. 6. P. 1–92.
- Österlöf S., Stolt B.O. 1982. Population trends indicated by birds ringed in Sweden // *Ornis scand.* Vol. 13. No 2. P. 135–140.
- Ottaviani M. 2008–2011. Monographie des Fringilles. Histoire Naturelle et photographies. Ed. Prin. Ingré, France. Vol. 1, 2008. 488 p.; Vol. 2, 2011. 286 p.; Vol. 3, 2011. 320 p.
- Owens I.P.F., Bennett P.M. 1997. Variation in mating systems among birds: ecological basis revealed by hierarchical comparative analysis of mate desertion // *Proc. R. Soc. London, Ser. B.* Vol. 264. P. 1103–1110.
- Pacheco M.A., Battistuzzi F.U., Lentino M., Aguilar R.F., Kumar S., & Escalante A.A. 2011. Evolution of Modern Birds Revealed by Mitogenomics: Timing the Radiation and Origin of Major Orders // *Mol. Biol. Evol.* Vol. 28. P. 1927–1942.
- Panov I. 2003. Subspecific and population composition of Chaffinches *Fringilla coelebs* wintering in SW Caucasia: a morphometric analysis // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 11. P. 35–45.
- Parnesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* Vol. 37. P. 537–669.
- Parnesan C., Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature.* Vol. 421. P. 37–42.
- Payevsky V.A. 1986. Sex ratio and sex-specific mortality in Chaffinch population // XIX Congressus Internationalis Ornithologicus. Abstracts. Ottawa. P. 397.
- Payevsky V.A. 1994. Age and sex structure, mortality and spatial winter distribution of Siskins (*Carduelis spinus*) migrating through eastern Baltic area // *Vogelwarte.* Bd. 37. No 3. P. 190–198.
- Payevsky V.A. 1998a. Age structure of passerine migrants at the eastern Baltic coast: the analysis of the “coastal effect” // *Ornis svecica.* Vol. 8. No 4. P. 171–178.
- Payevsky V.A. 1998b. Bird trapping and ringing as an inexhaustible source of most valuable data for demographic investigations (with special reference to the work of the Biological Station Rybachy) // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 1. P. 76–86.
- Payevsky V.A. 2008. Breeding, demographic parameters and range expansion of the Common Rosefinch (*Carpodacus erythrinus*) // *The Ring.* Vol. 30. P. 27–35.
- Payevsky V.A. 2009. Songbird Demography. Sofia – Moscow: Pensoft. 260 p.
- Payevsky V. 2010. Autumn migration speed of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) migrating across Europe as shown by ringing results in Eastern Baltic // *Proc. Zool. Inst. RAS.* Vol. 314. P. 58–66.
- Payevsky V. 2012. Speed of autumn migration of the Siskin *Carduelis spinus* moving across Europe as shown by ringing results in Eastern Baltic // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 21. P. 13–25.
- Payevsky V.A. 2013. Speed of bird migratory movements as an adaptive behavior // *Biology Bull. Reviews.* Vol. 3. No 3. P. 219–231.
- Payevsky V.A. 2014. Phylogeny and classification of passerine birds, Passeriformes // *Biology Bull. Reviews.* Vol. 4. No. 2. P. 143–156.
- Payevsky V.A. 2015. Taxonomy of true finches (Fringillidae, Passeriformes): A review of problems // *Biol. Bulletin.* Vol. 42. No. 8. P. 713–723.
- Payevsky V.A., Shapoval A.P. 1999. Survival rates and lifespans of birds: the relationship // Abstracts of Internat. Conf. “Bird Ringing 100 Years”. Wilhelmshaven & Helgoland. P. 45–46.
- Payevsky V.A., Shapoval A.P. 2000. Age structure of passerine populations according to ringing results // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 4. P. 55–66.
- Payevsky V.A., Shapoval A.P. 2002. Long-term monitoring of annual and seasonal differences in age structure of migratory passerine birds // *Тр. межд. Симпоз. «Многолетняя динамика*

- численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата». Казань: Новое знание. P. 83–89.
- Payevsky V.A., Vysotsky V.G., Yefremov V.D., Markovets M.Y., Shapoval A.P. 1997. Sex-specific survival rates in birds // Журн. Общ. биол. Т. 58. № 6. P. 5–20.
- Peiponen V. 1957. Wechselt der Birkenzeisig *Carduelis flammea* sein Brutgebiet während des Sommers? // Ornis fenn. Vol. 34. No 2. P. 41–64.
- Peters J.L. 1931–1986. Check-list of birds of the world. Vol. 1–15 /A continuation of the work of James L. Peters. Ed. by Traylor M.A., Mayr E., Greenway J.C., Paynter A. Cambridge, Mass.: Mus. Comp. Zool.
- Pratt H.D. 2005. Hawaiian Honeycreepers // Bird Families of the World. Oxford Univ. Press. Vol. 12. 361 p.
- Pratt H.D., Atkinson C.T., Banko P.C., Jacobi J.D., Woodworth B.L. (eds.). 2009. Conservation Biology of Hawaiian Forest Birds. New Haven, London: Yale Univ. Press. 707 p.
- Prescott D.R.C., Middleton A.L.A. 1990. Age and sex differences in winter distribution of American goldfinches in eastern North America // Ornis scand. Vol. 21. No 2. P. 99–104.
- Prinzinger R. 1979. Lebensalter und Gesamtenergieproduktion beim Vögel // J. Ornithol. Bd. 120. H. 1. S. 103–105.
- Pyle P., Howell S.N.G., Yunick R.P., DeSante D.F. 1987. Identification Guide to North American Passerines. Bolinas, California: Slate Creek Press. 273 p.
- Raikow R. 1977. The origin and evolution of the Hawaiian honeycreepers (Drepanididae) // Living Bird. Vol. 15. P. 95–117.
- Raikow R.J. 1982. Monophyly of the Passeriformes: Test of a phylogenetic hypothesis // Auk. Vol. 99. No 3. P. 431–445.
- Raikow R.J. 1986. Why are there so many kinds of passerine birds? // Syst. Zool. Vol. 35. P. 255–259.
- Raikow R.J., Bledsoe A.H. 2000. Phylogeny and Evolution of the Passerine Birds // BioScience. Vol. 50. P. 487–499.
- Ralph C.J., Fancy S.G. 1995. Demography and movements of Apapane and Iiwi in Hawaii // Condor. Vol. 97. No 3. P. 729–742.
- Ralph C.J., Scott J.M. (eds.). 1981. Estimating Numbers of Terrestrial Birds // Studies in Avian Biology. No. 6. 630 p.
- Ricklefs R.E. 1969. An analysis of nesting mortality in birds // Smithson. Contrib. Zool. No. 9. P. 1–48.
- Ricklefs R.E. 1980. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis // Auk. Vol. 97. No 1. P. 38–49.
- Ricklefs R.E. 1983. Comparative avian demography // Current Ornithology. Vol. 1. P. 1–32.
- Ricklefs R.E. 2003. Global diversification rates of passerine birds // Proc. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 270. P. 2285–2291.
- Ricklefs R.E. 2006. Global variation in the diversification rate of passerine birds // Ecology. Vol. 87. P. 2468–2478.
- Ridginton R., Ward N. 1998. The invasion of Northern Bullfinches *P.p. pyrrhula* to Britain in autumn 1994, with particular reference to the Northern Isles // Ring. & Migr. Vol. 19. No 1. P. 48–52.
- Ridgely R.S., Tudor G. 1989. The Birds Of South America. Oxford: Oxford Univ. Press. Vol. 1. The oscine passerines. 516 p.
- Ridgway R. 1901. The birds of North and Middle America // Bull. U.S. Natl. Mus. Vol. 50. P. 1–715.
- Roberts A. 1949. The Birds of South Africa. London: Witherby Ltd.; Johannesburg: Centr. News Agency Ltd. 463 p.

- Roberts T.J. 1992. The Birds of Pakistan. Oxford Univ. Press. Vol. 2. 617 p.
- Rohwer S.A. 1975. The social significance of avian winter plumage variability // *Evolution*. Vol. 29. P. 593–610.
- Runge M.C., Marra P.P. 2005. Modeling seasonal interactions in the population dynamics of migratory birds // *Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration*. Baltimore & London: J. Hopkins Univ. Press. P. 375–389.
- Ryan P.G., Wright D., Oatley G., Wakeling J., Cohen C., Nowell T.L., Bowie R.C.K., Ward V., Crowe T.M. 2004. Systematics of *Serinus* canaries and the status of Cape and Yellow-crowned Canaries inferred from mtDNA and morphology // *Ostrich*. Vol. 75. P. 288–294.
- Rydzewski W. 1978. The longevity of ringed birds // *Ring*. Vol. 96–97. P. 218–262.
- Saether B.-E. et al. 2005. Generation time and temporal scaling of bird population dynamics // *Nature*. Vol. 436. P. 99–102.
- Sangster G., Collins J.M., Knox A.G., Parkin D.T., Svensson L. 2010. Taxonomic recommendation for British birds: Sixth report // *Ibis*. Vol. 152. No 1. P. 180–186.
- Schreeve D.F. 1980. Differential mortality in the sexes of the Aleutian Gray-crowned Rosy Finch // *Amer. Midl. Natur.* Vol. 104. P. 193–197.
- Schubert W. 1988. Weitere Daten zum Vorkommen und zur Brutbiologie des Fichtenkreuzschnabls (*Loxia curvirostra*) im Kreis Böblingen im Frühjahr 1978 // *Ornith. Jahresh. Baden-Württemberg*. Bd. 4. S. 89–95.
- Sclater P.L. 1880. Remarks on the present state of the systema avium // *Ibis*. Vol. 22. P. 340–350, 399–411.
- Searcy W.A., Andersson M. 1986. Sexual selection and the evolution of song // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 17. P. 507–533.
- Senar J.C. 1999. Plumage colouration as a signal of social status // N.J. Adams, R.H. Slotow (eds.). *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban, Johannesburg*. P. 1669–1686.
- Senar J. C., Lleonart J., Metcalfe N. B. 1992. Variation in the nomadic tendency of a wintering finch *Carduelis spinus* and its relationship with body condition // *Ornis Scand.* Vol. 23. No 1. P. 63–72.
- Seutin G., Ratcliffe L.M., Boag P.T. 1995. Mitochondrial DNA homogeneity in the phenotypically diverse redpoll finch complex (Aves: Carduelinae: *Carduelis flammea-hornemanni*) // *Evolution*. Vol. 49. P. 962–973.
- Sharpe R.B. 1888. *Catalogue of birds in the British Museum*. London: British Museum. Vol. 12.
- Sheldon B.C. 1998. Recent studies of avian sex ratios // *Heredity*. Vol. 80. P. 397–402.
- Sibley C.G. 1970. A comparative study of the egg-white proteins of passerine birds // *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* Vol. 32. P. 1–131.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1982. The relationships of the Hawaiian honeycreepers (Drepaninini) as indicated by DNA-DNA hybridization // *Auk*. Vol. 99. No 1. P. 130–140.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution*. New Haven, CT: Yale Univ. Press. 976 p.
- Sibley C.G., Monroe B.L. 1990. *Distribution and taxonomy of birds of the world*. New Haven and London, CT: Yale Univ. Press. 1111 p.
- Siriwardena G.M., Baillie S.R., Wilson J.D. 1998. Variation in the survival rates of some British passerines with respect to their population trends on farmland // *Bird Study*. Vol. 45. No 3. P. 276–292.
- Siriwardena G.M., Freeman S.N., Crick H.Q.P. 2001. The decline of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* in Britain: Is the mechanism known? // *Acta ornithol.* Vol. 36. No. 2. P. 143–152.
- Siriwardena G.M., Wernham C.V., Baillie S.R. 2004. Quantifying variation in migratory strategies using ring-recoveries // *Animal Biodiversity and Conservation*. Vol. 27. P. 299–317.

- Skutch A. 1954. Life Histories of Central American Birds. Berkeley, California: Cooper Ornith. Soc. 448 p.
- Skutch A.F. 1957. The incubation patterns of birds // *Ibis*. Vol. 99. No 1. P. 69–93.
- Skutch A.F. 1985. Clutch size, nesting success, and predation on nests of Neotropical birds, reviewed // *Ornithol. Monogr.* Vol. 36. P. 575–594.
- Slagsvold T. 1989. On the evolution of clutch size and nest size in passerine birds // *Oecologia*. Vol. 79. P. 300–305.
- Smith B.T., Bryson R.W., Chua V., Africa L., Klicka J. 2013. Speciation history of North American *Haemorhous* finches (Aves: Fringillidae) inferred from multilocus data // *Mol. Phylogen. Evol.* Vol. 66. P. 1055–1059.
- Snow B.K., Snow D.W. 1971. The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad // *Auk*. Vol. 88. No 2. P. 291–322.
- Sokolov L.V. 1997. Philopatry of migratory birds // *Phys. Gen. Biol. Reviews*. Vol. 11. Amsterdam: Harwood Acad. Publishers. 58 p.
- Sokolov L.V. 1999. Population dynamics in 20 sedentary and migratory passerine species of the Courish Spit on the Baltic Sea // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 3. P. 23–50.
- Sokolov L.V., Baumanis J., Leivits A., Poluda A., Yefremov V.D., Markovets M.Y., Morozov Y.G., Shapoval A.P. 2001. Comparative analysis of long-term monitoring data on numbers of passerines in nine European countries in the second half of the 20th century // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 7. P. 41–74.
- Sokolov L.V., Yefremov V.D., Markovets M.Y., Shapoval A.P., Shumakov M.E. 2000. Monitoring of numbers in passage populations of passerines over 42 years (1958–1999) on the Courish Spit of the Baltic Sea // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 4. P. 31–53.
- Spina F., Massi A., Montemaggiore A. 1994. Back from Africa: who's running ahead? Aspects of differential migration of sex and age classes in Palearctic-African spring migrants // *Ostrich*. Vol. 65. No 2. P. 137–150.
- Staab R. 1998. Longevity list of birds ringed in Europe // *EURING Newsletter*. Vol. 2. P. 9–17.
- Stallcup W.B. 1954. Myology and serology of the avian family Fringillidae: A taxonomic study. Univ. Kansas publ. Mus. Nat. Hist. Vol. 88. P. 157–211.
- Stegmann B. 1962. Die verkümmerte distale Handschwinge des Vogelflügels // *J. Ornithol.* Bd. 103. H. 1. S. 50–85.
- Stjernberg T. 1979. Breeding biology and population dynamics of the Scarlet Rosefinch *Carpodacus erythrinus* // *Acta Zool. Fenn.* Vol. 15. P. 1–88.
- Stjernberg T. 1985. Recent expansion of the Scarlet Rosefinch (*Carpodacus erythrinus*) in Europe // *Proc. XVIII Int. Ornith. Congr., Moscow 1982*. P. 743–753.
- Stokes A.W. 1950. Breeding behaviour of the Goldfinch // *Wilson Bull.* Vol. 62. P. 107–127.
- Stotz D.F., Fitzpatrick J.W., Parker T.A., Moskovits D.K. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. Chicago: Univ. of Chicago Press.
- Stresemann E. 1959. The status of Avian Systematics and its unsolved problems // *Auk*. Vol. 76. No 3. P. 269–280.
- Sushkin P.P. 1924. On the morphology of the Fringillidae and allied groups // *Bull. Brit. Ornith. Club*. Vol. 45. P. 36–39.
- Sushkin P.P. 1925. The evening grosbeak (*Hesperiphona*), the only American genus of a Palearctic group // *Auk*. Vol. 42. No 2. P. 256–261.
- Sushkin P.P. 1929. On the systematic position of the Drepaniidae // *Proc. 6th Internat. Ornith. Congr.* P. 379–381.
- Svensson L. 1992. Identification Guide to European Passerines. 4th ed. Stockholm. 368 p.

- Swann R.L., Dillon I.A., Insley H., Mainwood T. 2014. Movements of Linnets *Linaria cannabina* in northern Scotland // Ringing & Migrations. Vol. 29. No 1. P. 19–28.
- Tallman D. A., Zusi R. L. 1984. A hybrid Red Crossbill–Pine Siskin (*Loxia curvirostra* × *Carduelis pinus*) and speculations on the evolution of *Loxia* // Auk. Vol. 101. No 1. P. 155–158.
- Tammes P.M.L. 1964. Birds egg shells, colour prints of nature // Ardea. Vol. 52. No 1–2. P. 99–110.
- Thompson C.W., Hillgarth N., Leu M., McClure H.E. 1997. High parasite load in house finches (*Carpodacus mexicanus*) is correlated with reduced expression of a sexually selected trait // Amer. Natur. Vol. 149. P. 270–294.
- Tietze D.T., Päckert M., Martens J., Lehmann H., Sun Y.-H. 2013. Complete phylogeny and historical biogeography of true rosefinches (Aves: *Carpodacus*) // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 169. P. 215–234.
- Tordoff H.B. 1954. A systematic study of the avian family Fringillidae based on the structure of the skull // Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. of Michigan. Vol. 81. P. 1–41.
- Tordoff H.B., Mengel R.M. 1956. Studies of birds killed in nocturnal migration // Univ. Kansas Publ. Mus. nat. hist. Vol. 10. No. 1. P. 1–44.
- Töpfer T., Haring E., Birkhead T.R., Lopes R.J., Severinghaus L.L., Martens J., Päckert M. 2011. A molecular phylogeny of bullfinches *Pyrrhula* Brisson, 1760 (Aves: Fringillidae) // Mol. Phylogen. Evol. Vol. 58. P. 271–282.
- Tøttrup A.P., Thorup K. 2008. Sex-differentiated migration patterns, protandry and phenology in North European songbird populations // J. Ornithol. Vol. 149. No 2. P. 161–167.
- Tozer R. 1998. Winter finches // OFO News. February. P. 5–7.
- Trivers R.L., Willard D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring // Science. Vol. 179. P. 90–92.
- Troy D.M., Shields G.F. 1979. Multiple nesting attempts by Alaskan redpolls // Condor. Vol. 81. No 1. P. 96–97.
- Valcu M., Dale J., Griesser M., Nakagawa S., Kempenaers B. 2014. Global gradients of avian longevity support the classic evolutionary theory of ageing // Ecography. Vol. 37. P. 930–938.
- van den Elzen R. 2000. Systematics and distribution patterns of Afrotropical Canaries (*Serinus* species group, Aves, Passeriformes, Carduelidae) // Bonn. Zool. Monogr. Vol. 46. P. 133–143.
- van den Elzen R., Guillén J., Ruiz-del-Valle V., Allende L.M., Lowy E., Zamora J., Arnaiz-Villena A. 2001. Both morphological and molecular characters support speciation of South American siskins by sexual selection // Cell. Mol. Life Sci. Vol. 58. P. 2117–2128.
- van den Elzen R., Khoury F. 1999. Systematik, phylogenetische Analyse und Biogeographie der Großgattung *Serinus* Koch, 1816 // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. Bd. 215. S. 55–65.
- Vanderwerf E.A. 1998. Breeding biology and territoriality of the Hawaii creeper // Condor. Vol. 100. No 3. P. 541–545.
- Vaurie Ch. 1959. The Birds of the Palearctic Fauna. A systematic reference. Order Passeriformes. London: H.F. & G. Witherby Ltd. 762 p.
- Voous K.H. 1949. Distributional history of Eurasian bullfinches, genus *Pyrrhula* // Condor. Vol. 51. No 2. P. 52–81.
- Voous K.H. 1977. List of Holarctic bird species. Passerines // Ibis. Vol. 119. No 2, 3. P. 223–250, 376–406.
- Wallace A.R. 1874. On the arrangement of the families constituting the Order Passeres // Ibis. Vol. 22. P. 406–416.

- Wallace D.I.M. 1999. History of the Common Rosefinch in Britain and Ireland, 1869–1996 // *British Birds*. Vol. 92. No 9. P. 445–471.
- Wetmore A. 1960. A classification for the birds of the world // *Smithson. Misc. Coll.* Vol. 139. No. 11. P. 1–37.
- Wetmore A., Pasquijer R., Olson S. 1984. The birds of the Republic of Panama. Part 4. Passeriformes. Washington, D.C.: Smithsonian Inst. Press. 618 p.
- White G.C., Burnham K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. Vol. 46. Suppl. P. 120–139.
- Wilson E.O., Brown W.L. 1953. The subspecies concept and its taxonomic application // *Syst. Zool.* Vol. 2. P. 97–111.
- Wolters H.E. 1982. *Die Vogelarten der Erde*. Hamburg-Berlin: Paul Parey. 745 S.
- Yang S. J., Lei F. M., Yin Z. H. 2006. Molecular phylogeny of rosefinches and rose bunting (Passeriformes, Fringillidae, Urocynchramidae) // *Acta Zootaxon. Sinica*. Vol. 31. No. 3. P. 453–458.
- Yunick R.P. 1983. Winter site fidelity of some northern finches (Fringillidae) // *J. Field Ornithol.* Vol. 54. P. 254–258.
- Yuri T., Mindell D.P. 2002. Molecular phylogenetic analysis of Fringillidae, “New World nine-primaried oscines” (Aves: Passeriformes) // *Mol. Phylogen. Evol.* Vol. 23. P. 229–243.
- Zamora J., Lowy E., Ruiz-del-Valle V., Moscoso J., Serrano-Vela J.I., Rivero-de-Aguilar J., Arnaiz-Villena A. 2006. *Rhodopechys obsoleta* (desert finch): a pale ancestor of greenfinches (*Carduelis* spp.) according to molecular phylogeny // *J. Ornithol.* Vol. 147. No 3. P. 448–456.
- Zimin V.B. 2002. Distributions of birds in the taiga zone of north-western Russia: a review of current data // *Avian Ecol. Behav.* Vol. 8. P. 79–105.
- Zuccon D., Prŷs-Jones R., Rasmussen P.C., Ericson P.G.P. 2012. The phylogenetic relationships and generic limits of finches (Fringillidae) // *Mol. Phylogen. Evol.* Vol. 62. P. 581–596.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ПТИЦ

- abeillei*, *Guiraca* 46
abeillei, *Hesperiphona* 46, 110
abeillei, *Hesperiphona vespertina* 46
abietina, *Crucirostra* 74
Acanthis 25, 27, 28, 37, 73
affinis, *Euphonia* 42, 109
affinis, *Euphonia affinis* 42
affinis, *Hemignathus lucidus* 56
affinis, *Hesperiphona* 45
affinis, *Mycerobas* 45, 110
affinis, *Tanagra* 42
africana, *Fringilla coelebs* 39
Agraphospiza 29, 37, 60
Akialoa 55
alario, *Alario* 70
alario, *Emberiza* 77
alario, *Fringilla* 77
alario, *Serinus* 30, 77, 115, 177
alario, *Serinus alario* 77
alascensis, *Pinicola enucleator* 58
albifrons, *Crithagra burtoni* 71
albifrons, *Erythrura* 47
albigularis, *Fringilla* 75
albogularis, *Crithagra* 71, 114, 130
albogularis, *Crithagra albogularis* 71
albogularis, *Polioptila* 71
albogularis, *Serinus* 30, 71
alienus, *Rhodopechys sanguineus* 60
alexandrowi, *Fringilla coelebs* 39
alleni, *Sporagra magellanica* 80
alpinus, *Serinus* 69
altaica, *Leucosticte nemoricola* 61
altaica, *Linaria flavirostris* 72
altaiensis, *Loxia curvirostra* 74
aluco, *Strix* 211
amadoni, *Sporagra crassirostris* 81
amantum, *Bucanetes githagineus* 59
amazonica, *Euphonia chlorotica* 42
ambigua, *Carduelis* 26
ambigua, *Chloris* 26, 65, 113
ambigua, *Chloris ambigua* 65
ambigua, *Chrysomitris* 65
amplus, *Haemorhous mexicanus* 63
ankoberensis, *Carduelis* 68
ankoberensis, *Crithagra* 68
ankoberensis, *Serinus* 68
anna, *Ciridops* 21, 54
anna, *Fringilla* 54
anneae, *Euphonia* 44, 110
anneae, *Euphonia anneae* 44
arctoa, *Leucosticte* 26, 29, 61, 111
arctoa, *Leucosticte arctoa* 62
arctous, *Passer* 62
argyrophrys, *Carpodacus pulcherrimus* 49
Astragalinus 25, 37
Ateleodacnis 13
atrata, *Carduelis* 24
atrata, *Leucosticte* 62, 111
atrata, *Sporagra* 26, 80, 116, 135
atratus, *Carduelis* 80
atratus, *Spinus* 26, 80
atriceps, *Carduelis* 24, 79
atriceps, *Chrysomitris* 79
atriceps, *Spinus* 78, 115, 134
atrogularis, *Crithagra* 67, 114, 130
atrogularis, *Crithagra atrogularis* 67
atrogularis, *Linaria* 67
atrogularis, *Serinus* 30, 67
audreyana, *Leucosticte brandti* 61
aurantiaca, *Pyrrhula* 29, 58, 110, 124
aurantiicollis, *Euphonia violacea* 43
aurantiiventris, *Chloris chloris* 64
aureata, *Tanagra* 40
aurifrons, *Emberiza* 76
australis, *Leucosticte* 62, 111
australis, *Leucosticte tephrocotis* 62
autochthona, *Linaria cannabina* 72
badissima, *Euphonia xanthogaster* 45
bailleui, *Loxioides* 20–22, 53, 112, 128, 142, 165
bairdi, *Oreomystis* 21, 52, 112, 128, 142
bairdi, *Oreomyza* 52
balcanica, *Carduelis carduelis* 75
balearica, *Fringilla coelebs* 39
balearica, *Loxia curvirostra* 74
barbata, *Carduelis* 24, 79
barbata, *Crithagra mozambica* 68
barbata, *Fringilla* 79
barbata, *Spinus* 26, 79
barbata, *Sporagra* 26, 79, 115
beicki, *Carpodacus stoliczkae* 50
bella, *Linaria cannabina* 72
bendirei, *Loxia curvirostra* 74
benguellensis, *Crithagra gularis* 70

- benzenorum, Linaria flavirostris* 72
benti, Loxia curvirostra 74
bifasciata, Loxia leucoptera 74
bilkevitchi, Chloris chloris 64
blythi, Carpodacus thura 51
boliviana, Sporagra magellanica 80
borealis, Linaria 73
 Bombycillidae 17
brandti, Leucosticte 26, 61, 111, 125, 175
brandti, Leucosticte brandti 61
brevirostris, Carduelis carduelis 75
brevirostris, Euphonia xanthogaster 45
brevirostris, Linaria flavirostris 72
britannica, Carduelis carduelis 75, 178
brittoni, Crithagra hyposticta 66
brooksi, Hesperiphona vespertina 46
brunneifrons, Euphonia xanthogaster 45
brunneonucha, Leucosticte arctoa 62
Bucanetes 37, 59
buchanani, Crithagra 69
buchanani, Serinus 69
burtoni, Callacanthis 26, 60, 111
burtoni, Carduelis 60
burtoni, Crithagra 26, 71, 114
burtoni, Crithagra burtoni 71
burtoni, Poliospiza 71
burtoni, Serinus 26
burtoni, Strobilophaga 71
buvryi, Coccothraustes coccothraustes 47

cabaret, Acanthis flammea 27, 73
caeruleirostris, Chrysomitridops 57
caeruleirostris, Loxops 21, 57, 113, 128, 142
californica, Pinicola enucleator 58
californicus, Haemorhous purpureus 62, 197
Callacanthis 37, 60
callophrys, Chlorophonia 41, 109
callophrys, Triglyphidia 41
canaria, Carduelis 76
canaria, Fringilla 76
canaria, Serinus 26, 30, 31, 76, 133
canariensis, Fringilla coelebs 40
canicapilla, Crithagra 70
canicapilla, Poliospiza 70
canicapillus, Serinus gularis 70
caniceps, Carduelis 25, 75, 115, 172, 176
caniceps, Carduelis caniceps 76
caniceps, Crithagra mozambica 68
canicollis, Crithagra 77
canicollis, Serinus 26, 30, 77, 115

canicollis, Serinus canicollis 77
Cannabina 27
cannabina, Acanthis 72
cannabina, Cannabina 72
cannabina, Carduelis 26, 72
cannabina, Fringilla 72
cannabina, Linaria 26, 72, 114, 130, 172, 176, 207, 214
cannabina, Linaria cannabina 72
cannabina, Linota 72
cantans, Telespiza 21, 52, 112, 128, 142
cantans, Telespyza 52
capistrata, Crithagra 66
capistrata, Crithagra capistrata 66
capistratus, Serinus 66
capitalis, Sporagra magellanica 79
capitanea, Sporagra spinescens 81
 Cardinalidae 10
 Cardinalinae 11, 12, 100
 Cardinalini 16
 Carduelinae 12, 13, 20, 22, 23, 24, 26, 27, 37, 38, 110, 117, 122, 137, 143, 153, 158, 161, 167, 181, 184, 186
 Cardueline 12
 Carduelini 16, 26, 28, 37, 38, 62, 113, 116, 129, 186
Carduelis 12, 14, 24, 25, 27, 28, 34, 37, 75, 94
carduelis, Carduelis 26, 75, 115, 132, 163, 172, 176, 207, 214
carduelis, Carduelis carduelis 75
carduelis, Fringilla 75
caribbaea, Euphonia hirundinacea 43
carlottae, Pinicola enucleator 58
carnegiei, Euphonia rufiventris 45
carnipes, Coccothraustes 46
carnipes, Mycerobas 22, 46, 110, 122, 172, 175
carnipes, Mycerobas carnipes 46
 Carpodacini 22, 37, 38, 47, 108, 111, 116, 126, 186
Carpodacus 12, 19, 23, 25, 28, 29, 34, 37, 48
Carpospiza 12
caspica, Pyrrhula pyrrhula 59
cassinii, Carpodacus 28, 63
cassinii, Haemorhous 28, 63, 113, 214
cassinii, Pyrrhula pyrrhula 30, 59
caucasica, Fringilla coelebs 39, 162, 196
caucasica, Loxia curvirostra 74
cayennensis, Euphonia 22, 45, 110
cayennensis, Tanagra 45
centralis, Haemorhous mexicanus 63

- chalybea*, *Euphonia* 43, 109
chalybea, *Tanagra* 43
chasei, *Chrysocorythus estherae* 75
Chaunoproctus 37
Chionomitris 31, 37, 77
Chloridops 37, 53
Chloris 25, 37, 64
chloris, *Carduelis* 26, 64
chloris, *Chloris* 26, 64, 104, 113, 129, 163, 172, 176, 207, 214
chloris, *Chloris chloris* 64
chloris, *Himatione* 55
chloris, *Loxia* 64
Chlorodrepanis 37, 57
Chlorophonia 23, 40
chlorotica, *Chloris chloris* 64
chlorotica, *Euphonia* 22, 42, 109
chlorotica, *Euphonia chlorotica* 42
chlorotica, *Tanagra* 42
chocoensis, *Euphonia xanthogaster* 45
Chrysocorythus 31, 37, 75
Chrysomitris 12
chrysopasta, *Euphonia* 44, 110
chrysopasta, *Euphonia chrysopasta* 44
cineracea, *Pyrrhula* 30, 59, 111, 175
Ciridops 20, 37, 54
citrinella, *Carduelis* 25, 26, 76, 115, 132
citrinella, *Fringilla* 76
citrinella, *Serinus* 76
citrinelloides, *Chrysomitris* 66
citrinelloides, *Crithagra* 26, 66, 113
citrinelloides, *Crithagra citrinelloides* 66
citrinelloides, *Serinus* 26, 30, 66
citrinipecta, *Crithagra* 68, 114
citrinipectus, *Serinus* 30, 68
clementis, *Haemorhous mexicanus* 63
cobanensis, *Hesperiphona abeillei* 46
coccinea, *Certhia* 54
coccinea, *Fringilla* 56, 57
coccinea, *Pyrrhula* 59
coccineus, *Haemorhous mexicanus* 63
coccineus, *Loxops* 20, 21, 57, 104, 113
coccineus, *Loxops coccineus* 57, 142
coccinea, *Vestiaria* 21, 54, 104, 112, 128, 142, 176
Coccothraustae 12
Coccothraustes 10, 12, 37, 46, 94
coccothraustes, *Coccothraustes* 22, 110, 123, 172, 175, 214
coccothraustes, *Coccothraustes coccothraustes* 46
coccothraustes, *Loxia* 46
Coccothraustidae 12
Coccothraustinae 11
Coccothraustini 22, 37, 38, 45, 108, 110, 116, 122
coelebs, *Fringilla* 7, 22, 39, 104, 109, 117, 163, 172, 175, 200, 207, 214
coelebs, *Fringilla coelebs* 39, 196
Coereba 13
Coerebidae 13, 17
cognata, *Leucosticte arctoa* 62
colchica, *Carduelis carduelis* 75
collaris, *Serinus* 67
colombiana, *Spinus psaltria* 78
concinna, *Euphonia* 42, 109
concolor, *Amblyospyza* 65, 72
concolor, *Crithagra* 65
concolor, *Neospiza* 66, 72
Conirostrum 13
corsicana, *Carduelis* 76, 115
corsicana, *Citrinella* 76
corsicana, *Loxia curvirostra* 74
corsicanus, *Serinus citrinella* 76
crassirostris, *Bucanetes githagineus* 59
crassirostris, *Carduelis* 24, 81
crassirostris, *Chrysomitris* 80
crassirostris, *Euphonia laniirostris* 43
crassirostris, *Spinus* 81
crassirostris, *Sporagra* 80, 116, 135
crassirostris, *Sporagra crassirostris* 81
Crithagra 31, 37, 65, 143
crocopygia, *Crithagra albogularis* 71
cucullata, *Carduelis* 24, 80
cucullata, *Spinus* 26, 80
cucullata, *Sporagra* 26, 80, 116, 135
curvirostra, *Loxia* 14, 26, 73, 74, 114, 131, 163, 172, 176, 207, 214
curvirostra, *Loxia curvirostra* 36, 74
cyanea, *Chlorophonia* 22, 40, 41, 109, 121, 172, 175
cyanea, *Chlorophonia cyanea* 41
cyanea, *Pipra* 41
cianocephala, *Chlorophonia* 40, 109, 121
cianocephala, *Chlorophonia cianocephala* 40
Cyanocompsa 12
cyanonota, *Euphonia xanthogaster* 45
cynophora, *Euphonia chlorotica* 42
damarensis, *Crithagra flaviventris* 69
 davidianus, *Carpodacus* 49

- dawsoni*, *Leucosticte tephrocotis* 62
deserti, *Crithagra atrogularis* 67
deserticolor, *Carpodacus dubius* 51
diabolicus, *Carpodacus rubicilla* 48
Dicaeidae 17
dilutior, *Euphonia xanthogaster* 45
dolei, *Himatione* 54
dolei, *Palmeria* 21, 54, 112, 128, 142, 176
dominicensis, *Carduelis* 24, 78
dominicensis, *Chrysomitris* 78
dominicensis, *Loximitris* 78
dominicensis, *Spinus* 78, 115, 134
donaldsoni, *Crithagra* 69, 114
donaldsoni, *Serinus* 69
dorsostriata, *Crithagra* 68, 114
dorsostriata, *Crithagra dorsostriata* 68
dorsostriatus, *Serinus* 30, 68
Drepanididae 10, 12, 22
Drepanidini 6, 16, 19, 21, 22, 37, 38, 51, 104, 108, 112, 116, 128
Drepanis 20, 37, 54
dubius, *Carpodacus* 29, 51
dubius, *Carpodacus dubius* 51
Dysmorodrepanis 37, 53

edwardsii, *Carpodacus* 49, 112
edwardsii, *Carpodacus edwardsii* 49
elaeochlora, *Carduelis* 79
elegans, *Carduelis* 75
elegantissima, *Chlorophonia* 40, 41, 109, 121
elegantissima, *Chlorophonia elegantissima* 41
elegantissima, *Pipra* 41
elgonensis, *Crithagra gularis* 70
elgonensis, *Linurgus olivaceus* 65
ellisiana, *Akialoa* 55
ellisiana, *Akialoa ellisiana* 55
ellisianus, *Drepanis* 55
ellisianus, *Hemignathus* 55
Emberiza 11, 12, 19
Emberizidae 10, 11, 13
Emberizine 12
Emberizini 11, 16, 19
Emberizinae 16, 17, 19
Emberizoidei 13, 19
endemion, *Crithagra gularis* 70
enucleator, *Loxia* 57
enucleator, *Pinicola* 26, 57, 110, 124, 172, 175
enucleator, *Pinicola enucleator* 57
eos, *Carpodacus* 49
eos, *Carpodacus waltoni* 49

Eophona 27, 37, 47
epauletta, *Pyrrhoplectes* 26, 60, 111
epauletta, *Pyrrhula* 60
erythaca, *Pyrrhula* 26, 29, 58, 110
erythaca, *Pyrrhula erythaca* 58
Erythrina 28, 34, 37, 47
erythrina, *Erythrina* 22, 47, 111, 126, 172, 176, 207, 214
erythrina, *Erythrina erythrina* 47
erythrina, *Loxia* 47
erythrinus, *Carpodacus* 28
erythrocephala, *Pyrrhula* 29, 58, 110
eschatosa, *Pinicola enucleator* 58
estherae, *Chrysocorythus* 26, 75, 132
estherae, *Chrysocorythus estherae* 75
estherae, *Crithagra* 75
estherae, *Serinus* 26, 31, 75
Estrildidae 10, 19
Eophona 47
Euphonia 23, 41
Euphoniinae 7, 22, 23, 37, 38, 40, 108, 109, 116, 121
europoea, *Pyrrhula pyrrhula* 59
Eurylaimi 13
exilipes, *Acanthis hornemanni* 14, 27, 73
exilipes, *Carduelis* 14
exsul, *Euphonia xanthogaster* 45

femininus, *Carpodacus dubius* 51
ferghanensis, *Erythrina erythrina* 47, 153
ferreirostris, *Carpodacus* 48
ferreirostris, *Chaunoproctus* 22, 48
ferreirostris, *Coccothraustes* 28, 48
finschi, *Euphonia* 22, 43
flammea, *Acanthis* 26, 27, 73, 104, 114, 131, 172, 176, 207, 214
flammea, *Acanthis flammea* 73
flammea, *Carduelis* 14, 26
flammea, *Fringilla* 73
flammea, *Loxops* 52
flammea, *Paroreomyza* 21, 52, 142
flammula, *Pinicola enucleator* 58
flava, *Chlorodrepanis* 57, 113, 142
flava, *Nectarinia* 57
flava, *Viridonia* 57
flavescens, *Serinus* 76
flaviceps, *Rhodacanthis* 53
flavifrons, *Chlorophonia musica* 40
flavigula, *Crithagra* 67
flavigula, *Serinus* 67

- flavirostris, Acanthis* 72
flavirostris, Cannabina 72
flavirostris, Carduelis 24, 26, 72
flavirostris, Chlorophonia 41
flavirostris, Fringilla 72
flavirostris, Linaria 26, 72, 114, 207
flavirostris, Linaria flavirostris 72
flavirostris, Linota 72
flaviventris, Crithagra 69, 114, 130, 176
flaviventris, Crithagra flaviventris 69
flaviventris, Serinops 69
flaviventris, Serinus 30, 69
flavivertex, Crithagra 77
flavivertex, Serinus 77, 115
flavivertex, Serinus flavivertex 77
flavus, Hemignathus 57
flavus, Loxops 57
flegeli, Poliospiza 70
formosanus, Carpodacus 29, 50
forreri, Spinus notatus 79
fradei, Crithagra rufobrunnea 65
fraithii, Himatione 55
Fringilla 11, 12, 14, 22, 23, 27, 39
Fringillae 12
Fringillidae 2, 4, 5, 10–13, 15, 17, 19, 38
Fringillinae 11, 12, 15, 16, 22, 23, 37–39, 108, 109, 116, 137, 182, 186
Fringillini 15
Fringilloidei 12
frommi, Serinus 69
frontalis, Chlorophonia cyanea 41
frontalis, Crithagra 66
frontalis, Haemorhous mexicanus 63
frontalis, Serinus citrinelloides 66
fulvicrissa, Euphonia 43, 109
fulvicrissa, Euphonia fulvicrissa 43
funerea, Drepanis 54

gengleri, Fringilla coelebs 39
Geospizidae 10
glioli, Leucosticte arctoa 62
githaginea, Erythrospiza 59
githaginea, Fringilla 59
githaginea, Rhodopechys 59
githagineus, Bucanetes 26, 59, 111, 160, 172
githagineus, Bucanetes githagineus 59
godmani, Euphonia affinis 42
gommaensis, Crithagra mozambica 68
gouldi, Euphonia 44, 109
gouldi, Euphonia gouldi 44

grandis, Carpodacus 48, 111
grandis, Carpodacus rhodochlamys 48
grandis, Erythrina rhodochlamys 48
granti, Crithagra mozambica 68
graueri, Crithagra striolata 71
grebnitskii, Erythrina erythrina 47
grinnelli, Loxia curvirostra 74
griscomi, Haemorhous mexicanus 63
griseitergum, Serinus canicollis 77
griseiventris, Pyrrhula 30
griseiventris, Pyrrhula pyrrhula 30, 59
griseonucha, Leucosticte tephrocotis 62, 166
grotei, Crithagra mozambica 68
guillarmodi, Crithagra flaviventris 69
guillemardi, Loxia curvirostra 74
gularis, Crithagra 70, 114, 130
gularis, Crithagra gularis 70
gularis, Linaria 70
gularis, Poliospiza 79
gularis, Serinus 30

haematopygia, Leucosticte brandti 61
Haematospiza 37
Haemorhous 28, 37, 62
hanapepe, Hemignathus lucidus 56
harrisoni, Chloris chloris 64
harterti, Linaria cannabina 72
heinrichi, Chloris spinoides 65
Hemignathus 20, 37, 55
henrici, Carpodacus sibiricus 50
Hesperiphona 27, 37, 46
hesperophila, Spinus psaltria 78
hewitti, Crithagra albogularis 71
hildgardae, Crithagra capistrata 66
himalayensis, Loxia curvirostra 74
Himatione 37, 55
hirundinacea, Euphonia 43, 109
Hirundinidae 17
holboellii, Acanthis flammea 27
holboellii, Linaria 73
hornemanni, Acanthis 26, 27, 73, 114
hornemanni, Acanthis hornemanni 27, 73
hornemanni, Carduelis 26, 73
hornemanni, Linota 73
hortulanus, Serinus 76
hoyi, Sporagra magellanica 80
huillensis, Serinus flavivertex 77
humii, Carpodacus puniceus 51
humii, Coccothraustes coccothraustes 47
humilis, Crithagra gularis 70

- humilis*, *Euphonia minuta* 44
hyposticta, *Crithagra* 66, 113
hyposticta, *Crithagra hyposticta* 66
hypostictus, *Spinus citrinelloides* 66
hypoxantha, *Euphonia laniirostris* 43

iberiae, *Pyrrhula pyrrhula* 59
icterica, *Fringilla* 68
icterica, *Sporagra magellanica* 80
Icteridae 10, 13
Icterini 16
icterioides, *Coccothraustes* 45
icterioides, *Mycerobas* 45, 110, 122
icterus, *Serinus* 68
imitans, *Euphonia* 44
imitans, *Tanagra* 44
impiger, *Crithagra atrogularis* 67
indicus, *Oraegithus* 76
innominatus, *Acanthis* 73
insignis, *Chlorophonia cyanocephala* 40
intensa, *Chlorophonia cyanea* 41
intermedia, *Leucosticte brandti* 61
intermedius, *Acanthis* 73
irvingi, *Leucosticte tephrocotis* 62
islandica, *Acanthis flammea* 27

jamaica, *Euphonia* 42, 109, 121
jamaica, *Fringilla* 42
japonica, *Loxia curvirostra* 74
japonicus, *Coccothraustes coccothraustes* 47
jewetti, *Spinus tristis* 78
johannis, *Acanthis* 73
johannis, *Linaria* 73, 114
johannis, *Warsanglia* 73
jouyi, *Spinus psaltria* 78

kamtschatkensis, *Pinicola enucleator* 57
kangrae, *Procarduelis nipalensis* 61
kauaiensis, *Hemignathus* 57
kauaiensis, *Loxops* 57
kauaiensis, *Viridonia* 57
kawahariba, *Chloris sinica* 64
kikuyensis, *Crithagra citrinelloides* 66
kilianensis, *Carpodacus puniceus* 51
kilimensis, *Crithagra burtoni* 71
kilimensis, *Linurgus olivaceus* 65
kirbyi, *Crithagra scotops* 66
kirghizorum, *Linaria flavirostris* 72
kittlitzii, *Chloris sinica* 64
kobdensis, *Carpodacus rubicilla* 48

koliensis, *Crithagra* 66, 113
koliensis, *Serinus capistratus* 66
kona, *Chloridops* 20, 21, 53
korejevi, *Linaria flavirostris* 72
Kozlowia 37
kubanensis, *Erythrura erythrura* 47

lanainensis, *Akialoa ellisiana* 55
laniirostris, *Euphonia* 22, 43, 109, 122
laniirostris, *Euphonia laniirostris* 43
lauta, *Tanagra lauta* 43
lawrencei, *Astragalinus* 78
lawrencei, *Carduelis* 24, 77
lawrencei, *Chrysomitris* 78
lawrencei, *Spinus* 77, 115
lepidus, *Carpodacus sibiricus* 50
leucogenis, *Pyrrhula* 29, 58
leucogenis, *Pyrrhula leucogenis* 58
leucolaemus, *Serinus alario* 77
leucoptera, *Crithagra* 71, 114
leucoptera, *Loxia* 14, 26, 74, 114
leucoptera, *Loxia leucoptera* 74
leucopterus, *Serinus* 71
leucopygia, *Crithagra* 26, 67, 113
leucopygia, *Crithagra leucopygia* 67
leucopygius, *Serinus* 26, 30, 67
Leucosticte 13, 29, 34, 37, 61
leucura, *Pinicola enucleator* 58
Linaria 25, 27, 28, 37, 72
linaria, *Fringilla* 73
linnei, *Carduelis* 75
Linota 27
Linurgus 37, 65
littoralis, *Leucosticte tephrocotis* 62
longipennis, *Chlorophonia cyanea* 41
longirostris, *Carpodacus puniceus* 51
longirostris, *Sporagra magellanica* 80
louisae, *Rhynchostruthus* 64, 113
Loxia 6, 11, 13, 14, 25, 37, 73, 131
Loxiae 12
Loxioides 20, 37, 53
Loxops 37, 56
lucidus, *Hemignathus* 21, 55, 56, 142
lucidus, *Hemignathus lucidus* 56
lucifer, *Carpodacus rubicilloides* 48
luteicapilla, *Euphonia* 42, 109, 122, 175
luteicapilla, *Phonasca* 42
luzoniensis, *Loxia curvirostra* 74
lwenarum, *Crithagra atrogularis* 67

- macroptera*, *Spinus pinus* 78
maculata, *Himatione* 52
maculata, *Paroreomyza* 52, 142
maculicollis, *Crithagra dorsostrata* 68
maculicollis, *Serinus* 69
madarasz, *Chloris chloris* 64
maderensis, *Fringilla coelebs* 40
magellanica, *Carduelis* 24, 79
magellanica, *Chrysomitris* 79
magellanica, *Fringilla* 79
magellanica, *Sporagra* 26, 79, 116, 134
magellanica, *Sporagra magellanica* 80
magellanicus, *Spinus* 26, 79
magnirostris, *Eophona personata* 47
Magumma 37, 56
major, *Carduelis carduelis* 75
mana, *Himatione* 56
mana, *Loxops* 56
mana, *Manuceria* 21, 56, 104, 113, 142
mana, *Oreomystis* 56
Manuceria 56
margaritacea, *Leucosticte brandti* 61
marshalii, *Crithagra flaviventris* 69
maxima, *Leucosticte tephrocotis* 62
mcgregori, *Haemorhous mexicanus* 63
meadewaldoi, *Linaria cannabina* 72
media, *Euphonia mesochrysa* 44
mediterranea, *Linaria cannabina* 72
megaplaga, *Loxia* 74, 114, 132
megaplaga, *Loxia leucoptera* 74
Melamprosops 20, 37, 51
melanochroa, *Crithagra* 71
melanochrous, *Serinus* 71
melanozanthos, *Coccothraustes* 45, 46
melanozanthos, *Mycerobas* 46, 110, 175
melanura, *Eophona* 47
melanura, *Euphonia laniirostris* 43
melanura, *Loxia* 47
Meliphagidae 20
menachensis, *Crithagra* 68
menachensis, *Poliospiza* 69
menachensis, *Serinus* 69
mendoza, *Crithagra gularis* 70
Menurae 13
mennelli, *Crithagra* 26, 70
mennelli, *Poliospiza* 70
mennelli, *Serinus* 26, 70
meridionalis, *Loxia curvirostra* 74
merzbacheri, *Mycerobas carnipes* 46
mesamericana, *Loxia curvirostra* 74
mesochrysa, *Euphonia* 44, 110
mesochrysa, *Euphonia mesochrysa* 44
mexicana, *Fringilla* 63, 80
mexicanus, *Carpodacus* 26, 28, 63
mexicanus, *Haemorhous* 26, 28, 63, 85, 113, 129, 176
mexicanus, *Haemorhous mexicanus* 63
migratoria, *Eophona* 22, 47, 110, 123, 172, 175
migratoria, *Eophona melanura* 47
migratoria, *Eophona migratoria* 47
mindanensis, *Chrysocorythus estherae* 75
mindanensis, *Serinus* 75
miniakensis, *Linaria flavirostris* 72
minor, *Chloris sinica* 64
minor, *Loxia curvirostra* 74
minuscula, *Chlorophonia cyanea* 41
minuta, *Euphonia* 22, 41, 44, 110
minuta, *Euphonia minuta* 44
mirabilis, *Palmeria* 54
mongolica, *Eremopsaltria* 60
mongolica, *Erythrospiza* 60
mongolica, *Rhodopechys* 60
mongolicus, *Bucanetes* 26, 59, 111, 125, 160, 172, 175
mongolicus, *Carpodacus* 59
monguilloti, *Carduelis* 26
monguilloti, *Chloris* 26, 65
monguilloti, *Hypacanthi* 65
montana, *Hesperiphona vespertina* 46
montana, *Himatione* 52
montana, *Paroreomyza* 21, 22, 52, 112, 142
montana, *Paroreomyza montana* 52
montana, *Pinicola enucleator* 58
montanella, *Linaria flavirostris* 72
montanorum, *Crithagra gularis* 70
monticola, *Poliospiza* 71
Montifringilla 10, 12, 13
montifringilla, *Fringilla* 22, 40, 109, 121, 163, 172, 175, 200, 207, 214
moreletti, *Fringilla coelebs* 39
Motacillidae 17
mozambica, *Crithagra* 26, 68, 114, 130, 176
mozambica, *Crithagra mozambica* 68
mozambica, *Fringilla* 68
mozambicus, *Serinus* 26, 30
muehlei, *Chloris chloris* 64
munroi, *Dysmorodrepanis* 21, 53, 54, 112
munroi, *Hemignathus* 56
murina, *Pyrrhula* 29, 59
Muscicapoidae 15

- musica*, *Chlorophonia* 22, 40, 109, 121
musica, *Chlorophonia musica* 40
musica, *Pipra* 40
Mycerobas 27, 37, 45

nana, *Linaria cannabina* 72
Nectariniidae 16
nemoricola, *Fringilauda* 61
nemoricola, *Leucosticte* 26, 61, 111, 172, 175
nemoricola, *Leucosticte nemoricola* 61
Neospiza 72, 143
newtoni, *Paroreomyza montana* 52
niediecki, *Carduelis carduelis* 75
nigricans, *Coccothraustes coccothraustes* 47
nigricauda, *Sporagra spinescens* 81
nigriceps, *Chrysomitris* 77
nigriceps, *Serinus* 77, 115
nipalensis, *Carduelis* 61
nipalensis, *Carpodacus* 26, 29, 61
nipalensis, *Procarduelis* 26, 61, 111
nipalensis, *Procarduelis nipalensis* 61
nipalensis, *Pyrrhula* 26, 29, 58, 110
nipalensis, *Pyrrhula nipalensis* 58
nisus, *Accipiter* 211
nitida, *Euphonia chrysopasta* 44
notata, *Carduelis* 24, 79
notatus, *Chrysomitris* 79
notatus, *Spinus* 79, 115, 134
notatus, *Spinus notatus* 79

obscura, *Akialoa* 21, 55
obscura, *Certhia* 55
obscurus, *Hemignathus* 55
obsoleta, *Fringilla* 63
obsoleta, *Rhodopechys* 63
obsoleta, *Rhodospiza* 26, 63, 113, 129, 172, 176
occipitalis, *Chlorophonia* 41, 109
occipitalis, *Euphonia* 41
ochraceus, *Loxops coccineus* 57
oleacea, *Spinus notatus* 79
olivacea, *Carduelis* 24, 79
olivacea, *Euphonia* 41
olivacea, *Sporagra* 79
olivaceus, *Coccothraustes* 65
olivaceus, *Linurgus* 26, 65, 113
olivaceus, *Linurgus olivaceus* 65
olivaceus, *Spinus* 79
olmecorum, *Euphonia affinis* 42
ombriosa, *Fringilla coelebs* 40
omissa, *Euphonia fulvicrissa* 43

otus, *Asio* 211
maculata, *Oreomyza* 52
orangensis, *Crithagra albogularis* 71
Oreomystis 37, 52
Oreomyza 52
oressinoma, *Euphonia xanthogaster* 44
Oryzoborus 12
Oscines 15
owstoni, *Pyrrhula erythaca* 68

pachyrhyncha, *Poliospiza* 69
pacifica, *Certhia* 54
pacifica, *Drepanis* 21, 54, 128
pallens, *Crithagra leucopygia* 67
pallida, *Hesperiphona abeillei* 46
pallida, *Spinus tristis* 78
pallidior, *Leucosticte brandti* 61
pallidior, *Poliospiza* 70
palmae, *Fringilla coelebs* 40
palmeri, *Rhodacanthis* 20, 21, 53
Palmeria 37, 54
pamirensis, *Leucosticte brandti* 61
pamirensis, *Linaria flavirostris* 72
papa, *Fringilla* 28, 48
paphlagoniae, *Pyrrhula pyrrhula* 59
Paradoxornis 11
parapanisi, *Carduelis caniceps* 75
Paroreomyza 37, 52
Parulidae 10
Parulini 16
parva, *Carduelis carduelis* 75, 178
parva, *Himatione* 56
parva, *Magnumma* 21, 56, 112, 128, 142
parvus, *Hemignathus* 56
parvus, *Loxops* 56
Passer 10, 12, 14
Passeres 11, 13
Passeridae 12, 16
Passeriformes 2, 5, 9, 13, 180
Passerinae 12, 13
Passerine 12
Passeroidea 15
paula, *Sporagra magellanica* 80
payraudaei, *Pyrrhula* 59
pectoralis, *Euphonia* 45, 110
pectoralis, *Pipra* 45
pelzelni, *Chlorophonia cyanocephala* 40
percivali, *Rhynchostruthus* 64, 113
percna, *Loxia curvirostra* 74
perplexa, *Spinus pinus* 78

- perplexus*, *Carduelis* 24
personata, *Eophona* 47, 110
personata, *Eophona personata* 47
personatus, *Coccothraustes* 47
peruana, *Sporagra magellanica* 80
Petronia 10, 12
 Peucedraminae 15
phaeosoma, *Melamprosops* 21, 51, 52, 142
 Pico-Passeres 12
pileata, *Pyrrhula pyrrhula* 59
Pinicola 37, 57
pinus, *Carduelis* 24, 26, 78
pinus, *Chrysomitris* 78
pinus, *Fringilla* 78
pinus, *Spinus* 26, 78, 115, 134
pinus, *Spinus pinus* 78
pipilans, *Linaria flavirostris* 72
 Ploceidae 10, 11, 12, 13, 19
 Ploceinae 12
plumbea, *Euphonia* 42, 109
polatzeki, *Fringilla teydea* 40
poliogyne, *Loxia curvirostra* 74
portenkoi, *Carpodacus roseus* 50
potosinus, *Haemorhous mexicanus* 63
praetermissa, *Euphonia gouldi* 44
prigoginei, *Linurgus olivaceus* 65
Procarduelis 29, 37, 61
 Prunellidae 19
psaltria, *Astragalinus* 78
psaltria, *Carduelis* 24, 25, 26, 78
psaltria, *Chrysomitris* 78
psaltria, *Fringilla* 78
psaltria, *Spinus* 26, 78, 115, 134
psaltria, *Spinus psaltria* 78
Pseudonestor 20, 37, 56
 Pseudoscines 12
psittacea, *Loxia* 53
psittacea, *Psittirostra* 21, 53, 142
psittacina, *Chlorophonia cyanea* 41
Psittirostra 20, 37, 53
pulcherrimus, *Carpodacus* 22, 29, 48, 112
pulcherrimus, *Carpodacus pulcherrimus* 49
pulcherrimus, *Propasser* 49
punctigula, *Crithagra mozambica* 68
punicea, *Pyrrhospiza* 51
puniceus, *Carpodacus* 22, 51, 112, 127, 172
puniceus, *Carpodacus puniceus* 51
purpurascens, *Euphonia fulvicrissa* 43
purpurea, *Fringilla* 62
purpureus, *Carpodacus* 26, 28, 62
purpureus, *Haemorhous* 26, 28, 62, 113, 214
purpureus, *Haemorhous purpureus* 62, 197
pusillus, *Passer* 76
pusillus, *Serinus* 26, 30, 76, 115, 133, 176
pygmaea, *Linota* 76
pylzowi, *Urocynchramus* 19
pyrrhophrys, *Chlorophonia* 41, 109
pyrrhophrys, *Euphonia* 41
Pyrrhoptectes 37, 60
Pyrrhospiza 37
Pyrrhula 29, 37, 58, 94
pyrrhula, *Loxia* 58, 59
pyrrhula, *Pyrrhula* 26, 29, 59, 104, 110, 124, 163, 172, 175, 200, 207, 214
pyrrhula, *Pyrrhula pyrrhula* 59
 Pyrrhulae 12
 Pyrrhulini 26, 29, 37, 38, 57, 108, 110, 116, 124, 186
 Pyrrhuloxiidae 10
pytyopsittacus, *Loxia* 26, 73, 114

quitensis, *Euphonia xanthogaster* 45

reichardi, *Crithagra* 70, 114
reichardi, *Crithagra reichardi* 70
reichardi, *Poliospiza* 70
reichardi, *Serinus gularis* 70
reichenowi, *Crithagra* 67, 114
renatae, *Chrysocorythus estherae* 75
reichenowi, *Serinus* 67
Rhodacanthis 37, 53
Rhodopechys 29, 37, 60
rhodochlamys, *Carpodacus* 22, 48, 111, 127, 172, 176
rhodochlamys, *Corythus* 48
rhodochlamys, *Erythrina* 48
rhodochlamys, *Pyrrhula* 48
rhodopnus, *Haemorhous mexicanus* 63
Rhodospiza 25, 37, 63
Rhynchostruthus 25, 37, 63
Richmondena 12
ricketti, *Pyrrhula nipalensis* 58
riggenbachi, *Crithagra leucopygia* 67
rileyi, *Chlorophonia elegantissima* 41
roborowskii, *Carpodacus* 22, 50
roborowskii, *Kozłowia* 22, 28, 50
roborowskii, *Leucosticte* 50
rodochroa, *Fringilla* 49
rodochrous, *Carpodacus* 22, 29, 49, 112, 127
rodopepla, *Fringilla* 49

- rodopeplus*, *Carpodacus* 22, 49
rodwayi, *Euphonia violacea* 43
roraimae, *Chlorophonia cyanea* 41
rosea, *Pyrrhula pyrrhula* 59
rosea, *Fringilla* 48, 50
roseatus, *Erythrina erythrina* 47
rosepectus, *Haemorhous mexicanus* 63
roseus, *Carpodacus* 22, 28, 50, 112, 176
roseus, *Carpodacus roseus* 50
rossikowi, *Pyrrhula pyrrhula* 59
rostrata, *Acanthis flammea* 27, 73
rothschildi, *Crithagra* 67
rothschildi, *Serinus* 67
ruberrimus, *Haemorhous mexicanus* 63
rubescens, *Agraphospiza* 26, 60, 111
rubescens, *Carpodacus* 26, 29, 60
rubescens, *Procarduelis* 60
rubicilla, *Carpodacus* 22, 48, 111, 126
rubicilla, *Carpodacus rubicilla* 48
rubicilla, *Loxia* 48
rubicilloides, *Carpodacus* 22, 28, 48, 111
rubicilloides, *Carpodacus rubicilloides* 48
rubicundus, *Carpodacus edwardsii* 49
rubra, *Pinicola* 57
ruficeps, *Euphonia xanthogaster* 45
rufifrons, *Fringilla* 76
rufiventris, *Euphonia* 22, 45, 110
rufiventris, *Euphonia rufiventris* 45
rufiventris, *Tanagra* 45
rufivertex, *Euphonia anneae* 44
rufobrunnea, *Crithagra* 26, 65, 113
rufobrunnea, *Crithagra rufobrunnea* 65
rufobrunneus, *Linurgus* 65
rufobrunneus, *Serinus* 26
rufostrigata, *Linaria flavirostris* 72

sagittirostris, *Hemignathus* 55
sagittirostris, *Viridonia* 21, 55
sakhalinensis, *Pinicola enucleator* 58
salicamans, *Spinus tristis* 78
salimalii, *Carpodacus stoliczkae* 50
samaliyae, *Crithagra mozambica* 68
sanguinea, *Certhia* 55
sanguinea, *Fringilla* 60
sanguinea, *Himatione* 21, 22, 55, 112, 142
sanguineus, *Rhodopechys* 26, 60, 111, 125, 172, 175
sanguineus, *Rhodopechys sanguineus* 60
sanguinolentus, *Carpodacus sibiricus* 50
santaecrucis, *Sporagra magellanica* 80

sarda, *Fringilla coelebs* 39
sassi, *Serinus flavivertex* 77
saturata, *Phonasca* 42
saturata, *Euphonia* 42
saturata, *Hesperiphona abeillei* 46
saturata, *Linota* 61
schiebeli, *Fringilla coelebs* 39
schulpini, *Coccothraustes coccothraustes* 47
sclateri, *Chlorophonia musica* 40
scotica, *Loxia* 74, 114
scotica, *Loxia curvirostra* 74
scotica, *Loxia pytyopsittacus* 74
scotops, *Crithagra* 66, 113
scotops, *Crithagra scotops* 66
scotops, *Serinus* 66
semideserti, *Crithagra atrogularis* 67
septentrionalis, *Carduelis* 75
Serinus 25, 26, 30, 31, 37, 65, 76
serinus, *Fringilla* 76
serinus, *Serinus* 26, 30, 76, 85, 115, 133, 172, 176, 214
serrirostris, *Euphonia chlorotica* 42
severtzovi, *Carpodacus rubicilla* 48
sharpii, *Crithagra sulphurata* 70
sharpii, *Serinus* 69
shelleyi, *Serinus* 69
sibirica, *Loxia* 50
sibiricus, *Carpodacus* 22, 50, 112, 127, 172, 176
sibiricus, *Carpodacus sibiricus* 50
sibiricus, *Uragus* 19, 22, 28, 50
siemiradzki, *Carduelis* 80
siemiradzki, *Chrysomitris* 80
siemiradzki, *Spinus* 80
siemiradzki, *Sporagra* 80, 135
sikangensis, *Carpodacus puniceus* 51
sillemi, *Leucosticte* 61
sinica, *Carduelis* 26, 64
sinica, *Chloris* 26, 64, 113, 172, 176
sinica, *Chloris sinica* 64
sinica, *Fringilla* 64
sipahi, *Carpodacus* 48, 111, 176
sipahi, *Corythus* 48
sipahi, *Erythrina* 48
sipahi, *Haematospiza* 22, 48
sitkensis, *Loxia curvirostra* 74
socotranus, *Rhynchostruthus* 26, 63, 113, 129
solomkoi, *Fringilla coelebs* 39, 117, 162, 170, 196
somereni, *Crithagra atrogularis* 67
sordahlae, *Crithagra albogularis* 71

- sowerbyi*, *Eophona migratoria* 47
speculigerus, *Mycerobas carnipes* 46
spinescens, *Carduelis* 24, 81
spinescens, *Chrysomitris* 81
spinescens, *Spinus* 81
spinescens, *Sporagra* 81
spinescens, *Sporagra spinescens* 81
spinooides, *Carduelis* 26, 65
spinooides, *Chloris* 26, 64, 113
spinooides, *Chloris spinooides* 65
Spinus 25, 31, 37, 77
spinus, *Carduelis* 24, 25, 26, 78
spinus, *Fringilla* 77, 78
spinus, *Spinus* 26, 78, 104, 115, 134, 163, 172, 177, 200, 207, 214
spodiogenys, *Fringilla coelebs* 39
Sporagra 25, 37, 79
steerei, *Pyrrhula leucogenis* 58
stejnegeri, *Akialoa ellisiana* 55
stejnegeri, *Chlorodrepanis* 21, 57, 142
stejnegeri, *Himatione* 57
stejnegeri, *Spinus* 79
stejnegeri, *Sporagra xanthogastra* 79
stoliczkae, *Carpodacus* 29, 50
stoliczkae, *Carpodacus stoliczkae* 40
stoliczkae, *Propasser* 50
striatipecta, *Crithagra reichardi* 70
stricklandi, *Loxia curvirostra* 74
striolata, *Crithagra* 26, 71, 114
striolata, *Crithagra striolata* 71
striolata, *Poliospiza* 71
striolata, *Pyrrhula* 71
striolatus, *Serinus* 26, 30, 31, 71
subhimachala, *Pinicola* 22, 28, 51
subhimachalus, *Carpodacus* 22, 51, 112
subhimachalus, *Corythus* 51
Suboscines 15
subulata, *Carduelis caniceps* 76
sulphurata, *Crithagra* 26, 69, 114
sulphurata, *Crithagra sulphurata* 70
sulphurata, *Loxia* 65
sulphuratus, *Serinus* 26, 30, 69
sushkini, *Leucosticte arctoa* 62
suttoni, *Euphonia hirundinacea* 43
Sylvoidea 15
symonsi, *Crithagra* 69
symonsi, *Spinus* 69
synoica, *Pyrrhula* 50
synoicus, *Carpodacus* 22, 29, 50, 112
syriaca, *Fringilla coelebs* 39
syriacus, *Serinus* 26, 76, 115
taczanowskii, *Euphonia chlorotica* 42
Tanagra 11
Tanagridae 11, 13
tando, *Crithagra mozambica* 68
tanganjicae, *Crithagra burtoni* 71
tavarae, *Euphonia mesochrysa* 44
taylori, *Chloris ambigua* 65
Telespiza 37, 52
tephrocotis, *Leucosticte* 26, 29, 62, 111, 125
tephrocotis, *Leucosticte tephrocotis* 62
tephrocotis, *Linaria* 61, 62
teydea, *Fringilla* 40, 109, 175
teydea, *Fringilla teydea* 40
thibetana, *Chionomitris* 31, 77, 115
thibetana, *Chrysomitris* 77
thibetanus, *Serinus* 26, 30
thibetanus, *Spinus* 26, 31
thomensis, *Crithagra rufobrunnea* 65
Thraupidae 10, 23
Thraupini 16
thura, *Carpodacus* 22, 28, 29, 51, 112
thura, *Carpodacus thura* 51
tianschanica, *Loxia curvirostra* 74, 102
totta, *Crithagra* 69, 114, 130
totta, *Loxia* 69
totta, *Serinus* 69
transcaspicus, *Fringilla coelebs* 39
trifasciatus, *Carpodacus* 28, 50, 112
trinitatis, *Euphonia* 42, 109, 122
tristis, *Astragalinus* 78
tristis, *Carduelis* 24, 26, 78
tristis, *Chrysomitris* 78
tristis, *Fringilla* 78
tristis, *Spinus* 26, 78, 115, 133, 177
tristis, *Spinus tristis* 78
tristriata, *Crithagra* 70, 114
tristriatus, *Serinus* 70
tschusii, *Carduelis carduelis* 75
tucumana, *Sporagra magellanica* 80
turkestanica, *Chloris chloris* 64
Tyranni 13, 15
tyrrhenica, *Fringilla coelebs* 39
uchidai, *Pyrrhula nipalensis* 58
ultima, *Telespiza* 52, 142
umbrina, *Leucosticte tephrocotis* 62
umbrosa, *Crithagra scotops* 66
Uragus 19, 37

- Urocynchramidae 19
Urocynchramus 19
urubambensis, *Sporagra magellanica* 80
uropygialis, *Carduelis* 80
uropygialis, *Chrysomitris* 80
uropygialis, *Sporagra* 80, 116
uropygialis, *Spinus* 80
ussuriensis, *Carpodacus sibiricus* 50
ussuriensis, *Chloris sinica* 64

vanderbilti, *Chrysocorythus estherae* 75
vanmarli, *Chloris chloris* 64
vansoni, *Crithagra mozambica* 68
verreauxii, *Carpodacus* 29, 49
verreauxii, *Propasser* 49
vespertina, *Fringilla* 46
vespertina, *Hesperiphona* 22, 46, 110, 123, 175, 214
vespertina, *Hesperiphona vespertina* 46
Vestiaria 37, 54
vestiaria, *Certhia* 54
victoriae, *Pyrrhula nipalensis* 58
 Viduinae 12
vinaceus, *Carpodacus* 22, 29, 49
violacea, *Fringilla* 43
violacea, *Euphonia* 22, 43, 109, 122
violacea, *Euphonia violacea* 43
virens, *Certhia* 57
virens, *Chlorodrepanis* 21, 57, 104, 113, 142, 176
virens, *Chlorodrepanis virens* 57
virens, *Hemignathus* 22, 57
virens, *Loxops* 57
virens, *Viridonia* 57
viridis, *Pipra* 40
viridis, *Tanagra* 40
Viridonia 37, 55
volgensis, *Carduelis carduelis* 75
voousi, *Chloris chloris* 64

wallowa, *Leucosticte tephrocotis* 62
walteri, *Leucosticte brandti* 61
waltoni, *Carpodacus* 29, 49
waltoni, *Carpodacus waltoni* 49
waltoni, *Propasser* 49
waterstradti, *Pyrrhula nipalensis* 30, 58
whytii, *Crithagra* 71
whytii, *Serinus* 71
wilsoni, *Chlorodrepanis virens* 57
wilsoni, *Crithagra sulphurata* 70
wilsoni, *Hemignathus* 21, 56, 104, 128, 142
wilsoni, *Heterorhynchus* 56
witti, *Spinus psaltria* 78
wolstenholmei, *Loxops coccineus* 57

xanthogaster, *Euphonia* 22, 44, 110
xanthogaster, *Euphonia xanthogaster* 44
xanthogastra, *Carduelis* 24, 25, 79
xanthogastra, *Chrysomitris* 79
xanthogastra, *Sporagra* 79, 115
xanthogastra, *Sporagra xanthogastra* 79
xanthogastrus, *Spinus* 79
xantholaema, *Crithagra* 68
xantholaemus, *Serinus* 68
xanthophrys, *Pseudonestor* 21, 56, 112, 128, 142
xanthopygia, *Crithagra* 67
xanthopygius, *Serinus* 67

yarrellii, *Carduelis* 24, 80
yarrellii, *Spinus* 80
yarrellii, *Sporagra* 80, 135
yemenensis, *Acanthis* 73
yemenensis, *Linaria* 73, 114
yemenensis, *Pseudacanthis* 73

zedlitzi, *Bucanetes githagineus* 59
zopholega, *Euphonia laniirostris* 43
 Zosteropidae 18

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ПТИЦ

- Акекее 57, 128, 188
Акепа 37
Акиалоа большая 55
—, малая 55
Акиаполаау 56, 128
Акикики 37, 52, 128, 188
Акохекохе 54, 128, 189
Алауахио 37
—, Оаху 52
—, Мауи 52
Амакихи большая 37, 55
—, Гавайи 57
—, Кауаи 57
—, Оаху 57
Анианиау 56, 128
Апапане 37, 55, 189, 211
Астрильды 10, 13, 94
- Белоглазки** 18
- Воробьи** 10, 11, 12, 18
Воробьиные 5, 9, 11, 13, 15–17, 28, 31, 32, 34, 95, 98, 99, 109, 136, 140, 144, 151, 162, 164, 166, 174, 206, 215, 217
—, кричащие 13, 15
—, певчие 13, 15–17, 19, 31, 90, 205
—, певчие Нового Света 16
Ворона серая 187
Врановые 22, 187
Вьюрки горные 29, 34, 37, 38, 75, 84, 132
—, Дарвиновы 10, 11, 13, 14, 22
—, золотокрылые 37, 38
—, канареечные 16, 26, 30, 31, 37, 38
Вьюрковые настоящие 2, 5, 6, 9, 10, 13–15, 17–20, 22, 25, 31–34, 38, 39, 83–85, 90
Вьюрок алый 37, 48, 84
—, американский горный 29, 62, 91, 96, 97, 99, 125, 166, 190
—, анкобэрский канареечный 68, 81, 143
—, аравийский золотокрылый 64
—, африканский канареечный 66
—, белобрюхий канареечный 68
—, белогорлый канареечный 71, 83, 130
—, белокрылый канареечный 71, 83, 99
—, белопоясничный канареечный 67, 99
—, Блэнфорда 29, 37, 60, 84
—, бонинский 28, 37, 48
—, буланный 37, 38, 63, 129, 136, 171
—, буропоясничный канареечный 70, 99
—, бурошапочный горный 62
—, гималайский горный 61, 84, 96, 99, 152, 155, 161, 170, 171, 173, 181, 183, 185
—, домовый 7, 8, 28, 34, 85, 88, 100, 129, 139, 168, 188, 190, 197, 211
—, дубоносковый северный канареечный 69
—, дубоносковый южный канареечный 69
—, европейский канареечный 8, 25, 30, 31, 76, 84–86, 100, 118–120, 133, 139, 141, 159, 167, 190
—, желтобровый канареечный 71
—, желтобрюхий канареечный 69, 83, 130
—, желтовенечный канареечный 77
—, желтогорлый канареечный 67, 81, 83, 99
—, желтогузый канареечный 67, 99
—, желтолобый канареечный 66
—, желтый 76, 132
—, жемчужный горный 61, 84, 97, 99, 106, 125, 136, 137, 158, 161
—, золотоголовый 37, 38, 60, 84
—, иволговый 37, 38, 65
—, йеменский канареечный 68, 99
—, канареечный — см. европейский
—, канарский канареечный 7, 76, 133
—, капский канареечный 69, 130
—, Кассина 28, 63, 89, 154
—, Коа большой 37, 53
—, Коа малый 53
—, коричневощекий канареечный 70
—, корольковый — см. красношапочный
—, корсиканский 76
—, красно-бурый канареечный 65, 99
—, красношапочный 76, 99, 133, 136, 137, 154, 155, 170, 171, 178, 182, 183, 197
—, красный 37, 51, 127
—, крючокклювый гавайский 56, 128
—, лайсанский 52, 128
—, лесной канареечный 66
—, лимонногрудый канареечный 68, 83
—, лимонный 25, 76, 132, 190
—, малайский 26, 37, 38, 75, 132
—, мозамбикский канареечный 34, 68, 81, 83, 130
—, Нихоа 52
—, одноцветный 65

- , очковый 37, 38, 60, 84
 —, папирусковый канареечный 66
 —, пестроголовый канареечный 70, 81, 83, 130
 —, пестрогрудый канареечный 70, 99
 —, пестрый канареечный 31, 71, 99
 —, полосатый канареечный 66
 —, пурпурный 28, 62, 89, 91, 190, 197
 —, пустынный 63, 129
 —, Рейхенова канареечный 67
 —, Ротшильда канареечный 67
 —, Сальвадори канареечный 68
 —, сернисто-желтый канареечный 69
 —, серошейный канареечный 77, 83
 —, сибирский горный 61, 136
 —, Силлема горный 61, 83, 84
 —, сирийский канареечный 76
 —, сокотранский золотокрылый 63, 129
 —, сомалийский золотокрылый 64
 —, танзанийский канареечный 71, 99
 —, тибетский 31, 37, 38, 77
 —, тонкокловый 29, 37, 38
 —, толстокловый канареечный 71, 99
 —, черноголовый канареечный 77, 83
 —, черногорлый канареечный 67, 83, 130
 —, чернолицый канареечный 66
 —, черноухий канареечный 70, 83
 —, черный горный 62, 190
 —, эфиопский канареечный 77
 —, южноафриканский канареечный 69
- Древесница гавайская алая** 52
 —, гавайская красная 52
 —, гавайская малая 56
Дроздовые 22, 206
Дубонос арчовый 46, 84, 103, 122, 136, 137, 150, 155, 173, 178, 182, 184, 185, 188
 —, большой черноголовый 47, 99, 182, 183, 188
 —, вечерний 46, 101, 106, 123, 136, 137, 157, 170, 183, 185, 195
 —, капюшонный 46
 —, Кона 37, 53
 —, малый черноголовый 47, 123, 143, 169, 182, 183, 186, 187
 —, обыкновенный 27, 46, 88, 102, 108, 118, 119, 120, 123, 136, 137, 140, 141, 146, 150, 152, 157, 169, 170, 179, 183, 186, 188, 191, 196, 197, 211, 212, 217
 —, ошейниковый 45, 84
 —, пестрокрылый 46, 84
 —, чёрно-золотой 45, 84, 122
Дубоносы 10–12, 16, 22, 37, 45, 84, 94, 96, 108, 157
 —, американские 37
 —, горные 37
 —, черноголовые 37
Дятлы 32
- Жаворонки** 13
- Зеленушка вьетнамская** 65
 —, гималайская 64, 84
 —, китайская 64, 183, 190
 —, обыкновенная 8, 34, 64, 88, 91, 93, 103, 108, 118–120, 129, 136, 137, 140, 141, 144–146, 152, 155–159, 161, 162, 167, 170, 178, 179, 182, 186–188, 190, 196, 197, 211, 212
 —, черноголовая 65, 84, 190
Зеленушки 12, 16, 24, 26, 27, 34, 37, 38, 136, 218
Зернояд сантомеийский 72, 143
Зяблик 7, 8, 11, 22, 34, 35, 37–39, 81, 88, 91, 96, 101, 103, 105–108, 117–120, 136, 140, 141, 143–146, 148, 150, 152–162, 164, 165, 167, 168, 170, 171, 173, 178–190, 192, 193, 196, 199–202, 204, 206–208, 212, 213, 215
 —, голубой 40, 81, 170
- И’иви** 37, 54, 128, 189, 211
- Какавахие** 52
Канарейка 6, 7, 31, 133, 189, 190, 217, 218
Кардиналовые 10, 12, 13, 14, 16, 18, 19, 22
Клесты 16, 25–27, 34, 37, 38, 102, 137, 140, 152, 182, 185, 186, 193, 195, 197, 217
Клест белокрылый 74, 141, 146, 190, 193, 195
 —, гаитянский 74, 132
Клест-еловик 34–36, 74, 81, 103, 106, 118–120, 131, 141, 150, 162, 168, 169, 171, 180, 182–185, 190, 193, 194, 196, 206
Клест обыкновенный — см. Клест-еловик
Клест-сосновик 35, 73, 141, 183, 190, 193, 194,
Клест шотландский 35, 36, 74
Коноплянка горная 24, 34, 72, 83, 152, 156, 170, 190, 212
 —, йеменская 28, 73
 —, обыкновенная 24, 28, 72, 101, 118–120, 130, 136, 137, 141, 146, 152, 154–156, 161, 168, 170, 178–182, 186–188, 196, 197, 210, 212, 215

- , сомалийская 28, 73, 81, 83
Коноплянки 16, 24, 26, 27, 34, 37, 38, 190, 218
Крючоклов Ланаи 37, 54
Кукушки 32, 188
Кулики 206
- Ласточковые** 11, 17, 18, 205
Лирохвосты 13
- Магумма** 37
Медососы 20
- Нектарницевые** 16, 18
Неясыть, обыкновенная 211
Нукупуу 56
- Овсянковые** 10–14, 16, 18–20, 22, 34, 94
—, американские 10, 11, 17, 19
Органист зелёный 41, 121, 149, 185
—, золотобровый 41
—, ошейниковый 41
—, синешапочный 41, 91
—, чернобровый 41
Оу 37, 53
- Палила** 37, 53, 128, 165, 189
Певун оливковый 15
Певуны лесные 10, 16, 17, 19, 20
Перепелятник 211
Поо-ули 37, 51
Псевдонестор 37
- Ракши** 32
Рогоклювые 13
- Свиристели** 11, 17
Серпоклювка гавайская желтогорлая 37, 56
—, гавайская насекомоядная 56, 104
Синицы 206
Скворцы 217
Славки 22
Славковые американские 10, 11
Снегирины 16, 26, 27, 29, 34, 37, 38, 57, 84, 92, 94, 157, 190, 218,
Снегирь азорский 59
—, белощёкий 58
—, бурый 58, 84, 106
—, желтоспинный 58, 84, 124
—, красноголовый 58, 84
—, монгольский пустынный 29, 59, 125, 184
- , обыкновенный 17, 34, 59, 97, 105, 108, 118, 119, 120, 124, 136, 137, 140, 141, 144–146, 150, 153, 155, 157, 158, 161, 162, 168, 170, 178, 183, 185, 188, 190, 194, 196, 197, 200, 202, 215, 217
—, пустынный 29, 37, 38, 59, 97, 160, 167
—, сероголовый 58, 84
—, серый 30, 59, 97
—, уссурийский 30
Сова, ушастая 211
Совы 211
Сорока 187
Суторы 11
- Танагровые** 10, 11, 13, 16–20, 22, 23
Телеспизы 37
Тиранновые 13
Ткачиковые 10, 13, 14, 94, 217
Трупиаловые 10, 11, 13, 16, 17, 20, 22
Трясогузковые 11, 17, 18
- Ула-аи-хаване** 54
Урагус 17, 19, 28, 37, 50, 127, 157, 171, 173, 182, 183, 185, 186, 188
Хищные 206, 211
- Цветоеды** 17, 20
Цветочница гавайская 56, 189
—, гавайская лайсанская 55
—, гавайская огненная 55, 189, 211
—, гавайская пальмовая 37, 54
—, гавайская хохлатая 37, 54, 189
—, гавайская чернолицая 51
Цветочница-мамо желтогузая 37, 54, 128
—, черная 54
Цветочница черно-алая — см. И'иви
Цветочницы американские 17, 20
Цветочницы гавайские 10–13, 16–23, 34, 35, 37, 38, 51, 81, 103, 104, 138, 142, 149, 165, 188, 211
- Чечевица арчовая** 48, 84, 127, 155, 161, 170, 171, 173, 183, 184
—, бледная 50
—, Блэнфорда 29, 34
—, большая 48, 84, 98, 108, 126, 153, 157, 199
—, винно-красная 49, 84
—, высокогорная 28, 48, 84
—, гималайская белобровая 51, 84
—, гималайская красивая 48

- , китайская белобровая 51
 —, китайская красивая 49, 84
 —, краснобровая 49, 84, 127
 —, краснолобая 51
 —, краснопоясничная 49, 84
 —, красношапочная 63
 —, мексиканская — см. Вьюрок домовый
 —, обыкновенная 8, 34, 37, 47, 81, 84, 86, 87, 92, 102, 118, 119, 120, 126, 136, 137, 139, 141, 144, 145, 148, 149, 152–158, 160, 161, 164, 168, 170, 171, 178, 179, 181, 183, 186, 188, 196, 206, 207, 215, 217
 —, Пржевальского 19, 34
 —, пурпурная 62
 —, пятнистая 49, 84
 —, Роборовского 28, 50
 —, рододендровая **51, 84**
 —, розовая 48, 84, 137, 197
 —, сибирская 50, 108, 188
 —, синаяская 50
 —, скальная 57, 84, 127, 157
 —, тайваньская 50
 —, тонкокловая 29, 34
 —, трёхпоясная 50, 84
 —, Шарпа 49, 84
 —, Эдвардса 49, 84
 Чечевицы 16, 19, 22, 23, 27–29, 34, 37, 47, 84, 136, 182
 Чечевичник краснокрылый 17, 29, 37, 38, 60, 97, 125, 137, 186, 199
 Чечётка горная — см. коноплянка горная
 —, обыкновенная 73, 81, 83, 96, 103, 118, 119, 120, 131, 140, 146, 150, 156, 157, 159, 168, 170, 183, 187, 188, 190, 191, 195, 196, 200
 —, пепельная 73, 190, 191, 196
 —, тундрная — см. пепельная
 Чечётки 16, 25, 26, 27, 34, 37, 38, 102, 137, 152–154, 178, 182, 188, 192, 194, 197, 212
 Чиж американский 7, 78, 100, 133, 136, 156, 166, 168, 171, 181, 197, 204
 —, андский 81
 —, антильский 78, 134
 —, бородастый 79
 —, гватемальский 78, 134
 —, желтобрюхий 79
 —, желтолицый 80, 81, 135, 143
 —, желтопоясничный 80
 —, капуциновый — см. красный
 —, капюшонный — см. Магелланов
 —, красный 80, 81, 135, 143, 189
 —, Магелланов 34, 79, 134
 —, маскированный 77
 —, мексиканский 78, 134
 —, обыкновенный 35, 78, 81, 96, 107, 108, 118, 119, 120, 134, 137, 140, 141, 143–146, 150, 152, 156, 159, 161, 162, 168, 170, 171, 183, 188–191, 196, 197, 199–201, 202, 204, 206–208, 212, 215
 —, огненный — см. красный
 —, оливковый 79
 —, сосновый 78, 99, 100, 134, 190, 195
 —, тибетский 31
 —, толстоклювый 80, 135
 —, черноголовый 79, 134
 —, черногрудый — см. черноголовый
 —, черный 80, 135
 —, шафрановый 80, 81, 83, 135
 —, Яррелла — см. желтолицый
 Чижи 8, 13, 16, 24–26, 34, 37, 38, 218
- Ширококловые 13**
- Щеглиные 11, 14, 22, 23, 37, 38, 45, 62, 92, 181**
 Щеглы 16, 24, 25, 26, 37, 38, 137, 218
 Щегол черноголовый 8, 34, 75, 99, 106, 108, 118, 119, 120, 132, 136, 137, 140, 141, 150, 152, 155, 156, 161, 162, 167, 170, 178, 181, 183, 184, 186–188, 190, 191, 196, 197, 215
 —, седоголовый 25, 75, 99, 102, 106, 137, 154, 155, 167, 169, 178, 188, 190
 Щур 8, 27, 34, 37, 38, 57, 81, 91, 97, 118–120, 124, 136, 137, 140, 141, 152–154, 170, 181, 183, 185, 190, 194, 195
 —, рододендровый 28, 51
- Эуфонии 22, 23, 34, 37, 38, 40, 137, 149, 169, 181**
 Эуфония антильская 40, 121
 —, бархатнолобая 42
 —, белобрюхая 44
 —, бронзовая 44
 —, венценосная 44
 —, желтобрюхая 43
 —, желтошапочная 42, 122, 169, 171, 181
 —, зеленогорлая 43
 —, золотобокая 45
 —, золотобрюхая 44
 —, каштановобрюхая 45
 —, кустарниковая 42
 —, ласточковая 43

—, оливковоспинная 44
—, оранжевобрюхая 34, 44
—, оранжевошапочная 42
—, пурпурногорлая 42
—, рыжебрюхая 45
—, рыжешапочная 44
—, свинцовая 42
—, синеголовая 40
—, толстоклювая 43, 122
—, тринидадская 42, 122

—, Финша 43
—, фиолетовая 43, 122
—, элегантная 41
—, ямайская 42, 121

Юрок 22, 35, 37–40, 81, 83, 96, 101, 103,
118–121, 136, 137, 139, 140, 141, 144–146,
151–154, 162, 167, 168, 171, 178, 182, 184,
188, 190, 192, 194, 195, 200, 202, 204, 206,
212, 215

УКАЗАТЕЛЬ АНГЛИЙСКИХ НАЗВАНИЙ ПТИЦ

- Akekee 57
Akepa Common 57
—, Kauai 57
Akialoa, Lesser 55
—, Greater 55
Akiapolaau 56
Akikiki 52
Akohekohe 54
Alauahio, Maui 52
—, Oahu 52
Amakihi, Greater 55
—, Hawaii 57
—, Kauai 57
—, Amakihi Oahu 57
Anianiau 56
Arapane 55
- Brambling** 40
Bullfinch, Azores 59
—, Baikal 59
—, Brown 58
—, Eurasian 59
—, Grey 59
—, Grey-headed 58
—, Orange 58
—, Red-headed 58
—, White-cheeked 58
- Canary**, Atlantic 76
—, Black-faced 66
—, Black-headed 77
—, Black-throated 67
—, Brimstone 69
—, Cape 69, 77
—, Common 76
—, Drakensberg 69
—, Forest 66
—, Island 76
—, Lemon-breasted 68
—, Papyrus 66
—, Protea 71
—, White-bellied 68
—, White-throated 71
—, Yellow 69
—, Yellow-crowned 77
—, Yellow-fronted 68
Chaffinch 39
- , Blue 40
Chlorophonia, Blue-crowned 41
—, Blue-naped 41
—, Chestnut-breasted 41
—, Golden-browed 41
—, Yellow-collared 41
Citril, African 66
—, Southern 66
—, Western 66
Creeper, Hawaii 56
—, Kauai 52
—, Maui 52
—, Molokai 52
—, Oahu 52
Crossbill, Hispaniolan 74
—, Parrot 73
—, Red 74
—, Scottish 74
—, Two-barred 74
- Euphonia**, Antillean 40
—, Blue-hooded 41
—, Bronze-green 44
—, Chestnut-bellied 45
—, Elegant 41
—, Finsch's 43
—, Fulvous-vented 43
—, Golden-bellied 44
—, Golden-rumped 40
—, Golden-sided 45
—, Green-throated 43
—, Jamaican 42
—, Olive-backed 44
—, Orange-bellied 44
—, Orange-crowned 42
—, Plumbeous 42
—, Purple-throated 42
—, Rufous-bellied 45
—, Scrub 42
—, Spot-crowned 44
—, Tawny-capped 44
—, Thick-billed 43
—, Trinidad 42
—, Velvet-fronted 42
—, Violaceous 43
—, White-vented 44
—, Yellow-crowned 42

—, Yellow-throated 43

Finch, Asian Rosy 61

- , Black Rosy 62
- , Brandt's Mountain 61
- , Brown-capped Rosy 62
- , Cassin's 63
- , Citril 76
- , Corsican 76
- , Crimson-browed 51
- , Desert 63
- , Eurasian Crimson-winged 60
- , Golden-naped 60
- , Green Singing 68
- , Grey-crowned Rosy 62
- , Grosbeak 53
- , House 63
- , Laysan 52
- , Mongolian 59
- , Nihoa 52
- , Oriole 65
- , Plain Mountain 61
- , Purple Finch 62
- , Scarlet 48
- , Sillem's Mountain 61
- , Spectacled 60
- , Trumpeter 59

Goldfinch, American 24, 78

- , Dark-backed 78
- , European 75
- , Grey-headed 75
- , Lawrence's 77
- , Lesser 78
- , Malay 75

Greenfinch, Black-headed 65

- , European 64
- , Grey-capped 64
- , Oriental 64
- , Vietnamese 65
- , Yellow-breasted 64

Grosbeak, Arabian Golden-winged 64

- , Black-and-yellow 45
- , Bonin 48
- , Chinese 47
- , Collared 45
- , Evening 46
- , Hooded 46
- , Japanese 47

—, Kona 53

- , Pine 57
- , São Tome 65, 72
- , Socotra Golden-winged 63
- , Somali Golden-winged 64
- , Spot-winged 46
- , White-winged 46
- , Yellow-billed 47

Grosbeak-Canary, Northern 69

—, Southern 69

Hawfinch 46

- Honeycreeper, Black-faced 51
- , Laysan 55
- Hookbill Lanai 54

I'iwi 54

Kakawahie 52

- Koa-Finch, Lesser 53
- , Yellow-headed 53
- , Greater 53
- , Orange 53

Linnet, Common 72

- , Warsanglia 73
- , Yemen 73

Mamo, Black 54

- , Hawaii 54
- , Perkins's 54

Nukupuu 56

Ou 53

Palila 53

- Parrotbill, Maui 56
- Poo-uli 51

Redpoll, Arctic 73

- , Common 73
- , Hoary 73
- Rosefinch, Blanford's 60
- , Blyth's 48
- , Chinese beautiful 49
- , Chinese white-browed 51
- , Common 47
- , Dark-breasted 61

- , Dark-rumped 49
 —, Great 48
 —, Himalayan beautiful 48
 —, Himalayan white-browed 51
 —, Long-tailed 50
 —, Pale 50
 —, Pallas's 50
 —, Pink-browed 49
 —, Pink-rumped 49
 —, Red-fronted 51
 —, Red-mantled 48
 —, Roborovski's 50
 —, Sinai 50
 —, Sharpe's 49
 —, Spot-winged 49
 —, Streaked 48
 —, Taiwan 50
 —, Three-banded 50
 —, Vinaceous 49
- Seedeater, Black-eared 70
 —, Brown-rumped 70
 —, Kipengere 71
 —, Principe 65
 —, Reichard's 70
 —, Reichenow's 67
 —, Salvadori's 68
 —, Streaky 71
 —, Streaky-headed 70
 —, Thick-billed 71
 —, West African 70
 —, White-rumped 67
 —, Yellow-browed 71
 —, Yellow-rumped 67
- , Yellow-throated 67
 Serin, Ankober 68
 —, Arabian 67
 —, European 76
 —, Mountain 75
 —, Red-fronted 76
 —, Syrian 76
 —, Tibetan 77
 —, Yemen 68
 Siskin, Andean 81
 —, Antillean 78
 —, Black 80
 —, Black-capped 78
 —, Black-chinned 79
 —, Black-headed 79
 —, Cape 69
 —, Drakensberg 69
 —, Ethiopian 77
 —, Eurasian 78
 —, Hooded 79
 —, Olivaceous 79
 —, Pine 78
 —, Red 80
 —, Saffron 80
 —, Thick-billed 80
 —, Yellow-bellied 79
 —, Yellow-faced 80
 —, Yellow-rumped 80
- Teydefinch 40
 Twite 72
- Ula-ai-hawane 54

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Глава 1. Систематика, филогения и географическое распространение вьорковых	9
1.1. Систематика и филогения вьюрковых	9
1.1.1. Исторические вехи классификации вьюрковых до периода молекулярных исследований	10
1.1.2. Родственные отношения вьюрковых по данным электрофореза белков	14
1.1.3. Филогения и классификация вьюрковых по данным гибридизации ДНК–ДНК	14
1.1.4. О составе и положении в системе так называемых «певчих воробьиных Нового Света с девятью первостепенными маховыми»	16
1.1.5. Вопрос о степени родственных отношений вьюрковых и овсянковых	18
1.1.6. Родственные связи гавайских цветочниц, Drepanidini	19
1.1.7. Неотропические зуфонии — вьюрковые птицы	23
1.1.8. Филогения подсемейства щеглиных, Carduelinae	24
1.1.9. Палеонтологические данные и проблемы происхождения и радиации вьюрковых	31
1.1.10. Общие замечания о современных проблемах изучения филогении вьюрковых	32
1.1.11. Проблема подвидов	34
1.2. Классификация, номенклатура и географическое распространение вьорковых птиц	36
1.2.1. Систематический каталог вьюрковых	38
1.2.2. Характеристика ареалов и экспансия вьюрковых	81
Глава 2. Некоторые черты морфологии вьюрковых	90
2.1. Особенности черепа и челюстного аппарата	90
2.2. Пневматизация черепа	94
2.3. Подъязычные мешки вьюрковых	96
2.4. Оперение и его линька	98
2.4.1. Половой дихроматизм вьюрковых	99
2.4.2. Линька оперения	101
2.4.3. Определение возраста и пола по особенностям оперения	105
2.5. Размеры и масса тела	108
Глава 3. Местообитания, экологические ниши и пищевое поведение вьорковых птиц	117

3.1. Местообитания и пищевые объекты отдельных видов.....	117
3.2. Общее заключение о пищевой специализации вьюрковых.....	135
Глава 4. Численность вьюрковых и её динамика.....	139
4.1. Абсолютная численность.....	139
4.2. Долговременные тренды численности.....	143
4.3. Плотность гнездящейся популяции.....	146
Глава 5. Поведение и экология размножения вьюрковых.....	149
5.1. Влияние внешних условий на сроки размножения.....	149
5.2. Поведение птиц и этапы гнездового периода.....	151
5.2.1. Территориальное поведение, филопатрия и дисперсия.....	151
5.2.2. Демонстративное поведение. Образование брачных пар.....	156
5.2.3. Акустическая коммуникация птиц. Позывка и песня.....	158
5.2.4. Возрастно-половая структура популяций вьюрковых в период размножения.....	162
5.2.5. Моногамия вьюрковых. Полициклическое размножение.....	166
5.2.6. Гнездостроение.....	168
5.2.7. Количество яиц в кладке.....	173
5.2.8. Размеры, масса и окраска скорлупы яиц.....	179
5.2.9. Процесс инкубации.....	180
5.2.10. Вылупление и птенцовые признаки вьюрковых.....	182
5.2.11. Выкармливание птенцов и их развитие.....	184
5.2.12. Результативность размножения.....	187
5.2.13. Гибридизация вьюрковых.....	189
Глава 6. Сезонные передвижения вьюрковых.....	191
6.1. Передвижения в гнездовой и послегнездовой период.....	191
6.2. Инвазии.....	193
6.3. Сезонные миграции.....	195
6.3.1. Популяционные различия в дальности и характере миграций.....	195
6.3.2. Возрастно-половая структура птиц на пролете и зимовке и ее вариации.....	199
6.3.3. Скорость миграционных передвижений.....	205
Глава 7. Смертность и продолжительность жизни.....	210
7.1. Причины гибели и сезонные различия в смертности.....	210
7.2. Половые различия выживаемости.....	213
7.3. Средняя и максимальная продолжительность жизни.....	214
Практическое значение вьюрковых птиц.....	217
Литература.....	219
Указатель латинских названий птиц.....	249
Указатель русских названий птиц.....	261
Указатель английских названий птиц.....	266

CONTENTS

Introduction.....	5
Chapter 1. Systematics, phylogeny, and geographic distribution of true finches	9
1.1. Systematics and phylogeny of true finches	9
1.1.1. Historical milestones of finches classifications before molecular research	10
1.1.2. Relationship of true finches as indicated by the egg-white proteins.....	14
1.1.3. Phylogeny and classification of the finches by DNA–DNA hybridization	14
1.1.4. Composition and systematic position of so-called “New world nine primaried oscines”.....	16
1.1.5. Problem of relationship between true finches and buntings	18
1.1.6. Relationship of the Hawaiian honeycreepers.....	19
1.1.7. Neotropical euphonias is a true finches	23
1.1.8. Phylogeny of the subfamily Carduelinae.....	24
1.1.9. Palaeontological data and problems of origin and radiation of true finches	31
1.1.10. General comments about modern problems in the study of finch phylogeny.....	32
1.1.11. Problems of the subspecies	34
1.2. Classification, nomenclature and the ranges of true finches.....	36
1.2.1. Systematic check-list of true finches.....	38
1.2.2. Characteristic of the ranges and expansion of true finches.....	81
Chapter 2. Some morphological traits of true finches.....	90
2.1. Features of the skull and jaw-bones	90
2.2. Pneumatization of the skull	94
2.3. Gular sacks	96
2.4. Plumage and moult.....	98
2.4.1. Sexual dichromatism.....	99
2.4.2. Moult.....	101
2.4.3. Age and sex identification by means of plumage traits.....	105
2.5. Size and mass of the body	108
Chapter 3. Habitats, ecological niches, and feeding behaviour of true finches	117
3.1. Habitats and feeding objects.....	117
3.2. General conclusions about feeding specialization of true finches.....	135
Chapter 4. Numbers and its fluctuations	139
4.1. Absolute numbers	139
4.2. Long-term fluctuations of the numbers	143
4.3. Breeding density of populations.....	146

Chapter 5. Reproduction: behaviour and ecology.....	149
5.1. The influence of environment on the timing of breeding	149
5.2. Breeding behaviour and the stages of reproduction	151
5.2.1. Territorial behaviour, philopatry and dispersion	151
5.2.2. Courtship and pair formation	156
5.2.3. Vocal communication. Calling and the songs	158
5.2.4. Age and sex structure during the breeding period	162
5.2.5. Monogamy of true finches. More than one breeding cycle	166
5.2.6. Nest building.....	168
5.2.7. Clutch size.....	173
5.2.8. Size, mass, and colour of eggs	179
5.2.9. Incubation period	180
5.2.10. Hatching and features of the nestlings	182
5.2.11. Nestlings' feeding and its development	184
5.2.12. Breeding success	187
5.2.13. Hybridization of true finches	189
Chapter 6. Seasonal movements	191
6.1. Movements in the post-nesting period	191
6.2. Irruptions	193
6.3. Migrations.....	195
6.3.1. Difference between populations in migration strategy	195
6.3.2. Age and sex structure during migration and wintering and its variation.....	199
6.3.3. Speed of migrations	205
Chapter 7. Mortality and longevity	210
7.1. Death causes and seasonal difference in mortality.....	210
7.2. Differences between sexes in survival	213
7.3. Average and maximum longevity	214
Practical significance of true finches.....	217
Bibliography	219
Index of bird names in Latin.....	249
Index of bird names in Russian.....	261
Index of bird names in English.....	266



Вклейка 1. Вьюрковые рода *Fringilla* из подсемейства зябликовых (Fringillinae) и рода *Chlorophonia* из подсемейства эуфоний (Euphoniinae). 1 — голубой зяблик (*Fringilla teydea*), 2 — зяблик (*F. coelebs*), 3 — юрок (*F. montifringilla*), 4 — зеленый органист (*Chlorophonia cyanea*), 5 — чернобровый органист (*C. pyrrhophrys*), 6 — синеголовая эуфония (*C. cyanocephala*).

Авторы фото: R. Varone Tosco (1), В. Паевский (2), A. Incognitus (3), D. Sanches (4), N. Athanas (5, 6).



Вклейка 2. Вьюрковые родов *Chlorophonia* и *Euphonia* из подсемейства эуфоний (Euphoniinae).

1 — антильская эуфония (*Chlorophonia musica*), 2 — оранжевобрюхая эуфония (*Euphonia xanthogaster*), 3 — толстоклювая эуфония (*E. laniirostris*), 4 — каштановобрюхая эуфония (*E. pectoralis*), 5 — пурпурногорлая эуфония (*E. chlorotica*), 6 — синешапочный органист (*Chlorophonia occipitalis*).

Авторы фото: R. Odeide (1), N. Athanas (2, 3), D. Sanches (4, 5), K. Eisermann (6).



Вклейка 3. Дубоносы рода *Mycerobas* (триба Coccothraustini).

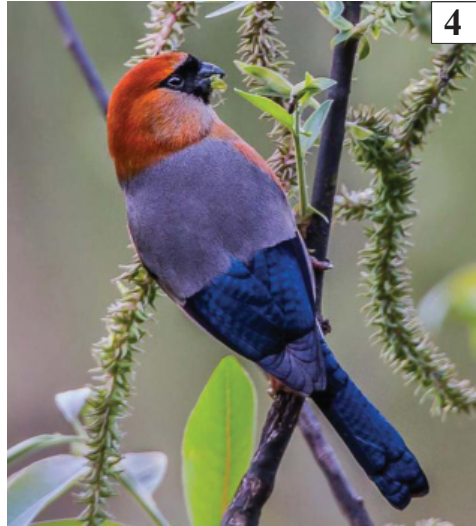
1 — черно-золотой дубонос (*Mycerobas icteroides*), 2 — ошейниковый дубонос (*M. affinis*), 3 — пестрокрылый дубонос (*M. melanozanthos*), 4 — арчевый дубонос (*M. carnipes*).

Авторы фото: А.Р. Singh (1), Z. Huaming (2), A. Incognitus (3), И. Уколов (4).



Вклейка 4. Дубоносы родов *Hesperiphona*, *Coccothraustes* и *Eophona* (триба Coccothraustini).

1 — вечерний дубонос (*H. vespertina*), 2 — капюшонный дубонос (*H. abeillei*), 3 — обыкновенный дубонос (*C. coccothraustes*), 4 — малый черноголовый дубонос (*E. migratoria*), 5 — большой черноголовый дубонос (*E. personata*). Авторы фото: A.D. Wilson (1), R. Chavez (2), А. Голубева (3), Flickr. com. photo (4), J. del Hoyo (5).



Вклейка 5. Щур (род *Pinicola*) и снегири рода *Pyrrhula* (триба Снегириныне, Pyrrhulini).

1 — щур (*Pinicola enucleator*), 2 — бурый снегирь (*Pyrrhula nipalensis*), 3 — желтоспинный снегирь (*P. aurantiaca*), 4 — красноголовый снегирь (*P. erythrocephala*), 5 — сероголовый снегирь (*P. erythaca*), 6 — белощекий снегирь (*P. leucogenis*).

Авторы фото: Т. Селена (1), А. Grosset (2), J. Eaton (3), J. Kuriakose (4), J. Holmes (5), A. Incognitus (6).



Вклейка 6. Вьюрковые родов *Pyrrhula*, *Bucanetes* и *Rhodopechys* (триба Снегириные, Pyrrhulini).

1 — обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), 2 — серый снегирь (*P. cineracea*), 3 — азорский снегирь (*P. murina*), 4 — пустынный снегирь (*Bucanetes githagineus*), 5 — монгольский пустынный снегирь (*B. mongolicus*), 6 — краснокрылый чечевичник (*Rhodopechys sanguineus*).

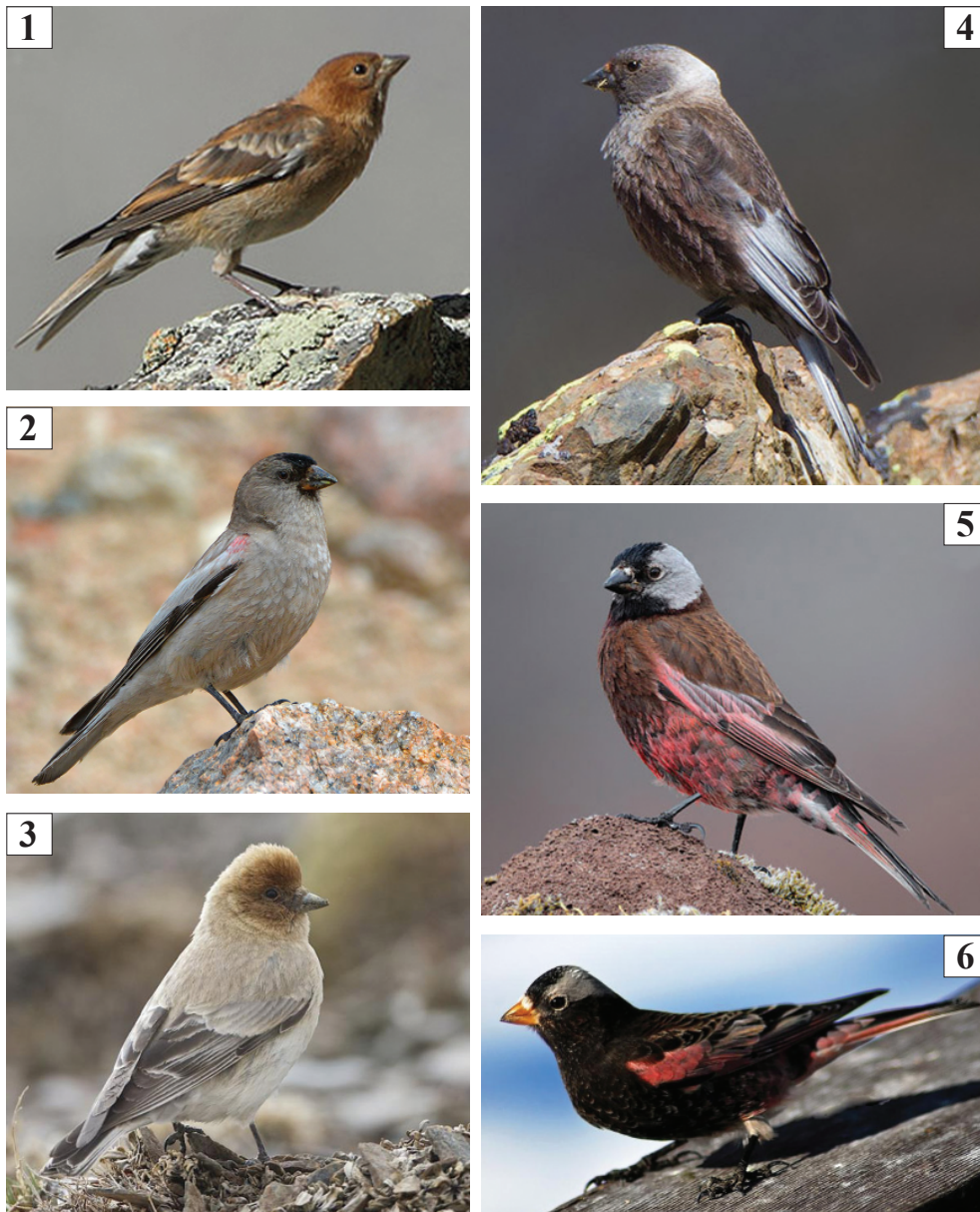
Авторы фото: Ю. Лисенков (1), В. Ивушкин (2), G. M. Rosa (3), L. Hlasek (4), В. Федоренко (5), С. Елисеев (6).



Вклейка 7. Вьюрковые из трибы Снегириные, Pyrrhulini.

1 — вьюрок Блэнфорда (*Agraphospiza rubescens*), 2 — очковый вьюрок (*Callacanthus burtoni*), 3 — золотоголовый вьюрок (*Pyrrhoptes epauletta*), 4 — тонкоклювый вьюрок (*Procarduelis nipalensis*).

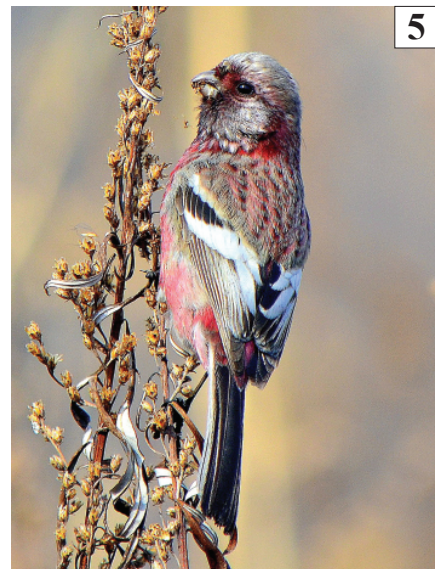
Авторы фото: М. Maddock (1), J. Hornbuckle (2), А. Grosset (3), J. Holmes (4).



Вклейка 8. Горные вьюрки, род *Leucosticte* (триба Снегириные, Pyrrhulini).

1 — гималайский вьюрок (*L. nemoricola*), 2 — жемчужный вьюрок (*L. brandti*), 3 — вьюрок Силлема (*L. sillemi*), 4 — сибирский вьюрок (*L. arctoa*), 5 — американский вьюрок (*L. tephrocotis*), 6 — черный вьюрок (*L. atrata*).

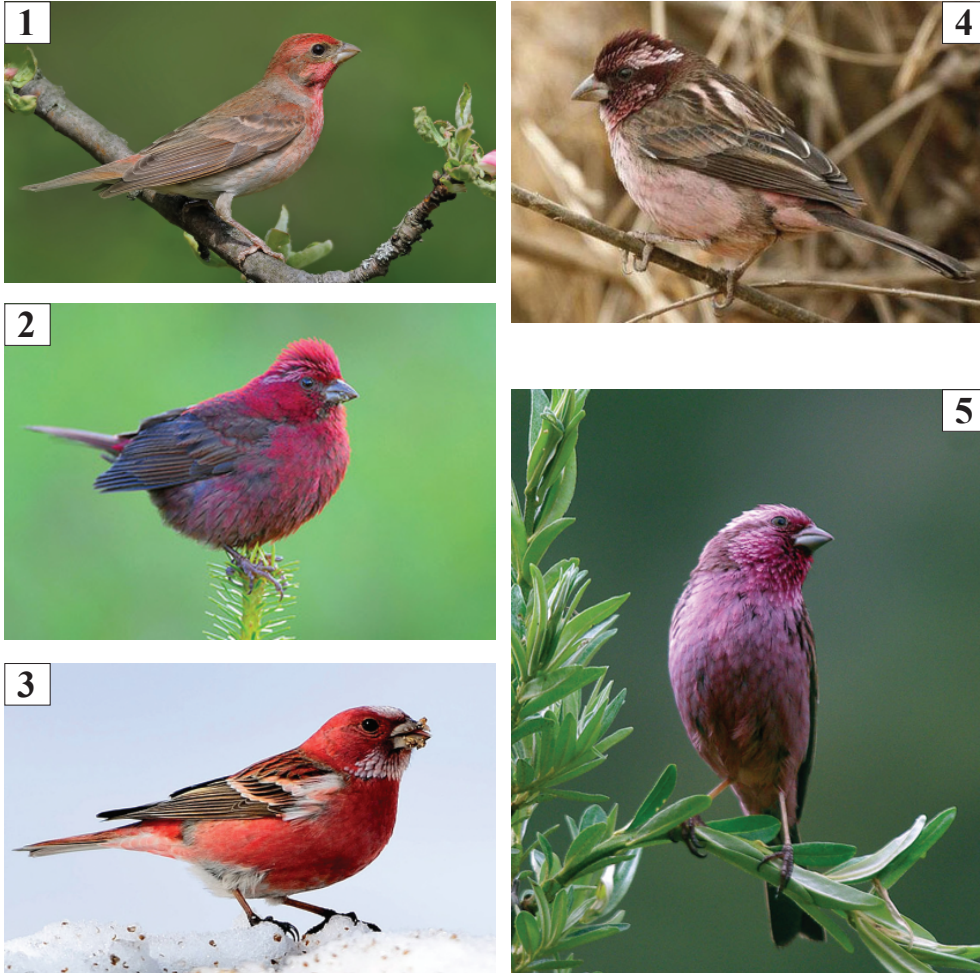
Авторы фото: В. Федоренко (1), А. Коваленко (2), Y. Muzika (3), И. Уколов (4), А. Incognitus (5), М. Ross (6).



Вклейка 9. Чечевицы рода *Carpodacus* (триба Carpodacini).

1 — скальная чечевица, или красный вьюрок (*Carpodacus puniceus*), 2 — синайская чечевица (*C. synoicus*), 3 — арчовая чечевица (*C. rhodochlamys*), 4 — большая чечевица (*C. rubicilla*), 5 — урагус (*C. sibiricus*).

Авторы фото: А. Коваленко (1), D. Occhiato (2), A. Aurelien (3), N. Khanolkar (4), З. Плотникова (5).



Вклейка 10. Чечевицы рода *Erythrina* и *Carpodacus* (триба Carpodacini).

1 — обыкновенная чечевица (*Erythrina erythrina*), 2 — винно-красная чечевица (*Carpodacus vinaceus*), 3 — сибирская чечевица (*C. roseus*), 4 — пятнистая чечевица (*C. rodopeplus*), 5 — гималайская красивая чечевица (*C. pulcherrimus*).

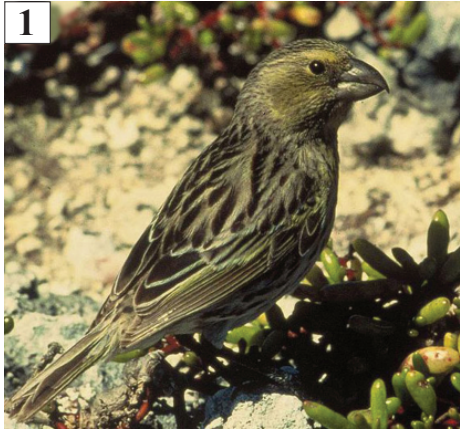
Авторы фото: А. Голубева (1), Flickr.com.photo (2), Y. Sung Bae (3), Z. Huaming (4, 5).



Вклейка 11. Чечевицы рода *Carpodacus* (триба *Carpodacini*).

1 — краснобровая чечевица (*C. rodochrous*), 2 — альпийский вьюрок (*C. sipahi*), 3 — гималайская белобровая чечевица (*C. thura*), 4 — трёхпоясная чечевица (*C. trifasciatus*), 5 — краснопопаничная чечевица (*C. waltoni*), 6 — чечевица Эдвардса (*C. edwardsii*).

Авторы фото: J.M. Garg (1), N. Devasar (2), J. Holmes (3), Y. Sung Bae (4), Z. Huaming (5), J. Kuriakose (6).



Вклейка 12. Гавайские цветочницы (триба Drepanidini).
1 — лайсанский вьюрок (*Telespiza cantans*), 2 — палила (*Loxioides bailleui*), 3 — и'ивы (*Vestiaria coccinea*), 4 — акиаполау (*Hemignathus wilsoni*), 5 — апапане (*Himatione sanguinea*), 6 — крюч-
коклювый вьюрок (*Pseudonestor xanthophrys*).
Авторы фото: A. Incognitus (1, 4), C. Slemmons (2), J. Denny (3, 5), J. Jeffrey (6).



Вклейка 13. Гавайские цветочницы (триба Drepanidini).

1 — акохекохе (*Palmeria dolei*), 2 — акепа (*Loxops coccineus*), 3 — амакихи кауаи (*Chlorodrepanis stejnegeri*), 4 — акекее (*Loxops caeruleirostris*), 5 — анианиау (*Magumma parva*), 6 — † малая акиалоа (*Akialoa obscura*).

Авторы фото: Flickr-grallaria (1), J. Jeffrey (2, 5), J. Denny (3), B. Scully (4), A. Incognitus (6).



Вклейка 14. Вьюрковые трибы щеглиные (Carduelini).

1 — пурпурный вьюрок (*Haemorhous purpureus*), 2 — домовый вьюрок (*H. mexicanus*), 3 — вьюрок Кассина (*Haemorhous cassinii*), 4 — сокотранский золотокрылый вьюрок (*Rhynchostruthus socotranus*), 5 — буланный вьюрок (*Rhodospiza obsoleta*), 6 — иволговый вьюрок (*Linurgus olivaceus*).

Авторы фото: A.D. Wilson (1), C.L. Edwards (2), A. Wilson (3), J. Hornbuckle (4), В. Федоренко (5), M. Ottavi (6).



Вклейка 15. Зелёнушки (род *Chloris*, триба Carduelini).

- 1 — китайская зелёнушка (*Chloris sinica*),
- 2 — обыкновенная зелёнушка (*C. chloris*),
- 3 — гималайская зелёнушка (*C. spinoides*),
- 4 — вьетнамская зелёнушка (*C. monguilloti*),
- 5 — черноголовая зелёнушка (*C. ambigua*).

Авторы фото: С. Бондарчук (1), В. Паевский (2), J. Eaton (3, 4), Т. Doron (5).



Вклейка 16. Канареечные вьюрки рода *Crithagra* (триба Carduelini).
1 — чернолицый вьюрок (*Crithagra capistrata*), 2 — вьюрок Рейхенова (*C. reichenowi*), 3 — мозамбикский вьюрок (*C. mozambica*), 4 — белобрюхий вьюрок (*C. dorsostriata*), 5 — толстоклювый вьюрок (*C. burtoni*), 6 — сернисто-желтый вьюрок (*C. sulphurata*), 7 — пестроголовый вьюрок (*C. gularis*).
Авторы фото: Mlanguy (1), M.P. Goodey (2), P. Cools (3), J. Erard (4), N. Borrow (5), P. Jonczyk (6), Mybs (7).



Вклейка 17. Канареечные вьюрки рода *Crithagra* (триба Carduelini).

1 — африканский вьюрок (*Crithagra citrinelloides*), 2 — северный дубоносый вьюрок (*C. donaldsoni*), 3 — пестрый вьюрок (*C. striolata*), 4 — лесной вьюрок (*C. scotops*), 5 — желтогузый вьюрок (*C. xanthopygia*), 6 — вьюрок Сальвадори (*C. xantholaema*).

Авторы фото: F. Sandvoss (1), N. Borrow (2), V. Patrovskaya (3), S. Woods (4), F. Trabalon (5), N. Borrow (6).



Вклейка 18. Канареечные вьюрки рода *Serinus* (триба Carduelini).

1 — красношапочный вьюрок (*Serinus pusillus*),
2 — европейский вьюрок (*S. serinus*), 3 — канарский
вьюрок (*S. canaria*), 4 — серошейный вьюрок (*S. canicollis*), 5 — эфиопский вьюрок (*S. nigriceps*),
6 — черноголовый вьюрок (*S. alario*).

Авторы фото: А. Aurelien (1), J. Battle (2), D. Perpignan (3), А. Incognitus (4), M. Sitton (5), W. Tarboton (6).



3 — сомалийская коноплянка (*L. johannis*), 4 — горная коноплянка (*L. flavirostris*), 5 — обыкновенная чечётка (*Acanthis flammea*), 6 — пепельная чечётка (*A. hornemanni*).

Авторы фото: Г. Дякин (1), Mansorea (2), Ch. Davies (3), С. Romeiks (4), Т. Шипилова (5), А. Incognitus (6).

Вклейка 19. Коноплянки (род *Linaria*) и чечётки (род *Acanthis*), триба Carduelini.

1 — обыкновенная коноплянка (*Linaria cannabina*), 2 — йеменская коноплянка (*L. yemensis*),



Вклейка 20. Клесты (род *Loxia*, триба Carduelini).

1 — белокрылый клест (*Loxia leucoptera*), 2 — клест-еловик (*L. curvirostra*), 3 — клест-сосновик (*L. pyropsittacus*), 4 — шотландский клест (*L. scotica*), 5 — гаитянский клест (*L. megalaga*).

Авторы фото: J. Harrison (1), M. Schaf (2), G. Visser (3), A. Incognitus (4, 5).



Вклейка 21. Щеглы (род *Carduelis*) и чижи рода *Spinus*, триба Carduelini.

1 — черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*), 2 — седоголовый щегол (*C. caniceps*), 3 — лимонный вьюрок (*C. citrinella*), 4 — корсиканский вьюрок (*C. corsicanus*), 5 — маскированный чиж (*Spinus lawrencei*), 6 — американский чиж (*S. tristis*).

Авторы фото: В. Паевский (1), В. Федоренко (2), Sandra (3), G. Olioso (4), A. Incognitus (5), G. Vyn (6).



Вклейка 22. Чижи рода *Spinus*, триба Carduelini.

1 — мексиканский чиж (*S. psaltria*), 2 — обыкновенный чиж (*S. spinus*), 3 — антильский чиж (*S. dominicensis*), 4 — сосновый чиж (*S. pinus*), 5 — гватемальский чиж (*S. atriceps*), 6 — черно-головой чиж (*S. notatus*).

Авторы фото: E. Winning (1), Л. Топуля (2), D. Shapiro (3), E.G. Peiker (4), B. Mila (5), R. Padilla (6).



1



4



2



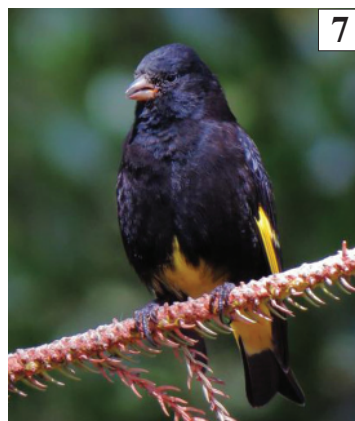
5



3



6

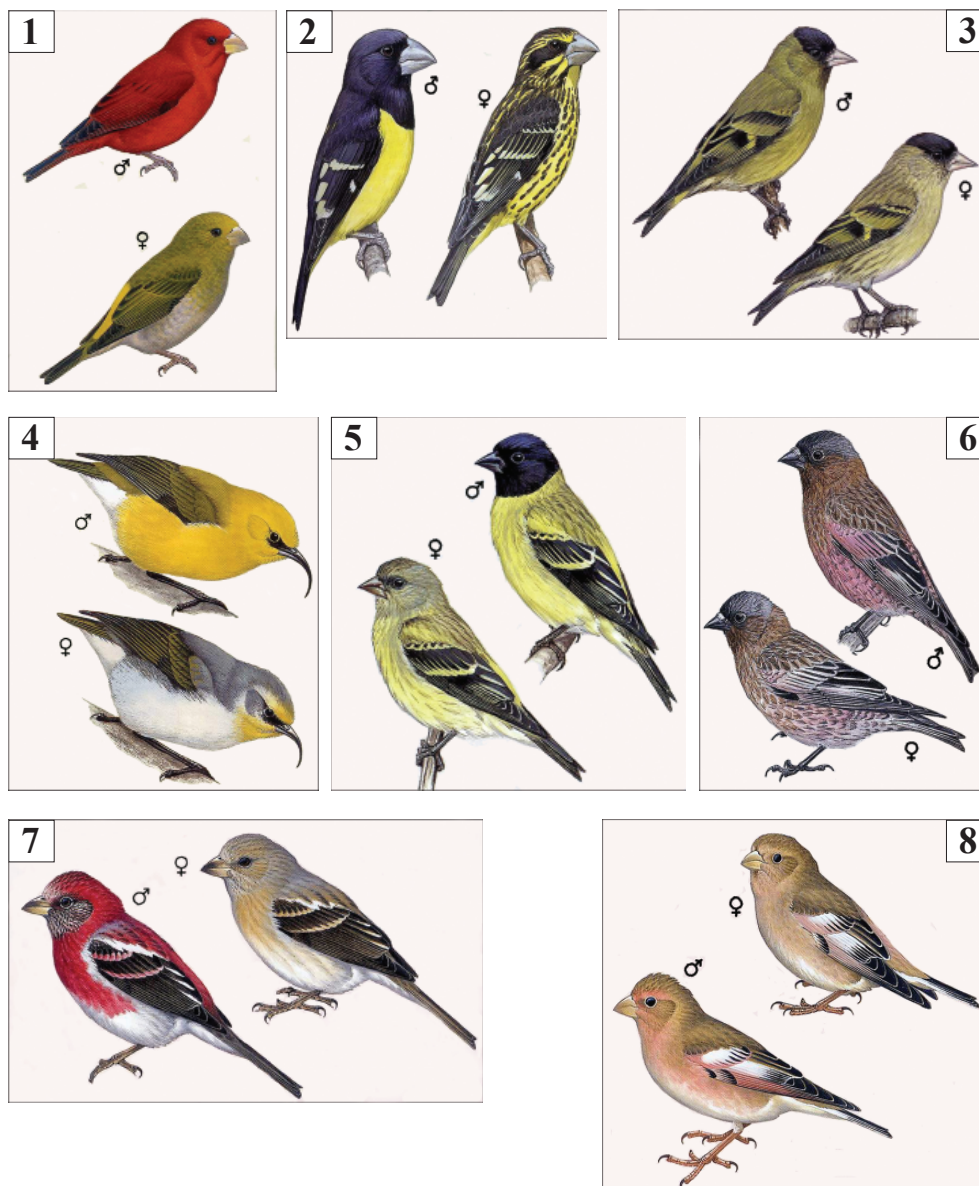


7

Вклейка 23. Южноамериканские чижи (род *Sporagra*, триба Carduelini).

1 — бородатый чиж (*Sporagra barbata*), 2 — желтобрюхий чиж (*S. xanthogastra*), 3 — капюшонный чиж (*S. magellanic*), 4 — красный чиж (*S. cucullata*), 5 — толстоклювый чиж (*S. crassirostris*), 6 — желтопоясничный чиж (*S. uropygialis*), 7 — черный чиж (*S. atrata*).

Авторы фото: L. Demongin (1), D. Avendano (2), D. Sanches (3), D. Avon (4), R. Tapia (5), A. Grosset (6), S. Klein (7).



Вклейка 24. Вариации полового дихроматизма у вьюрковых.

1 — алый вьюрок (*Carpodacus sipahi*), 2 — пёстрокрылый дубонос (*Mycerobas melanozanthos*), 3 — гватемальский чиж (*Spinus atriceps*), 4 — желтогорлая гавайская серпоклювка (*Hemignathus lucidus*), 5 — эфиопский канареечный вьюрок (*Serinus nigriceps*), 6 — буро-шапочный горный вьюрок (*Leucosticte australis*), 7 — трёхпоясная чечевица (*Carpodacus trifasciatus*), 8 — монгольский пустынный снегирь (*Bucanetes mongolicus*).

По Collar et al., 2010.



Вклейка 25. Гнезда выюрковых птиц с насиживающими самками и птенцами.

1 — обыкновенный клест (*Loxia curvirostra*), 2 — юрок (*Fringilla montifringilla*), 3 — обыкновенный снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), 4 — черноголовый щегол (*Carduelis carduelis*), 5 — американский чиж (*Spinus tristis*), 6 — фиолетовая зюфония (*Euphonia violacea*).

Авторы фото: S. Knell (1), A. Incognitus (2, 4–6), J. Bohdal (3).



Вклейка 26. Гнёзда вьюрковых с кладками.

1 — урагус (*Carpodacus sibiricus*), 2 — юрок (*Fringilla montifringilla*), 3 — черноголовая зеленушка (*Chloris ambigua*), 4 — горная чечётка (*Linaria flavirostris*), 5 — монгольский пустынный снегирь (*Bucanetes mongolicus*), 6 — красношапочный вьюрок (*Serinus pusillus*).

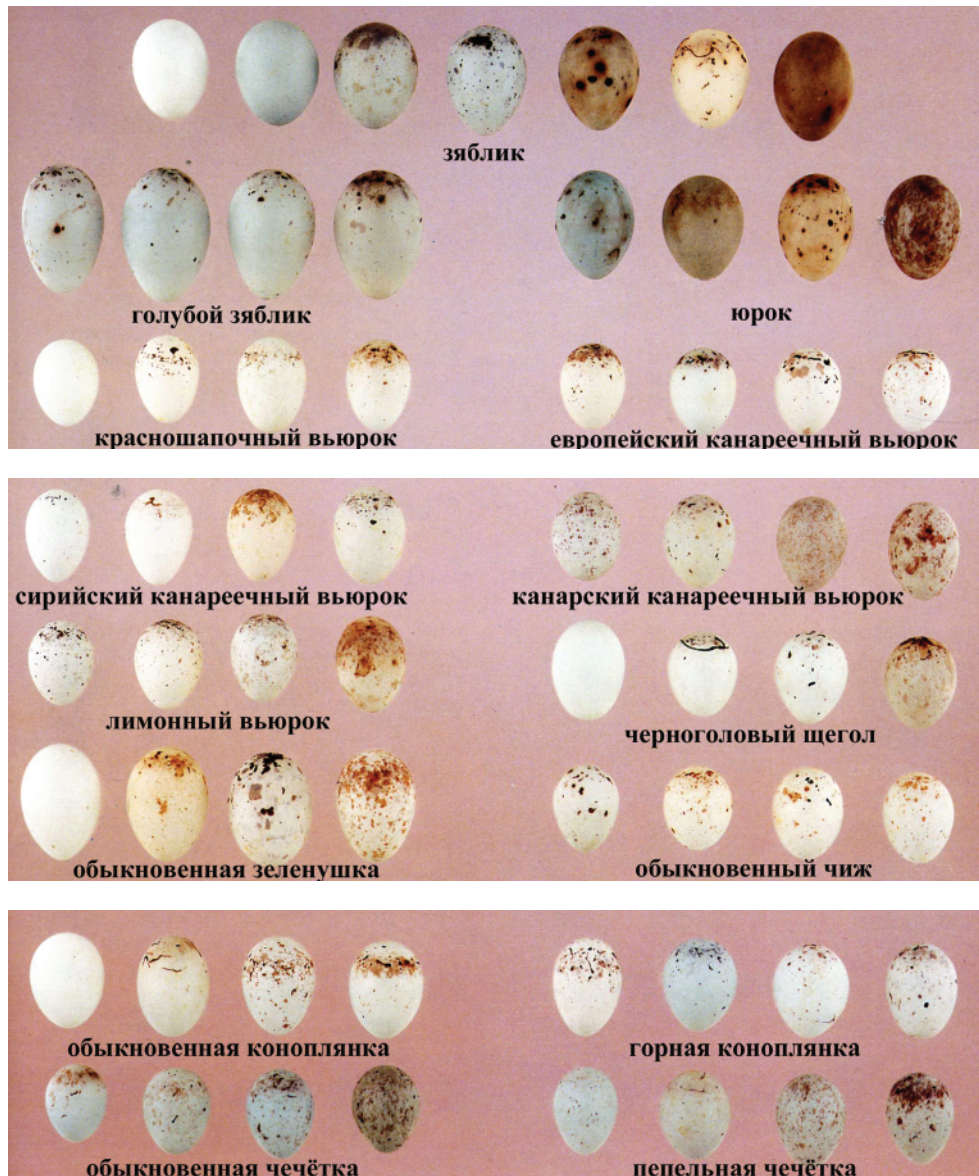
Авторы фото: Ч. Цырен (1), J. Hlasek (2), A. Incognitus (3), В. Вишневецкий (4–6).



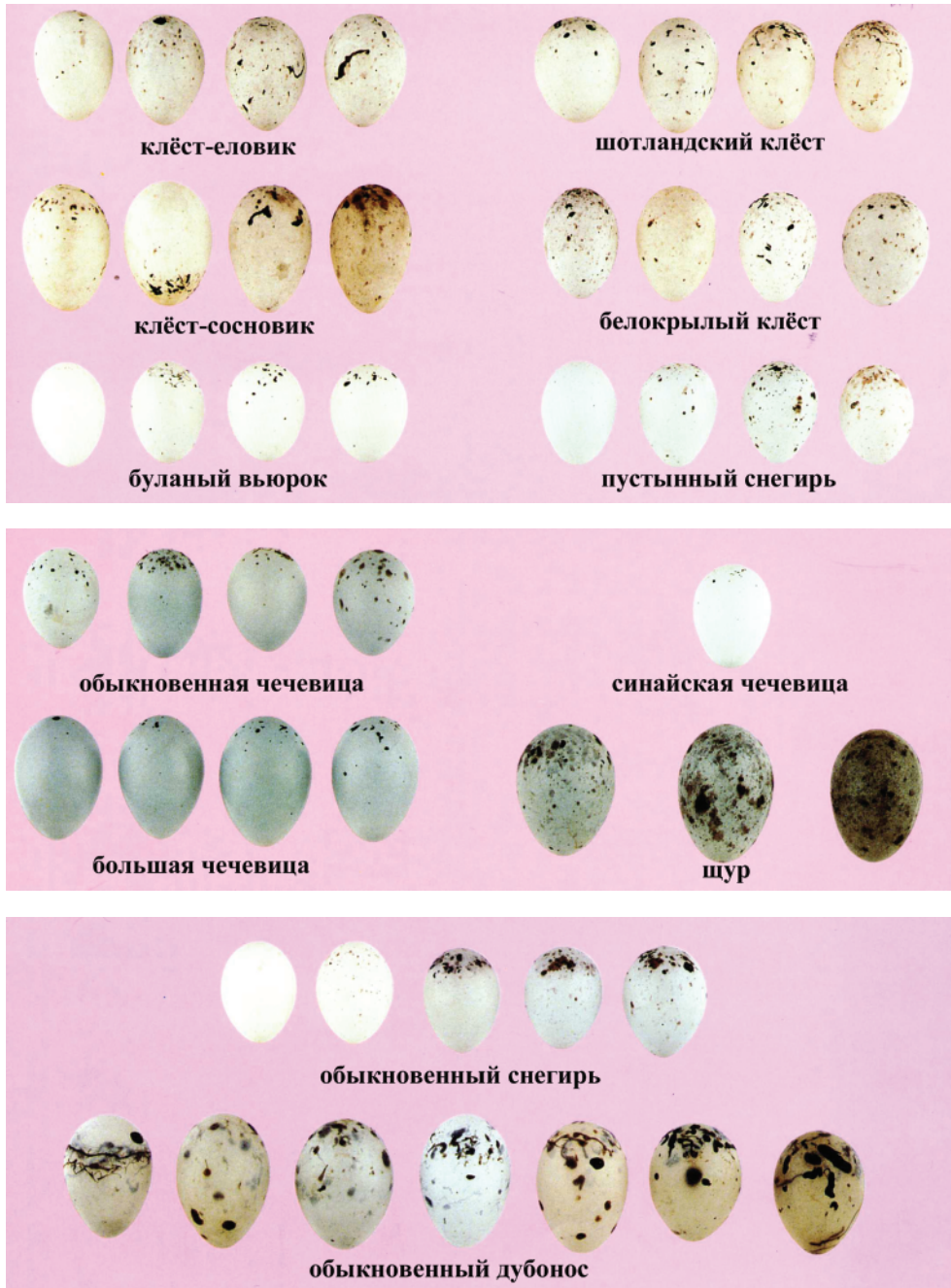
Вклейка 27. Гнёзда вьюрковых с кладками.

1 — зяблик (*Fringilla coelebs*), 2 — обыкновенная коноплянка (*Linaria cannabina*), 3 — обыкновенная чечевица (*Erythrura erythrura*), 4 — обыкновенный дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*), 5 — буланный вьюрок (*Rhodospiza obsoleta*), 6 — краснокрылый чечевичник (*Rhodopechys sanguinea*).

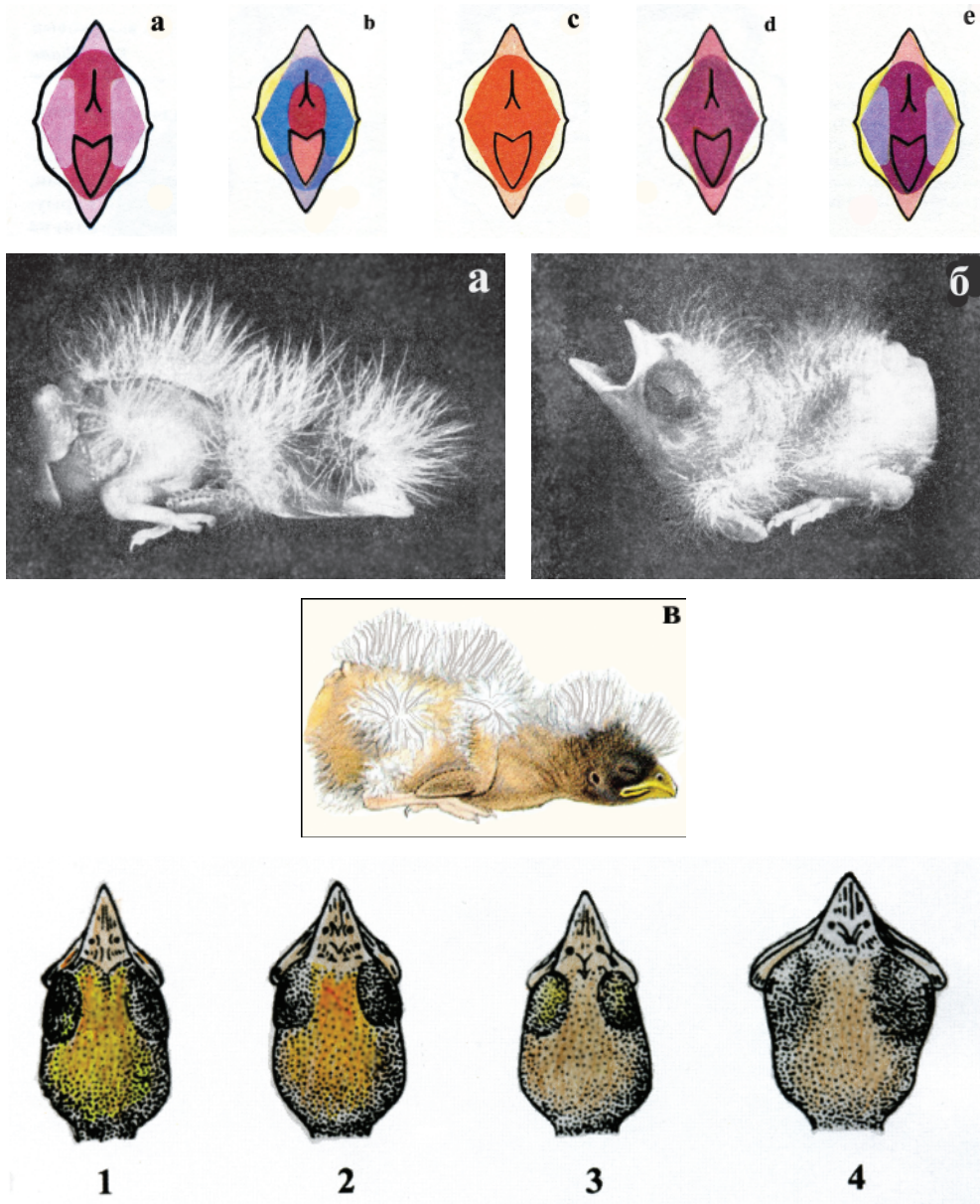
Автор фото: В. Паевский (1–6).



Вклейка 28. Вариации окраски скорлупы яиц у палеарктических видов вьюрковых из подсемейства зябликовых и трибы щеглиных (из: Cramp, Perkins, 1994).



Вклейка 29. Вариации окраски скорлупы яиц у палеарктических видов вьюрковых из триб щеглиных, снегириных, чечевиц и дубоносов (из: Cramp, Perrins, 1994).



Вклейка 30. Птенцовые признаки вьюрковых.

Верхний ряд — схематическое изображение окраски ротовой полости: а — зяблик, б — дубонос, с — европейский канареечный вьюрок, d — коноплянка, e — снегирь. Далее — однодневные птенцы: а — зяблик, б — щегол, в — дубонос. Нижний ряд — форма клюва птенцов: 1— чечетка, 2 — чиж, 3 — щегол, 4 — зяблик.

Иллюстрации по: Мальчевский, 1959; Harrison, 1980.



Вклейка 31. Искусственные гибриды вьюрковых.

1, 2 — щегла и канарейки (*Carduelis carduelis* × *Serinus canaria*), 3 — мозамбикского канареечного вьюрка и обыкновенного снегиря (*Crithagra mozambica* × *Pyrrhula pyrrhula*), 4 — щегла и европейского вьюрка (*C. carduelis* × *Serinus serinus*), 5 — щегла и домового вьюрка (*C. carduelis* × *Haemorhous mexicanus*), 6 — щегла и магелланова чижа (*C. carduelis* × *Sporagra magellanica*).
Авторы фото: В. Мисюков (2), Birdinfo.co.UK (1, 3–6).



Вклейка 32. Естественные гибриды вьюрковых.

1, 2 — белокрылого клеста и чечётки (*Loxia leucoptera* × *Acanthis flammea*), 3, 4 — два гибридных самца зяблика и юрка (*Fringilla coelebs* × *F. montifringilla*).

Авторы фото: А. Ляхов, А. Носков (1, 2), В. Паевский (3, 4).