Reviews and Comments

ОБЗОРЫ И КОММЕНТАРИИ

Birds of Prey (Falconiformes, Accipitriformes) of Northern Eurasia in the Biological Tetranary Nomenclature

ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ (FALCONIFORMES, ACCIPITRIFORMES) СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ В БИОЛОГИЧЕСКОЙ ТЕТРАНАРНОЙ ОКОЛОВИДОВОЙ НОМЕНКЛАТУРЕ

Pfander P.V. (Falcon Centre "Sunkar", Almaty, Kazakhstan)

Пфандер П.В. (Соколиный Центр «Сункар», Алматы, Казахстан)

Контакт:

Павел В. Пфандер
Германия 37083
Готтинген
ул. Горлитцер, 51
paul1957@mail.ru

Contact:

Pavel V. Pfander
Gorlitzerstr., 51
Gottingen
Germany 37083
paul1957@mail.ru

Резюме

Основным недостатком общепринятой тринарной системы околотовидовой номенклатуры является отсутствие концепции вида. Это приводит к тому, что любой низший таксон может быть объявлен видом или подвидом, а любая комбинация из этих таксонов произвольного ранга по определению правильна и легитимна и поэтому не может даже обсуждаться. Неопределённость уровня дивергенции вида создает «проблему вида» и делает бессмысленным вопрос – вид или подвид? Решением «проблемы вида» может быть создание системы номенклатуры со «своей» концепцией вида. Единственная концепция, критерии которой объективны (репродуктивная изоляция и симпатрия) и, что ещё важнее, соответствуют определённому уровню дивергенции, т.е. имеют биологический смысл – это биологическая. Однако использование этой концепции затруднено из-за неопределённости степени репродуктивной изоляции. Поэтому предложено уточнённое определение биологического вида (Б-вид) как категории систематики – это такой уровень дивергенции, который обеспечивает контактную репродуктивную изоляцию, достаточную для симпатрии (с другими близкородственными формами). Соответственно, как физический объект Б-вид может быть определён как совокупность сестринских популяций, не способных к симпатрии друг с другом. Уровень Б-вида очень высок, поэтому для промежуточных между подвидом и Б-видом форм необходима дополнительная категория – полувид. В отличие от подвидов, различающихся лишь по величине и окраске, полувид должен обладать хотя бы одним из таких признаков, как: 1 – явные различия в предпочтении экологических условий; 2 – определённая ассортативность при гибридизации с другими полувидами; 3 – пониженная плодовитость гибридов; 4 – существенные отличия в морфологии, физиологии, поведении и т.д.; 5 – зона гибридизации относительно очень узкая (парапатрия). Представлена таксономия хищных птиц (Falconiformes, Accipitriformes) Северной Евразии в новой (род, Б-вид, полувид, подвид) системе категорий и номенклатуры.

Ключевые слова: видообразование, проблема вида, околотовидовая номенклатура, хищные птицы, Falconiformes, Accipitriformes, систематика, таксономия, эволюция.

Поступила в редакцию: 11.03.2019 г. **Доработана:** 02.10.2020 г. **Принята к публикации:** 20.11.2020 г.

Abstract

The main disadvantage of the generally accepted trinary system of around-species nomenclature is the lack of a species concept. This leads to the fact that any lower taxon can be declared a species or subspecies, and any combination of these taxa of arbitrary rank is correct and legitimate by definition, and therefore cannot even be discussed. Ambiguity of the level of divergence of species creates a "species problem" and makes the question – species or subspecies – meaningless. The solution to the "species problem" can be the creation of a nomenclature system with an "own" species concept. The only concept whose criteria are objective (reproductive isolation and sympatry) and, more importantly, correspond to a certain level of divergence, and thus have a biological meaning, is a biological species concept. However, the use of this concept is difficult due to the uncertainty of the degree of reproductive isolation. Therefore, a revised definition of a biological species (B-species) as a category of taxonomy is proposed – this is a level of divergence that provides reproductive isolation sufficient for sympatry (with other closely related forms). Accordingly, as a physical object, the B-species can be defined as a set of sister populations that are incapable to sympatry with each other. The level of B-species is very high, therefore, for forms intermediate between subspecies and B-species, an additional category is needed – a semi-species. Unlike subspecies, which differ only in size and color, a semi-species must have at least one of the following features: 1 – obvious differences in the preference for environmental conditions; 2 – a certain assortative mating with other semi-species; 3 – reduced fertility of hybrids; 4 – significant differences in morphology, physiology, behavior, etc.; 5 – the hybridization zone is relatively very narrow (parapatry). The taxonomy of birds of prey (Falconiformes, Accipitriformes) of Northern Eurasia is presented in a new (genus, B-species, semi-species, subspecies) system of categories and nomenclature.

Keywords: speciation, species problem, around-species nomenclature, birds of prey, Falconiformes, Accipitriformes, taxonomy, evolution.

Received: 11/03/2019. **Revised:** 02/10/2020. **Accepted:** 20/11/2020.

DOI: 10.19074/1814-8654-2020-40-16-51

1. Введение

Комплекс неразрешимых вопросов и противоречий, связанных с понятием вида, в биологии принято называть «проблемой вида». По мнению ряда исследователей (Панов, 1993; Hey, 2001), эта проблема возникает в результате двоякого стремления биологов: 1 – классифицировать и распознавать организмы; 2 – понять и объяснить процессы эволюции, приводящие к появлению новых видов. При этом нет единого мнения даже в том, реален ли вид. Большинство биологов убеждены в его реальности, а в качестве доказательства указывают на то, что туземцы Новой Гвинеи различают столько же видов, сколько и Западные орнитологи (Майр, 1968; Coyne, Orr, 2004). Однако подобное доказательство не выдерживает критики, а лишь свидетельствует о сходной работе мозга у человека (Stamos, 2003). Другие учёные считают понятие вида ментальной конструкцией, не отражающей фундаментальные явления, происходящие в природе (Gregg, 1950; Burma, 1954; Назаренко, 2003; Мина, 2010).

Попытки дать определение виду привело к возникновению нескольких десятков концепций, обсуждению которых посвящено немало работ (см. Haffer, 1986; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Крюков, 2003; Mallet, 2013; Михайлов, 2003). Каждая из концепций отражает определённую стадию эволюции, определённый уровень дивергенции (Tobias *et al.*, 2010), начиная от мельчайших отличий (филогенетическая концепция вида – ФКВ; Cracraft, 1983) и заканчивая нежизнеспособностью гибридов (морфогенетический вид; Михайлов, 2017). Этот большой разброс уровней позволяет подобрать какую-либо концепцию практически для каждого случая. Произвольное и одновременное применение нескольких концепций вида по принципу «не подходит одна – возьмём другую» (Alström, Mild, 2003; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Коблик и др., 2019) равносильно отсутствию какой-либо концепции. Это приводит к тому, что количество видов птиц мировой фауны колеблется в пределах от 8616 до 18939 (del Hoyo *et al.*, 1994). В такой ситуации ответ на вопрос «вид или не вид?» невозможен, а сам вопрос, в принципе, бессмыслен.

Использование дополнительных около-видовых категорий, таких как полувид, надвид первого или второго порядка, филогенетический надвид, географический надвид, хронологический надвид, экс-надвид,

1. Introduction

The complex of unsolvable questions and contradictions associated with the concept of a species in biology is usually called the “species problem”. According to a number of researchers (Panov, 1993; Hey, 2001), this problem arises as a result of the twofold striving of biologists: 1 – to classify and recognize organisms; 2 – to understand and explain the evolutionary processes leading to the emergence of new species. However, there is no consensus even on whether the species is real. Most biologists are convinced of its reality, and as evidence points to the fact that the natives of New Guinea distinguish as many species as Western ornithologists (Mayr, 1968; Coyne, Orr, 2004). However, such evidence does not stand up to scrutiny, but only testifies to a similar brain function in humans (Stamos, 2003). Other scholars regard the concept of a species as a mental construct that does not reflect fundamental phenomena occurring in nature (Gregg, 1950; Burma, 1954; Nazarenko, 2003; Mina, 2010).

Attempts to define the species have led to the emergence of several dozen concepts, which have been discussed in many works (see Haffer, 1986; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Krukovich, 2003; Mallet, 2013; Mikhailov, 2003). Each of the concepts reflects a certain stage of evolution, a certain level of divergence (Tobias *et al.*, 2010), starting from the smallest differences (Phylogenetic species concept – PSC; Cracraft, 1983) and ending with the loss of viability of hybrids (morphogenetic species; Mikhailov, 2017). This wide range of levels allows you to pick up some kind of concept, almost for every occasion. Arbitrary and simultaneous application of several species concepts according to the principle: one does not fit – let’s take another (Alström, Mild, 2003; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Koblik *et al.*, 2019), is equal to the absence of any concept. This leads to the fact that the number of bird species of the world fauna ranges from 8616 to 18939 (del Hoyo *et al.*, 1994). In such a situation, the answer to the question – ‘species or not species?’ – is impossible, and the question itself, in principle, is meaningless.

The use of additional categories such as semi-species, first-order or second-order superspecies, phylogenetic superspecies, geographic superspecies, chronological superspecies, ex-superspecies, synspecies, quasispecies, par-species, allospecies, mega-subspecies, ex-species etc. (Mayr, 1974; Stepanyan, 1983; Haffer, 1986; Panov, 1989) only confuses the situation, since they cannot be reflected in the current nomenclature. Various attempts

синвид, квазивид, паравид, алловид, мегаподвид, экс-вид и т.д. (Майр, 1974; Степанян, 1983; Haffer, 1986; Панов, 1989) только запутывает ситуацию, поскольку их невозможно отобразить в действующей номенклатуре. Различные попытки исправить положение не приносят результата, так как не устраняют основных причин, которыми являются: (1) убежденность в реальности вида; (2) отсутствие концепции вида в тринарной системе околотовидовой номенклатуры; (3) отсутствие особой категории – биологического вида (Б-вид), уровень дивергенции которой объективен и имеет биологический смысл. **Б-вид – это такой уровень дивергенции, который обеспечивает репродуктивную изоляцию, достаточную для симпатрии** (подробнее см. ниже).

По сути, на практике господствует негласная бытовая концепция вида (БытКВ) – **это потребность и привычка человеческого сознания классифицировать мир и давать всем узнаваемым вещам и явлениям видовые названия** (Пфандер, 2018). ФКВ потому и стала столь популярной, что она обслуживает наше желание называть видом любые хорошо отличающиеся формы. А поскольку эти формы имеют относительно низкий уровень дивергенции, то БытКВ не позволяет нам в полной мере применить на практике биологическую концепцию вида (БКВ) (Майр, 1968), какой бы обоснованной с научной точки зрения последняя нам не казалась. Как результат, систематики «смягчили» требования БКВ, подгоняя её под случаи «межвидовой» гибридизации (см. Short, 1969; Панов, 1993) и объявили, что гибридизация не является больше препятствием для видового ранга (del Hoyo *et al.*, 1994; Johnson *et al.*, 1999; Helbig *et al.*, 2002; Tobias *et al.*, 2010; Редькин и др., 2015; Коблик и др., 2019). Тем самым, БКВ была «выхолощена» и потеряла свой основной критерий – репродуктивную изоляцию.

1.1. Недостатки действующей тринарной системы

«В дискуссии о путях создания новых теорий редко уделяется достаточно внимания тому, сколь важно устранение ошибочных концепций. Лишь в некоторых случаях справедливо, что новая, более совершенная теория полностью побеждает старую, «плохую». Гораздо чаще именно в результате ниспровержения ошибочной теории открываются возможности для развития новых идей» (Майр, 1974, стр. 11). Ошиб-

ки, чтобы исправить ситуацию, не приводят к результатам, поскольку они не устраняют основных причин, которые являются: (1) вера в реальность вида, (2) отсутствие концепции вида в тринарной системе номенклатуры (здесьinafter тринарная система), (3) отсутствие специальной категории – биологического вида (Б-вид), уровень дивергенции которой объективен и имеет биологическое значение. **Б-вид – это уровень дивергенции, который обеспечивает репродуктивную изоляцию, достаточную для симпатрии** (см. ниже для деталей).

На самом деле, на практике, негласная бытовая концепция вида (БСВ) доминирует – **это потребность и привычка человеческого сознания классифицировать мир и давать всем узнаваемым вещам и явлениям видовые названия** (Пфандер, 2018). Поэтому, очевидно, что БСВ стала столь популярной, потому что она удовлетворяет наше желание называть видом любые хорошо отличающиеся формы. А поскольку эти формы имеют относительно низкий уровень дивергенции, БСВ не позволяет нам в полной мере применить на практике биологическую концепцию вида (БВ) (Майр, 1968), какой бы обоснованной с научной точки зрения последняя нам не казалась. Как результат, систематики «смягчили» требования БВ, подгоняя её под случаи «межвидовой» гибридизации (см. Short, 1969; Панов, 1993) и объявили, что гибридизация не является больше препятствием для видового ранга (del Hoyo *et al.*, 1994; Johnson *et al.*, 1999; Helbig *et al.*, 2002; Tobias *et al.*, 2010; Redkin *et al.*, 2015; Koblík *et al.*, 2019). Таким образом, БВ была «кастрирована» и потеряла свой главный критерий – репродуктивную изоляцию.

1.1. Недостатки текущей тринарной системы

«Обсуждения о том, как создавать новые теории редко уделяют достаточно внимания важности устранения заблуждений. Только в некоторых случаях это верно, что новая, более совершенная теория полностью преодолевает старую, «плохую». Чаще всего, это является результатом свержения ошибочной теории, что открывает возможности для развития новых идей» (Майр, 1974, с. 11). Я считаю ошибочной тринарную систему номенклатуры, общепринятую сегодня. **Её ошибочность в том, что любое построение вида неверно.** Любая низшая таксономическая единица может быть названа видом. В то же время, те же таксоны могут быть названы подвидами и объединены в вид. Любая комбинация этих низших таксонов также может быть названа видом.

Давайте продемонстрируем это на примере. Возьмем группу *Hierofalco* среди соколов, которую можно считать одним видом (супервидом), состоящим из четырех полувидов – *Gyrffalco*

бочной, как будет показано ниже, оказалась идея общепринятой сегодня тринарной системы околотовидовой номенклатуры (далее тринарная система). **Её неправильность заключается в том, что в ней любая околотовидовая конструкция правильна.** Любой низший таксон может быть назван видом. В то же время, те же самые таксоны могут быть названы подвидами и объединены в вид. Может быть названа видом также и любая комбинация из этих низших таксонов.

Продемонстрирую это на примере. Возьмём группу соколов *Hierofalco*, которую можно считать одним видом (надвидом), состоящим из четырёх полувидов – кречета (*Rusticolus*), балобана (*Cherrug*), ланнера (*Biarmicus*) и лаггара (*Jugger*). Мы можем считать балобана и кречета полувидами одного вида на основании большого сходства, в том числе и молекулярно-генетического (Helbig *et al.*, 1994), а ланнера и лаггара – самостоятельными видами. А можно считать и все четыре названные формы за самостоятельные виды. Но мы можем продолжать дробить эту группу. Уже предложено считать видом один из подвигов балобана – номинативный (Пфеффер, 2012). А можно выделить ещё и такие виды балобана, как тибетский (*hendersoni*), монгольский (*progressus*) и чинковский (*korelovi*). А можно традиционно (Vaurie, 1965; Baumgart, 1991) разделить балобана в другой пропорции – на западного и восточного. В последнем случае у нас есть два варианта – относить чинковского балобана к западной или к восточной группе. В зависимости от того, каким рангом мы наделяем все эти географические формы, балобана можно назвать полувидом, видом, надвидом или подродом.

Даже не используя параллельные дополнительные «экзотические» категории и оставаясь в строго классической схеме «вид-подвид», для каждой географической расы мы имеем минимум три варианта: не признавать её вообще за таксон, считать подвидом – или видом. Например, алтайский сокол (*altaicus*): лишь цветовая морфа (Деметьев, Шагдасурен, 1964), подвид балобана (Корелов, 1962), вид в узком смысле (Мензбир, 1916), вид в широком смысле (включая *lorenzi*; Сушкин, 1938).

(*Rusticolus*), the Saker Falcon (*Cherrug*), the Lanner (*Biarmicus*) and the Laggar (*Jugger*). We can consider the Saker Falcon and Gyrfalcon to be semi-species of the same species, on the basis of great similarities, including molecular genetic ones (Helbig *et al.*, 1994), and Lanner and Laggar as independent species. And all four named forms can be considered as independent species. But we can continue to split this group. It has already been suggested that one of the Saker Falcon subspecies, the nominative, be considered a species (Pfeffer, 2012). And you can also distinguish such types of Saker Falcon as Tibetan (*hendersoni*), Mongolian (*progressus*) and Chink (*korelovi*). Or you can traditionally (Vaurie, 1965; Baumgart, 1991) divide the Saker Falcon in a different proportion – into western and eastern. In the latter case, we have two options – to attribute the Chink Saker Falcon to the western or eastern group. Depending on the rank we assign to all these geographic forms, the Saker Falcon can be called a semi-species, species, superspecies or subgenus.

Even without using parallel additional “exotic” categories and remaining in the strictly classical scheme – species-subspecies, for each geographical race we have at least three options: not to recognize it as a taxon at all, consider it a subspecies or species. For example, the Altai Falcon (*altaicus*): only a color morph (Dementiev, Shagdasuren, 1964), a subspecies of the Saker Falcon (Korelov, 1962), a species in a narrow sense (Menzbir, 1916), a species in a broad sense (including *lorenzi*; Sushkin, 1938). Each next option doubles the number of proposed designs, that is, they grow exponentially. Therefore, the total number of such structures, if desired, can

Алтайский сокол *Falco hierofalco cherrug altaicus*.
Фото И. Карякина.

Altai Falcon *Falco hierofalco cherrug altaicus*.
Photo by I. Karyakin.

Каждый следующий вариант удваивает количество предложенных конструкций, т.е. они растут в геометрической прогрессии. Поэтому общее число таких конструкций при желании можно легко увеличить до многих сотен. **И все (!) они в тринарной системе будут легитимны.**

В отсутствие концепции вида, правильность ранга никакого из множества уже предложенных вариантов и тех, которые ещё будут предложены, невозможно даже обсуждать. Никто не может доказать ни правильность, ни неправильность ни одной из возможных комбинаций. Нет смысла проводить ревизии низших таксонов, предлагая очередную «правильную» конструкцию, если все существующие на сегодня тоже верны и легитимны. К столь расплывчатой и неопределённой системе как нельзя лучше подходит известная реплика Вольфганга Паули: «*That is not only not right; it is not even wrong*» («это не только неправильно; это даже не является ошибочным»).

1.2. Реален ли вид?

Мы регулярно задаем вопрос «что такое вид?» и это говорит о том, что мы думаем (верим), что вид существует. При этом мы не можем ответить на этот вопрос однозначно – иначе бы не было множества ответов в виде десятков концепций вида. Уже только поэтому нужно сделать вывод, что нет (просто) вида, а есть только те точки на шкале дивергенции, которые мы хотим считать видами.

Для того чтобы понять, что нет (просто) вида, нужно задуматься о том, почему нам кажется, что он есть. Эта уверенность возникает у любого естествоиспытателя, который наблюдает различные формы жизни в одной географической точке. Если такой наблюдатель захочет систематизировать эти формы и дать им определённые названия, то он неизбежно повторит ту работу, которую проделал К. Линней (Linnaeus, 1766; 1767). Разбивая крупные таксоны на их составные части, он неизбежно придёт к наименьшей единице систематики – виду. В одной географической точке не может быть никаких довидовых таксонов, не может быть полу- или подвидов или иной наименьшей единицы. Поэтому Линнеев вид всегда монотипичен и здесь достаточно бинарной номенклатуры. Такие виды реальны, так как они отделены друг от друга репродуктивной изоляцией (иначе они бы не смогли сосуществовать симпатрично) и резко дис-

be easily increased to many hundreds. **And all (!) they will be legitimate in the trinary system.**

In the absence of a species concept, the correctness of the rank of any of the many options already proposed and those that will still be proposed cannot even be discussed. No one can prove either the correctness or the incorrectness of any of the possible combinations. It makes no sense to revise the lower taxa, suggesting the next “correct” construction, if all existing ones are also correct and legitimate. The famous remark of Wolfgang Pauli: “*That is not only not right; it is not even wrong*” fits such a vague and indefinite system as well as possible.

1.2. Is the species real?

We regularly ask the question – ‘what is the species?’ and it says that we think (believe) that it is. At the same time, we cannot answer this question unambiguously – otherwise there would not have been many answers in the form of dozens of species concepts. For this reason alone, it is necessary to conclude that there is no (just) species, but only those points on the divergence scale that we want to consider species.

In order to understand that there is no (just) species, we need to think about why it seems to us that there is. This confidence arises in any naturalist who observes different forms of life in one geographic location. If such an observer wants to systematize these forms and give them certain names, then he will inevitably repeat the work done by C. Linnaeus (1766; 1767). Breaking down large taxa into their constituent parts, he will inevitably arrive at the smallest unit of taxonomy – the species. In one geographic point, there cannot be any pre-species taxa, there cannot be semi- or subspecies, or any other smallest unit. Therefore, the Linnaean species is always monotypic, and here a binary nomenclature is sufficient. Such species are real, since they are separated from each other by reproductive isolation (otherwise they would not have been able to coexist sympatric) and sharply discrete. Thus, the definition of a species should be as follows: **a species is the smallest unit of taxonomy at a given geographical point.** And in this sense, the concept of a species completely coincides with the concept of a B-species, with the only difference that the B-species is “valid” throughout the entire geographical space.

The “species problem” arises when we start comparing populations from different regions (para- and allopatric). Then this very “high

Скопа (Pandion Haliaetus). Фото И. Карякина.

Osprey (Pandion Haliaetus). Photo by I. Karyakin.

кретны. Тем самым, определение (просто) вида должно быть следующее: **вид – это наименьшая единица систематики в данной географической точке.** И в этом смысле понятие «вид» полностью совпадает с понятием Б-вида, с той лишь разницей, что Б-вид «действителен» и на всём географическом пространстве.

«Проблема вида» возникает тогда, когда мы начинаем сравнивать популяции из различных регионов (пара- и аллопатрические). Тогда эта очень «высокая планка» – способность к симпатрии – исчезает. У нас появляется искушение называть видами все хорошо отличающиеся формы (БытКВ), тем самым, уровень вида резко снижается. Но поскольку в некоторых случаях бытовое понимание вида и смысловое содержание Б-вида полностью совпадают, а в одной географической точке они совпадают всегда, то у нас и появляется уверенность в том, что вид существует.

Понимание того, что «просто» вида нет, очень важно. Это полностью меняет ситуацию и наш подход к проблеме: нам не нужно больше придумывать концепции для того, чего не существует. Теперь мы свободны в выборе того уровня дивергенции, который бы соответствовал реальному биологическому явлению, которое мы будем называть Б-видом (см. п. 2).

1.3. «Проблема вида»

«Проблему вида» можно охарактеризовать как неопределённость уровня дивергенции вида. Эта неопределённость делает невозможным обсуждение каких-либо вопросов с применением термина «вид» без многочисленных оговорок, поскольку иначе мы не можем сообщить друг другу, какой эволюционный уровень мы имеем в виду. Виды бывают разные, и филогенетический вид имеет мало общего с биологическим или морфогенетическим – по их уровню дивергенции. Более того, «высочайшие» виды, согласно одной концепции, могут содержать в себе более «низкие» согласно другой, а те, в свою очередь, содержать подвиды, то есть филогенетические виды. Поэтому никак не оправданы

bar” – the capacity for sympatry – disappears. We are tempted to call all well-differentiated forms (HSC) species, thus the level of the species is sharply reduced. But since in some cases the everyday understanding of the species and the semantic content of the B-species completely coincide, and at the same geographical point they always coincide, then we are confident that the species exists.

Understanding that there is no (just) species is very important. This completely changes the situation and our approach to the problem: We no longer need to come up with concepts for something that does not exist. Now we are free to choose the level of divergence that would correspond to a real biological phenomenon, which we will call the B-type (see 2).

1.3. “Species problem”

A “species problem” can be characterized as the uncertainty of the level of divergence of a species. This uncertainty makes it impossible to discuss any issues using the term “species” without numerous reservations, because otherwise we can not tell each other what evolutionary level we mean. The species are different and the phylogenetic species has little in common with the biological or morphogenetic one. Moreover, the “highest” species may contain the “lower” ones, and those, in turn, contain subspecies, that is, phylogenetic species. Therefore, conformist calls to seek compromises between various incompatible concepts (Rubtsov, 2015; Redkin *et al.*, 2015) are in no way justified.

For example, we cannot talk about the “process of speciation”, because for some it ends with the appearance of the smallest differences, and for someone complete genetic incompatibility and non-viability of hybrids. We cannot even clearly identify the subject

конформистские призывы искать компромиссы между различными несовместимыми концепциями (Рубцов, 2015; Редькин и др., 2015).

Например, мы не можем говорить о «процессе видообразования», ведь для кого-то он завершается возникновением мельчайших отличий, а у кого-то – полной генетической несовместимостью и нежизнеспособностью гибридов. Мы не можем даже ясно обозначить предмет исследования. Например, что такое «межвидовая гибридизация»? Между видами какого уровня? Или другой пример – реальность вида пытаются обосновать совпадением количества видов у папуасов и у западных орнитологов (Майр, 1968; Coyne, Orr, 2004). Но ведь и это совпадение будет зависеть от концепции, которую выберут западные учёные (нетрудно догадаться, что наиболее полное соответствие будет с БытКВ).

Даже там, где, казалось бы, речь идёт о совсем иных задачах, исследователь оказывается в тупике, как только он использует термин «вид». Так, в дискуссии о «сложных случаях» К.Е. Михайлов (2019) предложил использовать категорию полувида как временное депо, куда нужно помещать эти «сложные случаи», пока не накопится достаточно знаний, чтобы определиться – вид это или подвид. Автор этого предложения не указывает, какой вид, в какой концепции и, соответственно, какого уровня дивергенции он имеет ввиду. А поскольку в современной системе у вида нет определённого уровня дивергенции, то все «сложные случаи», при желании, уже сегодня можно трактовать как виды, например, в ФКВ и БытКВ, а уровня морфогенетического или Б-вида они в ближайшие несколько миллионов лет не достигнут.

Если мы не присвоим виду определённый уровень дивергенции, то никогда не решится и другой важный вопрос – каков исход гибридизации сестринских видов? Приведёт ли оно к усилению механизмов репродуктивной изоляции реинфорсменту или же наоборот, виды сольются? Ответ зависит от уровня дивергенции сестринских видов, который, в свою очередь, зависит от выбранной концепции вида. Сторонники ФКВ, БытКВ и других «низших» концепций будут настаивать на возможности слияния видов (ретикулярная эволюция), в то время как «высшие» концепции (БКВ и выше) такую возможность исключают. Ситуация с применением «низших» концепций усложняется ещё и тем, что виды здесь могут иметь самый разный уровень, в том

of research. For example, what is “interspecies hybridization”? Between views of what level? Or another example – they are trying to substantiate the reality of a species by the coincidence of the number of species among the Papuans and among Western ornithologists (Mayr, 1968; Coyne, Orr, 2004). But this coincidence will also depend on the concept that Western scientists will choose (it is not difficult to guess that the most complete correspondence will be with HSC).

Even where it would seem that we are talking about completely different tasks, researchers find themselves in a dead end as soon as they use the term “species”. So, in the discussion about “difficult cases” K.E. Mikhailov (2019) suggested using the category of semi-species as a temporary depot where these “difficult cases” should be placed until enough knowledge is accumulated to determine whether it is a species or a subspecies. The author of this proposal does not indicate what kind, in what concept and, accordingly, what level of divergence he means. And since in the modern system the species does not have a certain level of divergence, then all “complex cases”, if desired, can already be interpreted today as species, for example, in PSC and HSC, and the level of morphogenetic or B-species they will not achieved in the next few million years.

If we do not assign a certain level of divergence to a species, then another important question will never be resolved – what is the outcome of hybridization of sister species? Will this enhance the mechanisms of reproductive isolation (reinforcement) or vice versa – the species will merge? The answer, again, depends on the level of divergence of the sister species, which in turn depends on the species concept chosen. Supporters of PSC, HSC and other “lower” concepts will insist on the possibility of species fusion (reticular evolution), while the “higher” concepts (BSC and higher) exclude such a possibility. The situation with the use of “lower” concepts is further complicated by the fact that the species here can have a very different level, including a very high one (species monotypic in sub- and semi-species), therefore the outcome of hybridization will be very different.

Due to the uncertainty, the concept of a species can be used only with epithets that would indicate the corresponding concept: phylogenetic species, household, ecological, biological, zoogeographic, morphogenetic, etc. For example, is the Spanish Imperial Eagle (*adalberti*) a species or not? In the phylogenetic system, it is definitely (phylogenetic) species. In a biological system, it is definitely

числе и очень высокий (монотипические по под- и полувидам виды), поэтому и исход гибридизации будет самый разный.

Ввиду неопределённости понятие «вид» можно использовать только с эпитетами, которые бы указывали соответствующую концепцию: филогенетический вид, бытовой, экологический, биологический, зоогеографический, морфогенетический и т.д. Например, испанский орёл-могильник (*adalberti*) – вид или не вид? В филогенетической системе это однозначно (филогенетический) вид. В биологической системе – это однозначно не (биологический) вид. А в тринарной системе нет однозначности, нет концепции, и всё зависит в основном от желания: хотите – вид, хотите – нет. Даже наличие множества систем, но с одной концепцией для каждой из них, решит «проблему вида». Обратите внимание – в филогенетической и биологической системах «проблемы вида» нет.

Если «проблема вида» – это неопределённость его уровня дивергенции, то **решением «проблемы вида» может быть только околотовидовая система номенклатуры с конкретной концепцией вида, которая будет однозначно задавать этот уровень.** Всё вышесказанное ясно указывает на то, что действующая система является существенным препятствием на пути развития не только таксономии, но и биологии в целом, а её реформа остро назрела. Этому была посвящена наша предыдущая работа (Пфандер, 2018). В настоящей статье вкратце изложена теоретическая часть, а также показано на примере одной группы птиц, как работает новая биологическая система.

2. Новая тетранарная биологическая система околотовидовой номенклатуры

Основная задача новой системы – путём создания особой, биологически значимой категории (Б-вида) обеспечить номенклатурно разделение трёх принципиально различных уровней, которым соответствуют: 1 – довидовые, репродуктивно зависимые в своём распространении алло- и парапатрические таксоны, представляющие собой географическую изменчивость более высокого таксона (Б-вида), в который они входят; 2 – репродуктивно независимые в своём распространении генетические общности (Б-виды), состоящие из таксонов первого уровня; 3 – надвидовые категории и таксоны, состоящие из Б-видов. Важен тот смысл, который мы вкладываем в эти

Испанский орёл-могильник (*Aquila Heliaca Heliaca adalberti*). Фото О. Валенсо (BirdID Nord University).

Spanish Imperial Eagle (*Aquila Heliaca Heliaca adalberti*). Photo by O. Valencoso / BirdID Nord University.

not a (biological) species. And in the trinary system there is no unambiguity, there is no concept, and everything depends, basically, on the desire: if you want it is a species, if you want it is not. Even having many systems, but with one concept for each of them, will solve the “species problem”. Please note that in phylogenetic and biological systems there is no “species problem”.

If the “species problem” is the uncertainty of its level of divergence, then **the solution to the “species problem” can only be a near-species nomenclature system with a specific concept of the species**, which will unambiguously set this level. All of the above clearly indicates that the current system is a significant obstacle to the development of not only taxonomy, but biology as a whole, and its reform is urgently overdue. The previous work was devoted to this (Pfander, 2018). This article briefly outlines the theoretical part, and also shows, using the example of one group of birds, how a new biological system works.

2. New tetranary biological system of the near-species nomenclature

The main task of the new system is by creating a special, biologically significant category (B-species) to ensure the nomenclature division of three fundamentally different levels, which correspond to: 1 – pre-species, reproductively dependent in their distribution, allo- and parapatric taxa, representing the geographical variability of a higher taxon (B-species) they belong; 2 – reproductively independent in their distribution genetic communities (B-species), consisting of taxa of the

категории, и то, как они будут записаны по-латыни, т.к. именно в этой записи отражён их уровень дивергенции, их ранг. И наоборот – бессмысленно рассуждать о том, что полувиды – это не виды (Amadon 1966, 1968; Haffer, 1986; del Hoyo *et al.*, 1994; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Helbig *et al.*, 2002), если у нас нет для них места в существующей системе и мы продолжаем давать им латинские видовые названия.

2.1. Общие замечания

Биологи давно обратили внимание, что виды, не соответствующие БКВ, – это не редкое и не случайное явление. Ведь если различия уровня подвида могут возникнуть уже в «возрасте» нескольких сотен лет, а надёжную репродуктивную изоляцию у птиц следует ожидать не ранее, чем через 2,5 млн. лет (см. Wink *et al.*, 1996; Price, Bouvier, 2002), то, естественно, мы должны иметь обширный пласт промежуточных форм. Это все те «сложные» случаи, где взаимодействующие формы различаются более существенно, чем подвиды, часто не скрещиваются свободно, но и не изолированы репродуктивно (не Б-виды), а образуют более или менее узкую зону гибридизации (Short, 1969; Боркин, Литвинчук, 2013; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Такие таксоны называют пара-, алло- или полувидами (Майр, 1968; Haffer, 1986). Однако при попытках отобразить эту стадию видообразования в действующей системе околотовидной номенклатуры систематики столкнулись с определёнными трудностями. Эти трудности, очевидно, имеют чисто психологический характер, так как иначе их объяснить не удаётся. Если уровень дивергенции полувида ниже, чем Б-вида, то логичным решением должен быть ввод категории полувида в номенклатуру – род-вид-полувид-подвид. Но никто не решился нарушить принятую схему – род-вид-подвид. Вместо этого появилась параллельная схема – род-надвид-полувид-подвид (Коблик, Архипов, 2014; Коблик и др., 2019; Amadon, 1966; 1968; Haffer, 1986). Предлагается следующая запись: род, надвид в скобках, полувид, подвид, например, *Phylloscopus [collibita] sindianus lorenzii* (Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Крайне неудобная система, в которой, обратим внимание, вид вообще исчезает. В третьей позиции (*sindianus*) предполагается не вид, а полувид, поскольку надвид [*collibita*] не может состоять из видов, иначе он будет полностью соответствовать роду. Тем самым, нам предлагают две не

first level; 3 – higher categories and taxa consisting of B-species. What is important is the meaning that we put into these categories and how they will be written in Latin, since it is in this record that their level of divergence and their rank are reflected. Conversely, it makes no sense to argue that semi-species are not species (Amadon 1966, 1968; Haffer, 1986; del Hoyo *et al.*, 1994; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Helbig *et al.*, 2002) if we do not have room for them in the existing system and we continue to give them Latin species names.

2.1. General remarks

Biologists have long noticed that species that do not correspond to BSC is not a rare and not accidental phenomenon. After all, if differences in the level of a subspecies can arise already at the “age” of several hundred years, and reliable reproductive isolation in birds should be expected no earlier than 2.5 million years (see Wink *et al.*, 1996; Price, Bouvier, 2002), then, naturally, we must have an extensive layer of intermediate forms. These are all those “difficult cases” where the interacting forms differ more significantly than the subspecies, often do not cross freely, but are not reproductively isolated (not B-species), but form a more or less narrow hybridization zone (Short, 1969; Borkin, Litvinchuk, 2013; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Such taxa are called para-, allo-, or semi-species (Mayr, 1968; Haffer, 1986). However, when trying to depict this stage of speciation in the current system of near-species nomenclature, taxonomists encountered certain difficulties. These difficulties are possibly of a purely psychological nature since they cannot be explained otherwise. After all, if the level of divergence of a semispecies is lower than that of a B-species, then the logical solution should be to enter the category of semispecies into the nomenclature – genus-species-semispecies-subspecies. But no one dared to violate the accepted scheme – genus-species-subspecies. Instead, a parallel scheme appeared – genus-superspecies-semispecies-subspecies (Koblik, Arkhipov, 2014; Koblik *et al.*, 2019; Amadon, 1966; 1968; Haffer, 1986). The following recording is proposed – genus, superspecies in brackets, semispecies, subspecies, for example, *Phylloscopus [collibita] sindianus lorenzii* (Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Extremely awkward system in which, let's note, the species disappears altogether. In the third position (*sindianus*), it is assumed not a species, but a semispecies, since the superspecies [*collibita*] cannot consist of species, otherwise it will fully correspond to the genus. Thus,

связанные друг с другом, взаимоисключающие, параллельные системы номенклатуры: 1 – если вид монотипичен по полувидам, то остаётся привычная тринарная система – род-вид-подвид; 2 – если же вид политипичен по полувидам, то его (вид) называют надвидом, а видовое название получает полувид. При этом надвид изредка может указываться в скобках, а может и вообще не указываться, и тогда написание полувида никак не отличается от видового.

О чём нам говорит использование скобочек? Это неуверенность того, кто их предлагает. Это недоработанная, недосказанная, сырая, не регламентированная конструкция. Скобки дезориентируют, они не читаются, трудно воспринимаются, особенно потому, что используются далеко не всеми, а если и используются, то очень редко и произвольно. Тогда возникает вопрос: если автор не указал надвид в скобках – *Phylloscopus sindianus lorenzii*, означает ли это, что он считает *sindianus* полноценным видом, а не полувидом, или он просто опустил «излишнюю» тетранарность, или он вообще не задумывался о статусе этой пеночки? Если мы предлагаем дополнительную околотовидовую категорию (надвидовые дополнительные категории не обязательны), она должна быть встроена в иерархию категорий, обязательна в написании и регламентирована (см. ниже). Только тогда она будет понятна.

На фоне этой дискуссии о том, как поступать с промежуточными формами, анахроничным выглядит неожиданное предложение К.Е. Михайлова (2019) использовать категорию полувида как временное депо, куда нужно помещать «неудобные» таксоны. Это предложение, по сути, отрицает наличие подобных промежуточных форм и предполагает, что любой таксон в микротаксономии может и должен быть определён как вид или подвид. Тем самым, по идее автора, по мере накопления наших знаний, это депо должно полностью опустеть. Но проблема-то как раз не в недостатке информации, а в том, что мы уже сегодня имеем формы, которые хорошо изучены, но, тем не менее, не могут быть отнесены ни к виду, ни к подвиду.

Если прошлые поколения орнитологов (Gloger, 1833; Kleinschmidt, 1900; Hartert, 1901; Stresemann, 1936; Amadon, 1966; 1968; Haffer, 1986) ещё задумывались о сущности и целостности вида, предлагая такие решения, как «круг форм» или надвид, то сегодня, при полной дезориентации относительно уровня дивергенции

two unconnected, mutually exclusive, parallel nomenclature systems are offered: 1 – if a species is monotypic in terms of semispecies, then the usual trinary system remains – genus-species-subspecies; 2 – if a species is polytypic in semispecies, then it (species) is called a superspecies, and the specific name is given a semispecies. In this case, the superspecies may occasionally be indicated in brackets, or may not be indicated at all, and then the spelling of the semispecies does not differ in any way from the specific one.

What does the use of parentheses tell us in general? This is the uncertainty of the one who offers them. This is an unfinished, unsaid, crude, unregulated design. The parentheses are disorienting, they are not readable, they are difficult to perceive, especially because they are not used by everyone, and if they are used, then they are very rare and arbitrary. Then the question arises: if the author did not indicate the superspecies in brackets – *Phylloscopus sindianus lorenzii*, does this mean that he considers *sindianus* a full species, and not a semispecies, or did he simply omit the “excessive” tetranarity, or did he not think at all about the status of this warbler? If we propose an additional pre-species category (supra-specific additional categories are not required), it must be built into the hierarchy of categories, mandatory in writing and regulated (see below). Only then will it be understood.

Against the background of this discussion on how to deal with intermediate forms, the unexpected proposal of K.E. Mikhailov (2019) to use the semispecies category as a temporary depot where “inconvenient” taxa should be placed looks anachronistic. This proposal essentially denies the existence of such intermediate forms and suggests that any taxon in microtaxonomy can and should be defined as a species or subspecies. Thus, according to the author’s idea, as our knowledge accumulates, this depot should be completely empty. But the problem is not just a lack of information, but the fact that today we already have forms that are well studied, but, nevertheless, cannot be attributed either to the species or to the subspecies.

When past generations of ornithologists (Gloger, 1833; Kleinschmidt, 1900; Hartert, 1901; Stresemann, 1936; Amadon, 1966; 1968; Haffer, 1986) still thought about the essence and integrity of the species, proposing solutions such as a “circle of forms” or superspecies, then today, with complete disorientation regarding the level of divergence of the species, the rejection of BSC and the general

вида, отказе от БКВ и общей тенденции дробительства, систематик не испытывает необходимости в категории полувида. Он никак не ограничен в присвоении рангов и, чтобы не усложнять ситуацию, просто объявляет полувиды видами. Более того, в последних рекомендациях по таксономии (BOU, Helbig *et al.*, 2002) прямо указывается, что полувиды следует писать как виды.

2.2. БКВ и репродуктивная изоляция

В качестве концепции вида для новой системы подходит только БКВ (Майр, 1968), как единственная концепция, привязанная к объективному биологическому явлению. Но до сих пор последовательное применение этой концепции на практике было невозможно по двум причинам: во-первых, в тринарной системе не предусмотрена категория для таксонов промежуточного ранга (полувид, см. п. 2.1.) между наименьшей единицей (подвидом) и Б-видом, уровень которого очень высок. Поэтому в случае применения БКВ все полувиды оказались бы в категории подвида. Во-вторых, не определена степень репродуктивной изоляции, соответствующая БКВ.

Само выражение «репродуктивная изоляция» по определению подразумевает, что формы, о которых идёт речь, не изолированы пространственно. Иными словами, если такие формы изолированы пространственно, то термин «репродуктивная изоляция» к ним не применим. Это, казалось бы, очевидное положение нередко игнорируется, например, тогда, когда говорится об экологических или социально-культурных механизмах репродуктивной изоляции. В этих случаях формы изолированы не репродуктивно, а физически. Чтобы исключить неопределённость по отношению к репродуктивной изоляции и симпатрии было предложено уточнение – «контактная» (см. Пфандер, 2018), которое подразумевает присутствие обеих форм во время размножения. Такое уточнение сразу же лишает почвы спекуляции (Михайлов, 2015; Рубцов, 2015) о том, что экоморфы якобы репродуктивно изолированы и поэтому соответствуют БКВ.

Однако и после такого уточнения репродуктивная изоляция как критерий Б-вида всё ещё остаётся слишком неопределённой. Что можно считать репродуктивной изоляцией? Ведь её степень может варьировать от панмиксии до полной остановки потока генов (Панов, 1989, 1993; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Часто на практике уже некоторую ассортативность в скрещи-

tendency of splitting, the taxonomist does not feel the need for the category of semispecies. He is not limited in any way in assigning ranks and, in order not to complicate the situation, simply declares semispecies to be species. Moreover, recent taxonomy guidelines (BOU, Helbig *et al.*, 2002) explicitly state that semispecies should be written as species.

2.2. BSC and reproductive isolation

Only BSC (Mayr, 1968) is suitable as a species concept for a new system, as the only concept tied to an objective biological phenomenon. But until now the consistent application of this concept in practice has been impossible for two reasons: firstly, the trinary system does not provide a category for taxa of intermediate rank (semispecies, see 2.1.) between the smallest unit (subspecies) and B-species, level which is very high. Therefore, in the case of BSC, all semispecies would be in the category of subspecies. Secondly, the level of reproductive isolation corresponding to the BSC has not been determined.

The very expression “reproductive isolation”, by definition, implies that the forms in question are not spatially isolated. In other words, if such forms are isolated spatially, then the term “reproductive isolation” does not apply to them. This seemingly obvious position is often ignored, for example, when talking about the ecological or socio-cultural mechanisms of reproductive isolation. In these cases, the forms are not isolated reproductively but physically. To eliminate uncertainty, in relation to reproductive isolation and sympatry, a refinement was proposed – “contact” (see Pfander, 2018), which implies the presence of both forms during reproduction. This clarification immediately deprives the soil of speculation (Mikhailov, 2015; Rubtsov, 2015) that the ecomorphs are supposedly reproductively isolated and therefore correspond to the BSC.

However, even after this refinement, reproductive isolation as a B-species criterion is still too vague. What can be considered reproductive isolation? Indeed, its degree can vary from panmixia to a complete stop of gene flow (Panov, 1989; 1993; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Often, in practice, a certain assortativeness in crossing can be called reproductive isolation. On the other hand, many forms, even with wide sympatry, regularly produce hybrids (McCarthy, 2006; Scherzinger, 2017). This allows critics of BSC to believe that the criterion of reproductive isolation does not work in such cases (Panov, 1993; Redkin *et al.*, 2015) and makes possible a variety of assessments, interpretations, and speculations.

вании могут назвать репродуктивной изоляцией. С другой стороны, многие формы даже при широкой симпатрии регулярно производят гибриды (McCarthy, 2006; Scherzinger, 2017). Это позволяет критикам БКВ считать, что критерий репродуктивной изоляции в таких случаях не работает (Панов, 1993; Редькин и др., 2015) и делает возможным самые различные оценки, интерпретации и спекуляции.

Интенсивность потока генов, ассортативность, пониженная плодовитость или относительное количество гибридов не поддаются точному определению в природных условиях (Short, 1969; Панов, 1993; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Нам нужен такой критерий, который бы был: 1 – легко заметен, 2 – дискретен и объективен. Его удалось найти – это способность к контактной симпатрии. В отличие от всех других рангов и категорий, для которых нам нужно вычислять различия, а затем совершенно субъективно и произвольно решать, какую степень этих различий считать пороговой, в определении уровня дивергенции Б-вида различия определяются не нами, а таким объективным качеством, как способность к симпатрии. Мы можем ничего не знать о потоке генов, о плодовитости гибридов и т.д., сам факт симпатрии говорит о том, что уровень Б-вида достигнут. Зачастую стоит лишь взглянуть на карту ареалов, чтобы понять, имеем ли мы дело с Б-видами или полувидами. Все случаи парапатрии с возникновением зон гибридизации, будь то узкая («хорошие» полувиды) либо обширная («слабые» полувиды и И-подвиды), свидетельствуют о том, что уровень Б-вида ещё не достигнут, ещё недостаточен для того, чтобы преодолеть это препятствие в виде неизбежной гибридизации.

Подчеркну, что даже если гибриды вполне жизнеспособны и плодовиты, и даже если они появляются регулярно, но эти единичные случаи не приводят к возникновению зон скопления гибридов, то такая репродуктивная изоляция достаточна для симпатрического сосуществования Б-видов. Определяя степень репродуктивной изоляции таким образом, мы снимаем необоснованные обвинения (Панов, 1993) БКВ в том, что она «запрещает» гибридизацию. Для определения Б-видового уровня не имеет значения, каковы механизмы репродуктивной изоляции. В конечном счёте, способность к симпатрии определяется сложным сочетанием многих факторов. В одних случаях это могут быть надёжные прекопулятивные барьеры при нормаль-

The intensity of the gene flow, assortability, reduced fertility, or the relative number of hybrids cannot be accurately determined in natural conditions (Short, 1969; Panov, 1993; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). We need a criterion that would be: 1 – easily noticeable, 2 – discrete and objective. We managed to find it – this is the ability to contact sympatry. Unlike all other ranks and categories, where we need to calculate the differences, and then completely subjectively and arbitrarily decide what degree of these differences is considered a threshold, in determining the level of divergence of B-species differences are determined not by us, but by such an objective quality as the ability to sympatry. We may not know anything about the flow of genes, about the fertility of hybrids, etc., the very fact of sympatry suggests that the level of B-species has been reached. Often, you just need to look at the range map to understand whether we are dealing with B-species or semispecies. All cases of parapatria with the emergence of hybridization zones, whether narrow (“good” semispecies) or extensive (“weak” semispecies and I-subspecies), indicate that the level of the B-species has not yet been reached, is still insufficient to overcome this obstacle in the form of inevitable hybridization.

Let me emphasize that even if the hybrids are quite viable and fertile, and even if they appear regularly, these sporadic cases do not lead to the emergence of zones of accumulation of hybrids, then such reproductive isolation is sufficient for sympatric coexistence of B-species. By defining the degree of reproductive isolation in this way, we remove the unfounded accusations (Panov, 1993) of the BSC that it “prohibits” hybridization. What are the mechanisms of reproductive isolation, it does not matter for determining the B-species level. Ultimately, the ability to sympatry is determined by a complex combination of many factors. In some cases, these can be reliable precopulative barriers with normal viability and fertility of hybrids, as, for example, in the Steppe Eagle (*Aquila Nipalensis*) and the Imperial Eagle (*Aquila Heliaca*) (Karyakin *et al.*, 2016). In other cases, precopulatory mechanisms “fail” too often, which, in case of normal fertility of hybrids, would inevitably lead to intergradation; therefore, the reduced viability of hybrids, such as in grouse, comes first (*Tetraonidae*; McCarthy, 2006). However, as the level of divergence increases, the general trend is undoubted – first, precopulatory reproductive isolation occurs, then a decrease in the fertility of hybrids, and, finally, the non-viability of hybrids (Price, Bouvier, 2002).

ной жизнеспособности и плодовитости гибридов, как, например, у степного орла (*Aquila Nipalensis*) и орла-могильника (*Aquila Heliaca*) (Карякин и др., 2016). В других случаях, прекопулятивные механизмы «дают сбой» слишком часто, что, при нормальной плодовитости гибридов неизбежно привело бы к интерградации, поэтому на первое место выходит пониженная жизнеспособность помесей, как например, у тетеревиных (*Tetraonidae*; McCarthy, 2006). Однако по мере увеличения уровня дивергенции несомненна общая тенденция: сначала возникает прекопуляционная репродуктивная изоляция, затем – снижение плодовитости гибридов и, наконец, нежизнеспособность гибридов (Price, Bouvier, 2002).

Теоретически, линию, отделяющую вид от довидовых форм, можно было бы провести на любом уровне дивергенции, как это и делают многочисленные концепции вида. Даже для БКВ эта линия меняется у различных систематиков – в последние десятилетия её опускают всё ниже и ниже. Обычно это аргументируют тем, что узкая зона гибридизации с пониженной плодовитостью гибридов должна привести со временем к усилению механизмов репродуктивной изоляции и, в конечном итоге, к симпатрии (Рубцов, 2015; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). Но нам не нужно забывать, что мы хотим определить уровень дивергенции, а не количество генов, «просочившихся» в соседний полувид, и мы хотим определить этот уровень сегодня, а не тот, который, возможно, будет через несколько миллионов лет. Нам важен факт, что уровень дивергенции парапатрических, гибридизирующих форм несомненно ниже, чем у форм, обитающих в контактной симпатрии. Нам нужна чёткая линия с объективными границами. Способность или неспособность к симпатрии такую жёсткую линию обеспечивает. Критерии выше или ниже этого уровня дивергенции неизбежно будут субъективными и неопределёнными.

Выбранная степень репродуктивной изоляции соответствует качественному скачку от географической изменчивости к независимому существованию. Это принципиально новый уровень дивергенции, позволяющий Б-видам образовывать экосистемы и взаимодействовать в этих экосистемах, образуя пищевые цепочки и т.д. Довидовые же формы, включая самые высокие по своему уровню (полувиды), не могут расширить свой ареал на соседние территории, занятые представителями

Предполагаемый гибрид степного орла (*Aquila Nipalensis*) и орла-могильника (*Aquila Heliaca*).
Фото О. Белялова.

Supposed hybrid of the Steppe Eagle (*Aquila Nipalensis*) and the Eastern Imperial Eagle (*Aquila Heliaca*).
Photo by O. Belyalov.

In theory, a line separating species from pre-species forms could be drawn at any level of divergence, as do numerous species concepts. Even for BSC, this line changes among different taxonomists, dropping lower and lower over time. This is usually argued by the fact that a narrow hybridization zone with a reduced fertility of hybrids should eventually lead to an increase in the mechanisms of reproductive isolation and, ultimately, to sympatry (Rubtsov, 2015; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c). But we do not need to forget that we want to determine the level of divergence, not the number of genes “leaked” into the neighboring semispecies, and we want to determine this level today, and not the one that may be in a few million years. What is important for us is the fact that the level of divergence of parapatric, hybridizing forms is undoubtedly lower than that of forms living in contact sympatry. We need a clear line with objective boundaries. The ability or inability to achieve sympatry provides such a hard line. Above and below this line, criteria will inevitably be subjective and vague.

The chosen degree of reproductive isolation corresponds to a qualitative leap from geographical variability to independent existence. This is a fundamentally new level of divergence that allows B-species to form ecosystems and interact in these ecosystems, forming food chains, etc. Pre-species forms, including the highest divergence levels (semispecies), cannot expand their range to neighboring territories occupied by representatives of the same B-species. They are “forced” to replace each other.

того же Б-вида. Они «вынуждены» замещать друг друга.

2.3. Структура новой системы

Обобщим вкратце логическую цепочку, которая приводит нас к созданию тетранарной биологической системы:

1) тринарная система оказалась неудачной, так как она не в состоянии правильно отображать уровень дивергенции около-видовых таксонов;

2) неправильность её в том, что любая оценка ранга низших таксонов «правильна», поскольку в этой системе нет концепции вида;

3) необходимо создать систему со «своей» концепцией вида;

4) для этого подходит лишь одна концепция – БКВ (с уточнением степени репродуктивной изоляции), так как только она привязывает вид к определённом объективному биологическому явлению;

5) Б-вид, как категория систематики, соответствующая БКВ имеет очень высокий уровень дивергенции. Между Б-видом и подвидом образуется большой разрыв на шкале дивергенции;

6) этот разрыв должна заполнить дополнительная категория – полувид. Тем самым, биологическая система становится тетранарной.

Сразу же хочу предостеречь от неправильного понимания тетранарности. Это не просто дополнительная категория (полувид), которая вставлена между видом и подвидом. Это полная замена «старого вида» на две категории – Б-вида и полувид. Поспешный, необдуманный переход в тетранарную систему без осмысления сущности Б-вида только добавит ещё одну категорию без определённого уровня дивергенции, которых в существующей микротаксономии и так достаточно.

Как называть категории новой системы? Предлагаю названия «Б-вид» и «полувид», я исходил из того, что понятие полувид уже более или менее сформировалось, не ново и вполне соответствует вкладываемому в него смыслу. Нужно лишь отвести ему соответствующее место в номенклатуре. Основной биологический смысл ложится на понятие вида с позиции БКВ, поэтому я предложил название – Б-вид, т.е. биологический вид. Можно было бы называть Б-вид «круг форм» (*formenkreis*), отдавая дань О. Кляйншмидту, который первым предложил реформировать систему номенклатуры, потерявшуюся в «дробительстве».

2.3. The structure of the new system

Let us briefly summarize the logical chain that leads us to the creation of a tetranary biological system:

1) the trinary system turned out to be unsuccessful, since it is unable to correctly display the level of divergence of near-species taxa;

2) its incorrectness is that any assessment of the rank of lower taxa is “correct”, since this system does not have a concept of a species;

3) it is necessary to create a system with “own” species concept;

4) only one concept is suitable for this – BSC (with the refined degree of reproductive isolation), since only it binds the species to a certain objective biological phenomenon;

5) B-species as a category of taxonomy corresponding to BSC, has a very high level of divergence. There is a large gap on the divergence scale between B-species and subspecies;

6) this gap must be filled by an additional category – semispecies. Thus, the biological system becomes tetranary.

Right away I want to warn against a misunderstanding of tetranarity. It is not just an additional category (semispecies) that is inserted between the species and the subspecies. This is a complete replacement of the “old species” into two categories – B-species and semispecies. A hasty, thoughtless transition to the tetranary system without comprehending the essence of the B-species will only add another category without a certain level of divergence, which are already enough in the existing microtaxonomy.

How to call the categories of the new system? In proposing the names – B-species and semispecies, I proceeded from the fact that the concept of semispecies has already been more or less formed, is not new and fully corresponds to the meaning put into it. You just need to give it an appropriate place in the nomenclature. The main biological meaning lies in the concept of a species from the position of BSC, so I suggested the name – B-species, i.e. biological species. One could call the B-species “formenkreis” (circle of forms), paying tribute to O. Kleinschmidt, who was the first to propose reforming the nomenclature system, which was lost in “fragmentation”.

The question of the objective delineation of categories is traditionally seen as insoluble (Stresemann, 1936; Panov, 1993; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Rubtsov, 2015). However, the established belief that evolution proceeds gradually and continuously is

Вопрос об объективном разграничении категорий традиционно видится неразрешимым (Stresemann, 1936; Панов, 1993; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Рубцов, 2015). Однако устоявшееся мнение о том, что эволюция протекает постепенно и непрерывно верно лишь отчасти. Оно справедливо для всех этапов дивергенции, за исключением одного – образования Б-вида. Потенциальная ассортативность у географически разделённых сестринских популяций, действительно, нарастает непрерывно и постепенно, но способность к симпатрии, в случае вторичного контакта, проявляется скачкообразно (см. Пфандер, 2018). Это хорошо видно на характере распространения родственных форм: от клинальной изменчивости (подвиды) до парапатрии (узкая зона гибридизации, полувиды) мы имеем полный и постепенный переход через более широкие зоны гибридизации. Но такого перехода нет от парапатрии к симпатрии. Пограничные случаи, конечно же, должны быть, и они есть. Но даже тогда, когда одна и та же пара сестринских форм в различных частях ареала ведут себя то как Б-виды, то как полувиды, в каждой конкретной точке мы всегда имеем либо пара-, либо симпатрию.

2.3.1. Б-вид

Ядром и главным смыслом новой системы является биологический вид (Б-вид). Повторю здесь определение Б-вида как категории систематики, которое было дано ранее во введении – **это такой уровень дивергенции (таксона), который обеспечивает (ему) репродуктивную изоляцию, достаточную для симпатрии (с другими близкородственными формами).**

Тогда определение Б-вида как физического объекта может быть следующим: **Б-вид – это совокупность сестринских популяций, неспособных к симпатрии друг с другом.** Каковы отличия этого определения от данного Э. Майром (Mayr, 1968): **вид – это группы действительно или потенциально скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп?** Здесь, опять же, на первый план выходит уточнение степени репродуктивной изоляции: под расплывчатое Майровское «скрещивающиеся» можно подвести самую различную степень репродуктивной изоляции, от интерградации до единичных случаев гибридизации, а под «репродуктивно изолированные» – любой ограниченный поток генов. Эта амбивалентность и служит

only partially true. It is valid for all stages of divergence, with the exception of one – the B-species emergence. Indeed, the potential assortability in geographically separated sister populations grows continuously and gradually, but the capacity for sympatry, in the case of secondary contact, manifests itself abruptly (see Pfander, 2018). This is clearly seen in the nature of the distribution of related forms: from clinal variation (subspecies) to parapatry (narrow hybridization zone, semispecies), we have a complete and gradual transition through wider hybridization zones. But there is no such transition from parapatry to sympatry. Of course, there must be borderline cases and there are. But even when the same pair of sister forms in different parts of the range behave either as B-species or as semispecies, at each specific point we always have either para- or sympatry.

2.3.1. B-species

The core and main meaning of the new system is the biological species (B-species). I will repeat here the definition of the B-species as a category of taxonomy, which was given earlier in the introduction – **this is a level of divergence (of a taxon) that provides (it) reproductive isolation sufficient for sympatry (with other closely related forms).**

Then the definition of a B-species as a physical object can be as follows: **B-species is a set of sister populations that are not capable to achieve sympatry with each other.** What are the differences between this definition and the one given by E. Mayr (1968): **“species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups”?** Here, again, the clarification of the degree of reproductive isolation comes to the fore: under the vague “interbreeding” from E. Mayr, one can bring the most varied degrees of reproductive isolation, from intergradation to isolated cases of hybridization, and under “reproductively isolated” – any limited gene flow. This ambivalence is the main reason for the endless controversy in the application of BSC and, ultimately, led to its rejection. First of all, this concerns the majority of semispecies, which, on the one hand, “cross”, but, at the same time, we can talk about a certain “reproductive isolation”, since they demonstrate a clear or not obvious assortability in crossing and even a reduced fertility of hybrids, which ultimately leads to a narrow zone of hybridization – parapatry. The criterion of sympatric ability eliminates this ambiguity, considering all

основной причиной бесконечных споров в применении БКВ и, в конечном счёте, привела к её неприятию. В первую очередь это касается большинства полувидов, которые, с одной стороны, «скрещиваются», но в то же время можно говорить об определённой «репродуктивной изоляции», поскольку они демонстрируют явную или неявную ассортативность в скрещивании и даже пониженную плодовитость гибридов, что в итоге приводит к узкой зоне гибридизации – парапатрии. Критерий способности к симпатрии эту неопределённость устраняет, расценивая все случаи парапатрической гибридизации как неспособность к симпатрии, однозначно определяя участвующие в них таксоны как полувиды.

В основе идеи БКВ лежит потенциальная способность особей участвовать в размножении с другими особями своего вида. Понятие потенциальности очень важно для определения уровня дивергенции и ранга таксона, так как именно эта потенциальная способность заложена в геноме всех особей данного Б-вида и она же отсутствует в геноме других Б-видов. Нужно понимать способность к скрещиванию с особями своего вида именно как потенциальную возможность, а не как фактическое явление, так как даже в небольшой панмиксической популяции одна особь спаривается с очень ограниченным количеством, в норме – с единичными представителями другого пола. Все остальные представители противоположного пола являются лишь потенциальными, возможными половыми партнёрами. А уже некоторое удаление одной популяции от другой практически полностью исключает возможность к перекрёстному размножению между ними. И тем не менее, мы (в том числе и противники БКВ) считаем, что это всё один вид, так как мы осознаём и предполагаем потенциальную возможность такого размножения.

Известное выражение Э. Майра (Mayr, 1968, с. 32) о том, что виды определяются не различием, а обособленностью, часто неверно истолковывается как противопоставление различий и обособленности. Но при ближайшем рассмотрении становится понятным, что это не противопоставление, а тесная взаимосвязь: обособленность проявляется в репродуктивной изоляции, в способности к реальной (контактной) симпатрии. Эта способность возникает только на определённом, относительно очень высоком этапе дивергенции, т.е. при определённой степени различий.

Гибрид малого (*Aquila Clanga Pomarina*) и большого (*Aquila Clanga Clanga*) подорликов.
Фото В. Домбровского.

Hybrid of Lesser (*Aquila Clanga Pomarina*) and Greater (*Aquila Clanga Clanga*) Spotted Eagles.
Photo by V. Dombrovsky.

cases of parapatric hybridization as inability to sympatry, unambiguously identifying the taxa participating in them as semispecies.

The idea of BSC is based on the potential ability of individuals to participate in reproduction with other individuals of their own species. The concept of potentiality is very important for determining the level of divergence and rank of a taxon, since it is this potential ability that is embedded in the genome of all individuals of a given B-species, and it is also absent in the genome of other B-species. It is necessary to understand the ability to interbreed with individuals of its own species precisely as a potential opportunity, and not as an actual phenomenon, since even in a small panmix population, one individual mates with a very limited number, normally with a few representatives of the opposite sex. All other members of the opposite sex are only potential, possible sexual partners. And already some distance of one population from another, practically, completely excludes the possibility of cross-breeding between them. And, nevertheless, we (including opponents of BSC) believe that this is all one species, since we are aware and assume the potential for such reproduction.

The well-known expression of E. Mayr (1968, p. 32) that species are determined not by difference, but by segregation, is often incorrectly interpreted as the opposition of differences and segregation. But, upon closer examination, it becomes clear that this is not an

Б-вид недопустимо дробить, иначе полностью теряется его суть и его биологический смысл. По своему объёму и смыслу Б-вид больше всего соответствует «кругу форм» (*Formenkreis*; Kleinschmidt, 1900; Hartert, 1901; Stresemann, 1936). Задача таксономиста – найти границы естественных видов, выявляя все географические формы, на которые они разделились (Kleinschmidt, 1900). «Только соединив факты, мы придём к фундаментальным законам, но не путём разделения и расчленения. Разделяющий расщепляет однородные и соответствующие факты и бросает их по отдельности в неупорядоченную кучу, где они ускользают от внимания науки, которая пытается расположить их в истинном и естественном порядке, и так они останутся в хаосе, полностью потеряв своё значение относительно целостного и представляя себя в неправильном свете» (Gloger, 1833; цит. по Stresemann, 1936).

Б-Вид – это исключительно научное понятие, совершенно необходимое биологу, но непонятное и даже враждебное обывателю и систематику, находящимся под влиянием БытКВ и ориентированным на хорошо отличающиеся формы.

2.3.2. Полувид

Следующая, ниже по уровню, категория – полувид. Необходимость в этой категории появляется, только если мы вводим категорию Б-вида. В этом случае полувид заполняет разрыв между Б-видом и подвидом. Без категории Б-вида такого разрыва нет, поэтому нет и необходимости в дополнительной категории, а все формы рангом выше, чем подвид, в тринарной системе имеют видовые названия и, соответственно, видовой статус.

В отличие от объективной и жёсткой границы между полувидом и Б-видом (см. выше), переход от подвида к полуvidу постепенный и не принципиальный. Тем не менее, полувиды обычно без труда дифференцируются по более глубоким отличиям «видового» уровня. Они должны обладать хотя бы одним из таких признаков, как: 1 – зона гибридизации относительно очень узкая (парапатрия); 2 – определённая ассортативность при гибридизации с другими полувидами; 3 – пониженная плодовитость гибридов; 4 – существенные отличия в морфологии, физиологии, поведении и т.д.; 5 – явные различия в предпочтении экологических условий. Последний пункт необходимо пояснить. Имеется в виду не последовательная за-

opposition, but a close relationship: segregation manifests itself in reproductive isolation, in the ability to real (contact) sympatry. This ability occurs only at a certain, relatively very high stage of divergence, i.e. with a certain degree of difference.

B-species is inadmissible to split, otherwise its essence and its biological meaning are completely lost. In terms of its scope and meaning, the B-species most of all corresponds to the “circle of forms” (*Formenkreis*; Kleinschmidt, 1900; Hartert, 1901; Stresemann, 1936). The taxonomist’s task is to find the boundaries of natural species by identifying all the geographic forms into which they are divided (Kleinschmidt, 1900). “It is only by connecting the facts that we shall be led to the principal laws, but not by splitting and dismembering. The splitter separates homogeneous and corresponding facts, and throws them separately upon the unarranged heap, where they will escape the attention of Science which tries to arrange them in a true and natural order; and so they will remain in disorder, having lost all their meaning with regard to the whole and being placed themselves in a wrong light” (Gloger, 1833; cited by Stresemann, 1936).

B-species is an exclusively scientific concept, absolutely necessary for a biologist, but incomprehensible and even hostile to the layman and the taxonomist, who are under the influence of HSC and oriented towards well-distinguished forms.

2.3.2. Semispecies

Semispecies is the next lower level category. The need for this category appears only if we introduce the B-species category. In this case, the semispecies fills the gap between the B-species and the subspecies. Without the B-species category, there is no such gap, so there is no need for an additional category, and all forms with a rank higher than the subspecies in the trinary system have specific names and, accordingly, a specific status.

In contrast to the objective and rigid border between the semispecies and B-species (see above), the transition from subspecies to semispecies is gradual and not on principle. Nevertheless, semispecies are usually easily differentiated by deeper differences of the “species” level. They must have at least one of the following features: 1 – the hybridization zone is relatively very narrow (parapatry); 2 – a certain assortability during hybridization with other semispecies; 3 – reduced fertility of hybrids; 4 – significant differences in morphology, physiology, behavior, etc.;

мена одной формы другой по мере смены ландшафтных зон, что можно наблюдать и у подвидов, а те случаи, когда оба полувида обитают по соседству, в одном регионе, и каждый из них занимает характерный для него биотоп. Например, большой подорлик (*Aquila C. Clanga*) предпочитает низкие заболоченные участки, а малый (*A. C. Pomarina*) – сухие возвышенности (Деметьев, 1951; del Hoyo *et al.*, 1994). Если такие биотопы чередуются, имея мозаичный характер, то и распространение полувидов будет мозаично-парапатричным.

Таким образом, полувид является наименьшей экологической единицей, хотя в одной экосистеме участвуют только полувида, относящиеся к различным Б-видам. Полувид должен быть встроен в околотовидовую систему без всяких «скобочек». Он должен иметь тот же статус, что и соседние категории – Б-вид и подвид, должен стать полноценной категорией с отведённым для него отрезком на шкале дивергенции. А в написании подвида необходимо обязательно указывать полувид (тетранарная номенклатура). Если мы признаём в системе полувид, то мы не вправе ставить вопрос – вид или подвид? Мы должны ставить вопросы – вид или полувид, полувид или подвид? Другие формы использования полувида – как временное «нейтральное» депо для неясных ситуаций (Михайлов, 2019), от случая к случаю (Коблик, Архипов, 2014; Коблик и др., 2019), а также вне номенклатуры, приравнивая его в написании к виду (Степанян, 1983; del Hoyo *et al.*, 1994; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Tobias *et al.*, 2010) не могут способствовать решению проблемы.

2.3.3. Подвид

И, наконец, обязательная во всех системах, наименьшая узнаваемая единица таксономии – подвид, которая включает в себя как «обычные» А-подвиды, так и подвиды, узнаваемые уже по одной особи – И-подвиды (Пфандер, 2011; 2018). Различия между подвидами выражаются лишь в величине и окраске, ассортативность скрещивания отсутствует, поэтому переход от одного подвида к другому постепенный (клиальная изменчивость). Для возникновения подвида никаких особых условий не требуется. Уже некоторое пространственное удаление или другие ограничивающие поток генов факторы легко вызывают определённые отличия. А для появления новых подвигов в систематике нужно лишь желание таксономиста.

5 – clear differences in preference for environmental conditions. The last point needs to be clarified. This is not a sequential replacement of one form with another as the landscape zones change, which can be observed in subspecies, but those cases when both semispecies live in close proximity, in the same region, and each of them occupies a biotope characteristic of it. For example, the Greater Spotted Eagle (*Aquila C. Clanga*) prefers low swampy areas, while the Lesser Spotted Eagle (*A. C. Pomarina*) prefers dry uplands (Dementiev, 1951; del Hoyo *et al.*, 1994). If such biotopes alternate, having a mosaic character, then the distribution of semispecies will be mosaic-parapatric.

Thus, a semispecies is the smallest ecological unit, although only semispecies belonging to different B-species participate in one ecosystem. The semispecies must be built into the nomenclature system without any “brackets”. It should have the same status as the neighboring categories – B-species and subspecies, should become a full category with a segment assigned to it on the divergence scale. And in the writing of a subspecies, it is necessary to indicate a semispecies (tetranary nomenclature). If we recognize a semispecies in the system, then we have no right to pose the question – species or subspecies? We must ask questions – species or semispecies, semispecies or subspecies? Other forms of using of semispecies such as a temporary “neutral” depot for unclear situations (Mikhailov, 2019), from time to time (Koblik, Arkhipov, 2014; Koblik *et al.*, 2019), as well as outside the nomenclature, equating it in spelling with the species (Stepanyan, 1983; del Hoyo *et al.*, 1994; Helbig, 2000a; 2000b; 2000c; Tobias *et al.*, 2010) cannot contribute to solving the problem.

2.3.3. Subspecies

And, finally, obligatory in all systems, the smallest recognizable unit of taxonomy is a subspecies, which includes both “ordinary” A-subspecies and subspecies, recognizable already by one individual – I-subspecies (Pfander, 2011; 2018). Differences between subspecies are expressed only in size and color, there is no assortative crossing, so the transition from one subspecies to another is gradual (clinal variability). No special conditions are required for the emergence of a subspecies. Already some spatial distance or other factors limiting the flow of genes easily cause certain differences. And for the appearance of new subspecies in taxonomy, only the desire of the taxonomist is needed.

Схема эволюции одной гипотетической популяции. Время, необходимое для возникновения Б-вида, принято равным 2,5 млн. лет. Безусловно, оно варьирует в очень широких пределах для каждой группы организмов и зависит от многих факторов, например, от скорости смены поколений. Пять с половиной млн. лет назад популяция разделилась на две (А и В). Через 1 млн. лет популяция В разделилась еще раз (С и В). В возрасте 2,5 млн. лет популяция А1 достигла Б-видового уровня по отношению к своему сестринскому Б-виду Х. В составе последнего к этому моменту образовались два полувида – С1 и В1. Б-вид Х просуществовал всего 1 млн. лет, разделившись на Б-виды – Y (состоящий из двух подвидов – С2 и D1) и В2. На сегодня Б-вид В2 вымер, и в результате мы имеем три Б-вида – А4, С3 и Z. Б-вид Z содержит два полувида – E и H, последний состоит из трёх подвидов – F, G и D2. Поскольку ранг таксона всегда относителен, то одна и та же линия прямых потомков со временем может иметь различный, в том числе и более низкий, ранг. Например, таксон С1 является полувидом, так как имеется еще один полувид (В1) того же Б-вида (Х), а его потомки (С2) – подвидом Б-вида Y. В силу той же относительности и в результате лишь одностороннего накопления различий, потомки одной линии (таксон А3) достигают Б-видового уровня по отношению к своему палеонтологическому предку (А) лишь за 5 млн. лет – время вдвое большее, чем это необходимо по отношению к сестринскому таксону.

Scheme of the evolution of one hypothetical population. The time required for the appearance of the B-species assumed as 2.5 million years. Certainly, it varies within very wide limits for each group of organisms and depends on many factors, for example, on the speed of generational change. Five and a half million years ago, the population was divided into two (A and B). After 1 million years, population B split again (C and B). At the age of 2.5 million years, the A1 population reached the B-species level in relation to its sister B-species X. By this time, the latter had formed two semispecies, C1 and B1. B-species X existed for only one million years, having divided into B-species – Y (consisting of two subspecies – C2 and D1) and B2. Today B-species B2 has extinct, and as a result, we have three B-species – A4, C3 and Z. B-species Z contains two semispecies – E and H, the latter consists of three subspecies – F, G and D2. Since the rank of a taxon is always relative, the same line of direct descendants may have different, even a lower rank, over time. For example, taxon C1 is a semispecies, since there is another semispecies (B1) of the same B-species (X), but its descendants (C2) are a subspecies of B-species Y. Due to the same relativity and as a result of only one-sided accumulation of differences, the descendants of one lineage (taxon A3) reach the B-species level in relation to their paleontological ancestor (A) in only 5 million years – the time is twice as long as it is necessary in relation to the sister taxon.

2.4. Преимущества тетранарной биологической системы

Решена «проблема вида». В биологической системе ранг Б-вида объективен и может быть изменён только по мере его изученности, т.е. в зависимости от того, какими данными мы располагаем. Так, обыкновенный – *Buteo R. Rufinus* и мохноногий – *B. R. Hemilasius* курганники потеряли свой видовой статус, когда стало известно, что они неограниченно гибридизируют (Pfander, Shmigalev, 2001). В то же время,

2.4. Advantages of the tetranary biological system

“Species problem” is dissolved. In a biological system, the rank of the B-species is objective and can be changed only as it is studied, that is, depending on what data we have. Thus, the Long-Legged – *Buteo R. Rufinus* and the Upland – *B. R. Hemilasius* Buzzards lost their species status when it became known that they hybridize indefinitely (Pfander, Shmigalev, 2001). At the same time, the differences between them, including molecular

различия между ними, в том числе и молекулярно-генетические (Haring *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Jowers *et al.*, 2019), значительно превосходят подвидовые. Тем самым, эти курганники однозначно являются полувидами по отношению друг к другу и их ранг в биологической системе уже не может больше измениться, по крайней мере, в ближайшие несколько сотен тысяч лет. И наоборот, ранг мексиканского сокола *Falco Mexicanus* повысился до Б-видового, когда выяснилось, что он далёк от *F. Hierofalco* (Wink, Sauer-Gürth, 2000) настолько, что даже даёт с ним неплодовитое потомство. А в тринарной системе ранг таксона постоянно меняется при одних и тех же данных, в зависимости от взглядов соответствующего систематика и от общей тенденции на укрупнение или дробление видов.

Я не вижу альтернативы биологической системе, потому что нам известно только одно-единственное природное явление, симпатрия, которое привязано к определённом уровню дивергенции, – Б-вид. К тому же, эта система уже охватила всё возможное околотовидовое пространство: крайняя нижняя ступень – подвид (наименьшая узнаваемая единица), крайняя верхняя – Б-вид (более высокие зоогеографический и морфогенетические виды являются чисто теоретическими конструкциями и не могут претендовать на практическое применение). Между ними может быть любое количество промежуточных категорий, пока нам достаточно одной – полувида. Эта дополнительная категория снимает то огромное напряжение, которое существует с момента появления тринарной системы в виде неразрешимого в этой системе во многих случаях вопроса – вид или подвид?

С точки зрения биологической системы становится очевидной бессмысленность спора «дробителей» и «объединителей». И те, и другие являются заложниками неудачной системы. В то время, как биологическая система полностью удовлетворяет всех: уровень Б-вида даже выше, чем у самых решительных «объединителей». С другой стороны, мы можем свободно делить Б-вид на довидовые таксоны согласно их уровню, выделяя полувиды, а те, в свою очередь, делить на подвиды. Целостность Б-вида при этом не затрагивается, а лишь подчёркивается. Эта система допускает и подразумевает любое дробление, но не за счёт Б-вида, границы которого очень жёстко определены, а путём возможного увели-

genetic ones (Haring *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Jowers *et al.*, 2019), significantly exceed those of subspecies. Thus, these Buzzards, unambiguously, are semispecies in relation to each other and their rank in the biological system can no longer change, at least in the next several hundred thousand years. And vice versa – the rank of the Mexican Falcon – *Falco Mexicanus* rose to B-species when it turned out that it is far from *F. Hierofalco* (Wink, Sauer-Gürth, 2000) so much that it even gives birth to infertile offspring with it. And in the trinary system, the rank of a taxon constantly changes with the same data, depending on the views of the corresponding taxonomist and on the general tendency towards enlargement or division of species.

I do not see an alternative to the biological system, because we know only one natural phenomenon that is tied to a certain level of divergence – B-species. In addition, this system has already encompassed all possible near-species space: the lower extreme is a subspecies (the smallest recognizable unit), the upper extreme is B-species (higher zoogeographic and morphogenetic species are purely theoretical constructions and cannot pretend to be applied in practice). There can be any number of intermediate categories between them, as long as one is enough – a semispecies. This additional category relieves the enormous tension that has existed since the emergence of the trinary system in the form of an unsolvable question in this system in many cases – species or subspecies?

From the point of view of the biological system, the meaninglessness of the dispute between the “splitters” and “unifiers” becomes obvious. Both are “hostages” of a failed system. While the biological system completely satisfies everyone: the level of B-species is even higher than that of the most decisive “unifiers”. On the other hand, we can freely divide the B-species into pre-species taxa according to their level, distinguishing semispecies, and those, in turn, divide into subspecies. The integrity of the B-species herewith is not affected, but only emphasized. This system allows and implies any division, but not at the expense of the B-species, the boundaries of which are very rigidly defined, but by a possible increase in the number of pre-species categories. *In the unrestrained fragmentation of species that has unfolded recently, one can also see a positive side – the sooner all subspecies and faceless haplotypes acquire the rank of a species, the faster the inconsistency of the trinary system will become apparent.*

чения количества довидовых категорий. В развернувшемся в последнее время безудержном дроблении видов можно видеть и положительную сторону – чем быстрее все подвиды и безликие гаплотипы получат ранг вида, тем быстрее станет очевидной несостоятельность тринарной системы.

Не стоит опасаться путаницы при использовании обеих систем одновременно. Тетранарная система легко переводится в тринарную и наоборот, потому что построение обеих систем сходно и привычно: бинарное (видовое) название обязательно, а довидовые категории указываются по необходимости – тринарность для подвида в тринарной системе; тринарность для полувида и тетранарность для подвида в тетранарной системе. Бинарное название (род – вид) в обеих системах означает вид. Разница в написании названия вида: с маленькой буквы в тринарной и с заглавной – в тетранарной. Тринарные названия в тринарной системе означают подвид (род – вид – подвид), в тетранарной – полувид (род – вид – полувид). Разница, опять же, в заглавной букве названия полувида. Тетранарное название, понятно, бывает только в тетранарной системе и означает подвид. Название подвида здесь, как и в тринарной системе, пишется с маленькой буквы. Вот и весь перевод. Например, если мы видим тринарное название *Aquila chrysaetos daphanea* – это центральноазиатский подвид беркута в тринарной системе. В тетранарной системе этот же подвид будет значиться как *A. Ch. Chrysaetos daphanea*. А если мы видим тринарное название с заглавными буквами – *A. Ch. Chrysaetos*, то это голарктический (Северная Америка, Евразия) полувид беркута. Два другие его полувида пишутся как *A. Ch. Verreauxii* и *A. Ch. Audax* соответственно.

Поскольку все полувида были в своё время описаны как виды, у них уже есть названия. Тот из полувида, который был описан первым, даёт название своему политипическому виду, становясь тем самым номинативным. Например, из трёх полувида подорликов большой был описан первым, поэтому его название в тетранарной системе будет *Aquila C. Clanga*, малого – *A. C. Pomarina*, индийского – *A. C. Hastata*. В редких случаях у некоторых политипических Б-видов уже есть устоявшиеся названия, например, *Hierofalco*. Насколько правомочно их использовать – должны решать специалисты-систематики. Изменения в биологической системе по отношению к тринарной в наименьшей степени затрагивают подвиды. Они, осо-

There is no need to fear confusion when using both systems at the same time. The tetranary system is easily translated into the trinary system and vice versa, because the construction of both systems is similar and familiar: the binary (specific) name is mandatory, and pre-species categories are indicated as necessary – trinary for a subspecies in the trinary system; trinary for a semispecies and tetranarity for a subspecies in the tetranary system. The binary name (genus - species) in both systems means species. The difference in the spelling of the species name: with a small letter in trinary and with a capital letter in tetranary. Trinary names in the trinary system mean a subspecies (genus – species – subspecies), in the tetranary system – semispecies (genus – species – semispecies). The difference, again, is in the capital letter of the half-species name. The tetranary name, of course, occurs only in the tetranary system and means a subspecies. The name of the subspecies here, as in the trinary system, is written with a small letter. That's the whole translation. For example, if we see the trinary name *Aquila chrysaetos daphanea*, this is the Central Asian subspecies of the Golden Eagle in the trinary system. In the tetranary system, the same subspecies will be listed as *A. Ch. Chrysaetos daphanea*. And if we see a trinary name with capital letters – *A. Ch. Chrysaetos*, it is a holarctic (North America, Eurasia) semispecies of Golden Eagle. The other two semispecies are written *A. Ch. Verreauxii* and *A. Ch. Audax*, respectively.

Since all semispecies were at one time described as species, they already have names. The one of the semispecies that was described first gives a name to its polytypical species, thereby becoming nominative. For example, of the three semispecies of Spotted Eagles, the Greater Spotted Eagle was described first, so its name in the tetranary system will be *Aquila C. Clanga*, the Lesser Spotted – *A. C. Pomarina*, the Indian Spotted – *A. C. Hastata*. In rare cases, some polytypic B-species already have established names, for example, *Hierofalco*. It is up to taxonomists to decide how they are to be used. Changes in the biological system in relation to the trinary system affect the subspecies to the least extent. They, especially the A-subspecies, remain unchanged. Below I will give only those of the subspecies that were somehow offered in the rank of the species.

In cases where it is known that the species is monotypic, I give only the B-species name, for example, *Circus Macrourus*. If only one semispecies lives on the territory under consideration (Northern Eurasia), but the ex-

Степной лунь (*Circus Macrourus*).

Фото П. Шукова.

Pallid Harrier (*Circus Macrourus*).

Photo by P. Shukov.

бенно А-подвиды, остаются неизменными. Ниже я буду приводить только те из подвидов, которые предлагались в ранге вида.

В тех случаях, когда известно, что вид монотипичен, я привожу только Б-видовое название, например, *Circus Macrourus*. Если же на рассматриваемой территории (Северная Евразия) обитает только один полувид, но известно или предполагается существование других полувидов в иных регионах, то я привожу тринарное (полувидовое) название. Например, в Евразии обитает полувид – сарыч (*B. B. Buteo*), но нам известен и другой полувид (*B. B. Oreophilus*) из Африки. Также я указываю тетеревятника как полувид – *Accipiter G. Gentilis*, хотя я не могу уверенно назвать другой полувид этого Б-вида. Но поскольку ястреба широко представлены в других регионах, высока вероятность, что там обнаружатся другие полувиды. По возможности я буду упоминать известные или предполагаемые полувиды, которые распространены вне рассматриваемого региона, чтобы был более понятен объем Б-вида и положение «наших» полувидов в его составе.

3. Основная часть. Б-виды и полувиды хищных птиц Северной Евразии

Отряд Соколообразные – *Falconiformes*

Степная пустельга – *Falco Naumanni* Fleischer, 1818.

Пустельга – *Falco T. Tinnunculus* Linnaeus, 1758. Возможны другие полувиды в тропических регионах.

Кобчик – *Falco Vespertinus* Linnaeus, 1766.

Обыкновенный кобчик – *Falco Vespertinus* Linnaeus, 1766.

Амурский кобчик – *F. V. Amurensis* Radde, 1863.

Дербник – *Falco Columbarius* Linnaeus, 1758.

Чеглок – *Falco S. Subbuteo* Linnaeus, 1758. Другие полувиды – в Африке (*F. S. Cuvieri*), Юго-Восточной Азии (*F. S. Severus*) и Австралии (*F. S. Longipennis*).

Охотничий сокол – *Falco Hierofalco* Cuvier, 1817. Русское название этого Б-вида – перевод с немецкого – Jagdfalken.

Кречет – *F. H. Rusticolus* Linnaeus, 1758.

Балобан – *F. H. Cherrug* J.E. Gray, 1834.

Ланнер – *F. H. Biarmicus* Temminck, 1825.

Лаггар – *F. H. Jugger* J.E. Gray, 1834.

istence of other semispecies in other regions is known or assumed, then I give a trinary (semispecies) name. For example, in Eurasia there is a semispecies – the Common Buzzard (*B. B. Buteo*), but we know of another semispecies (*B. B. Oreophilus*) from Africa. I also indicate the Goshawk as a semispecies – *Accipiter G. Gentilis*, although I cannot confidently name another semispecies of this B-species. But since hawks are widely represented in other regions, it is highly likely that other semispecies will be found there. Whenever possible, I will mention the known or suspected semispecies that are widespread outside the region under consideration, so that the volume of the B-species and the position of “our” semispecies in its composition are clearer.

3. The main part. B-species and semispecies of birds of prey of Northern Eurasia

Order Falconiformes

Lesser Kestrel – *Falco Naumanni* Fleischer, 1818.

Common Kestrel – *Falco T. Tinnunculus* Linnaeus, 1758. Other semispecies are possible in tropical regions.

Red-Footed Falcon – *Falco Vespertinus* Linnaeus, 1766.

Common Red-Footed Falcon – *Falco Vespertinus* Linnaeus, 1766.

Amur Red-Footed Falcon – *F. V. Amurensis* Radde, 1863.

Merlin – *Falco Columbarius* Linnaeus, 1758.

Eurasian Hobby – *Falco S. Subbuteo* Linnaeus, 1758. Other semispecies in Africa (*F. S. Cuvieri*), Southeast Asia (*F. S. Severus*) and Australia (*F. S. Longipennis*).

Hierofalcon – *Falco Hierofalco* Cuvier, 1817. The Russian name of this B-species is literal translation from German – Jagdfalken.

Gyr Falcon – *F. H. Rusticolus* Linnaeus, 1758.

Saker Falcon – *F. H. Cherrug* J.E. Gray, 1834.

Lanner – *F. H. Biarmicus* Temminck, 1825.

Laggar – *F. H. Jugger* J.E. Gray, 1834.

Охотничьи сокола – один из самых показательных примеров полувидов. С одной стороны, мы хорошо знаем, что контактная репродуктивная изоляция между названными полувидами невозможна. Это следует, прежде всего, из опыта многолетнего массового разведения в неволе (в том числе и моего). Пары из любой комбинации названных полувидов или любых их помесей образуются без каких-либо видимых трудностей. Вероятно так же и естественная гибридизация (скрытые гибриды) между кречетом и балобаном (*altaicus*, *progressus*), балобаном и ланнером (Пфандер, 2011). Несомненная близость соколов *Hierofalco* подтверждена и молекулярно-генетически, особенно пары кречет/балобан (Helbig *et al.*, 1994; Nittiger *et al.*, 2007). С другой стороны, отличия между этими полувидами явно выходят за рамки подвидовых.

Сапсан – *Falco Peregrinus* Tunstall, 1771. Среднеазиатский подвида (шахин) *F. P. P. babylonicus* образует переходную зону к номинативному подвиду – *F. P. P. peregrinus* на Юго-Востоке Казахстана.

Отряд Ястребообразные *Accipitriformes*.

Скопа – *Pandion Haliaetus* Linnaeus, 1758.

Осоед – *Pernis Apivorus* Linnaeus, 1758.

Европейский осоед – *P. A. Apivorus* Linnaeus, 1758.

Хохлатый осоед – *P. A. Ptilorhynchus* Temminck, 1821.

На принадлежность этих осоедов к одному B-виду указывает, прежде всего, парапатрическое расположение их ареалов, а также наличие особей с промежуточными признаками (Панов, 1989; McCarthy, 2006). «Хохлатый осоед и обыкновенный формируют зону гибридизации на Салаире и Алтае, но она узкая. Хохлатый осоед выходит в боры на равнину только вдоль Бии и на левый берег Оби в Алтайском крае и Новосибирской области не переходит, разве что в тайге Томской области, но тоже недалеко» (И.В. Карякин, личн. сообщ.).

Красный коршун – *Milvus Milvus* Linnaeus, 1758.

Чёрный коршун – *Milvus M. Migrans* Boddaert, 1783. Черноухий коршун – *M. M. M. lineatus*. Другой полувид в Африке – желтоклювый коршун *M. M. Aegyptius*.

Эти виды коршунов представляют редкий случай пограничного уровня дивергенции между полувидом и B-видом. Хотя их ареалы широко перекрываются, и мы уверенно говорим о контактной симпатрии, но, в то

The Hierofalcon is one of the most illustrative examples of semispecies. On the one hand, we know very well that contact reproductive isolation between these semispecies is impossible. This follows, first of all, from the experience of many years of mass breeding in captivity (including mine). Pairs from any combination of the named semispecies or any of their hybrids are formed without any apparent difficulties. Natural hybridization (hidden hybrids) between the Gyrfalcon and Saker Falcon (*altaicus*, *progressus*), Saker Falcon and Lanner is also likely (Pfander, 2011). The undoubted closeness of the Hierofalcon falcons is also confirmed genetically, especially the pair the Gyrfalcon / Saker Falcon (Helbig *et al.*, 1994; Nittinger *et al.*, 2007). On the other hand, the differences between these semispecies clearly go beyond the subspecies.

Peregrine Falcon – *Falco Peregrinus* Tunstall, 1771. The Central Asian subspecies (Shahin) *F. P. P. babylonicus* forms a transition zone to the nominative subspecies *F. P. P. peregrinus* in the South-East of Kazakhstan.

Order Accipitriformes.

Osprey – *Pandion Haliaetus* Linnaeus, 1758.

Honey Buzzard – *Pernis Apivorus* Linnaeus, 1758.

European Honey Buzzard – *P. A. Apivorus* Linnaeus, 1758.

Crested Honey Buzzard – *P. A. Ptilorhynchus* Temminck, 1821.

The belonging of these Honey Buzzards to the same B-species is indicated, first of all, by the parapatric arrangement of their ranges, as well as the presence of individuals with intermediate characters (Panov, 1989; McCarthy, 2006). "The Crested and the Common Honey Buzzards form a zone of hybridization in Salair and Altai, but it is narrow. The Crested Honey Buzzard goes into the woods on the plain only along the Biya-river and does not cross on the left bank of the Ob-river in the Altai Kray and the Novosibirsk Region, except in the taiga of the Tomsk Region, but also not far away" (I.V. Karyakin, pers. comm.).

Red Kite – *Milvus Milvus* Linnaeus, 1758.

Black Kite – *Milvus M. Migrans* Boddaert, 1783. Black-eared Kite – *M. M. M. lineatus*. Another semispecies in Africa is the Yellow-Billed Kite *M. M. Aegyptius*.

These species of kites represent a rare case of borderline divergence between semispecies and B-species. Although their ranges overlap widely, and we are confidently talking about contact sympatry, at the same time, cases of natural hybridization are multiplying

же время, множатся случаи естественной гибридизации даже на материке (Heneberg *et al.*, 2016). Предполагается, что от интерградации и образования скоплений гибридов их удерживает, помимо прочего, пониженная фертильность гибридных самок (правило Халдана) (Heneberg *et al.*, 2016). Но в случае каких-либо значимых изменений численного соотношения этих видов или экологических условий, равновесие может нарушиться и привести к полному смешению и образованию гибридогенной формы, как это произошло на островах Зелёного Мыса (*fasciicauda*; Ortlieb, 1980; Ferguson-Lees, Christie, 2005).

Орлан-долгохвост – *Haliaeetus Leucorhynchus* Pallas, 1771.

Голарктический орлан – *Haliaeetus Albicilla* Linnaeus, 1758.

Орлан-белохвост – *H. A. Albicilla* Linnaeus, 1758.

Белоголовый орлан – *H. A. Leucocephalus* Linnaeus, 1766. Редко, но регулярно и всё чаще залетает зимой в северо-восточную оконечность Азии (Лобков, Калинов, 2015; Лобков, Жуков, 2016; Лобков и др., 2017). Несомненная близость этих орланов, в том числе и генетическая (Wink *et al.*, 1996) позволяет предполагать, что в случае гнездования белоголового орлана в Азии он будет сразу же «поглощаться» орланом-белохвостом.

Белопечий орлан – *Haliaeetus Pelagicus* Pallas, 1811.

Кумай – *Gyps Himalayensis* Hume, 1869.

Белоголовый сип – *Gyps Fulvus* Habsitzl, 1783.

Околовидовой ранг этих сипов не ясен. Их уровень дивергенции выходит далеко за рамки подвидового. Поэтому трактовка кумая лишь как географической расы (Деметьев, 1951) видится совершенно не

even on the mainland (Heneberg *et al.*, 2016). It is assumed that, among other things, the reduced fertility of hybrid females (Haldan's rule) keeps them from intergradation and the formation of clusters of hybrids (Heneberg *et al.*, 2016). But, in the event of any significant changes in the numerical ratio of these species or environmental conditions, the balance can be disturbed and lead to complete mixing and the formation of a hybridogenic form, as happened on the Cape Verde Islands (*fasciicauda*; Ortlieb, 1980; Ferguson-Lees, Christie, 2005).

Pallas's Fish Eagle – *Haliaeetus Leucorhynchus* Pallas, 1771.

Holarctic Fish Eagle – *Haliaeetus Albicilla* Linnaeus, 1758.

White-Tailed Eagle – *H. A. Albicilla* Linnaeus, 1758.

Bald Eagle – *H. A. Leucocephalus* Linnaeus, 1766. Rarely, but regularly and more often in winter, it flies to the northeastern tip of Asia (Lobkov, Kalinov, 2015; Lobkov, Zhukov, 2016; Lobkov *et al.*, 2017). The undoubted closeness of these eagles, including the genetic one (Wink *et al.*, 1996), suggests that if the Bald Eagle nests in Asia, it will be immediately "swallowed" by the White-Tailed Eagle.

Steller's Sea Eagle – *Haliaeetus Pelagicus* Pallas, 1811.

Himalayan Vulture – *Gyps Himalayensis* Hume, 1869.

Griffon Vulture – *Gyps Fulvus* Habsitzl, 1783.

The rank of these vultures is not clear. Their level of divergence goes far beyond the subspecies. Therefore, the interpretation of the Himalayan Vulture only as a geographical race (Dementiev, 1951) seems completely unjustified. The only question that remains is whether the named forms are B-species or semispecies. The apparent absence of a hybridization zone and, accordingly, hybrids may be the result of an insignificant overlap of habitats, and within this area of cohabitation – a different biotopic attachment, which is very typical for semispecies. Himalayan Vulture is a characteristic inhabitant of the highlands, while the Griffon Vulture nests much lower (Stepanyan, 1983; Korelov, 1962). All this greatly reduces the likelihood of contact at the nesting site. Nevertheless, there are observations of joint presence in one nesting colony: a single Himalayan Vulture in a nesting colony of Griffon Vultures in the western spurs of the Dzhungarskiy Alatau was observed by M.N. Korelov (1962). The opposite picture was in the Himalayan Vulture colony (4–5 pairs) in the Kuluktau mountains (Northern Tien Shan), where in

Рис. 1. Пара сипов (*Gyps Fulvus*) с «кумаевым» перьевым «воротником» у гнездовой ниши в Чу-Илийских горах, Казахстан. 15.04.2013. Фото В.А. Федоренко.

Fig. 1. A pair of Griffon Vultures (*Gyps Fulvus*) with a "Himalayan" feather "collar" near a nesting niche in the Chu-Ili mountains, Kazakhstan. 15/04/2013. Photo by V.A. Fedorenko.

Рис. 2. Смешанная пара: самец – сип (А), самка – кумай (*Gyps Himalayensis*) (В) и их птенцы (С – от 07.05.2017; D – от 06.05.2015), Алматинский зоопарк, 2018 г. Фото В.А. Федоренко.

Fig. 2. Mixed pair: male – Griffon Vulture (A), female – Himalayan Vulture (*Gyps Himalayensis*) (B) and their nestlings (C – from 07/05/2017; D – from 06/05/2015), Almaty Zoo, 2018. Photo by V.A. Fedorenko.

оправданной. Остаётся только вопрос – являются ли названные формы Б-видами или полувидами. Видимое отсутствие зоны гибридизации и, соответственно, гибридов может быть следствием незначительного перекрытия ареалов, а внутри этой области совместного обитания – различной биотопической привязанностью, что очень характерно для полувидов. Кумай – характерный обитатель высокогорья, в то время как сип гнездится гораздо ниже (Степанян, 1983; Корелов, 1962). Всё это сильно уменьшает вероятность контакта на гнездовании. Тем не менее, есть наблюдения совместного нахождения в одной гнездовой колонии: одиночного кумая в гнездовой колонии сипов в западных отрогах Джунгарского Алатау наблюдал М.Н. Корелов (1962). Обратная картина была в колонии кумаев (4–5 пар) в горах Кулуктау (Северный Тянь-Шань), где в 2014–2018 гг. успешно гнездилась пара сипов (О. Белялов, личн. сообщ.).

На возможную гибридизацию указывают несколько фактов. Именно в крайних восточных частях ареала белоголового сипа, соприкасающихся с ареалом кумая, наблюдаются некоторые морфологические признаки последнего: «...в отношении ожерелья *G. f. fulvescens* занимает промежуточное положение между обыкновенным белоголовым сипом и кумаем, так как пуховое ожерелье у него или слабо развито, или вовсе отсутствует даже у взрослых

2014–2018 a pair of Griffon Vultures successfully nested (O. Belyalov, pers. comm.).

Several facts indicate possible hybridization. It is in the extreme eastern parts of the range of the Griffon Vulture, in contact with the range of the Himalayan Vulture, that some morphological signs of the latter are observed: “... regarding the necklace *G. f. fulvescens* occupies an intermediate position between the Griffon Vulture and the Himalayan Vulture, since its downy necklace is either poorly developed or completely absent even in adult birds” (Dementiev, 1951). As it turned out, vultures with a “Himalayan” feather “collar” are also found in the nominative subspecies, again, in the sympatry zone in the South-East of Kazakhstan (fig. 1). In the Almaty Zoo, a mixed pair has regularly hatched offspring since 2012 (fig. 2). Crossbreeds are more like Himalayan Vulture. Do Himalayan Vulture and Griffon Vulture hybridize in nature, and if so, what is the degree of hybridization – this issue requires study.

Кумай (*Gyps Himalayensis*). Фото О. Белялова.

Himalayan Vulture (*Gyps Himalayensis*).

Photo by O. Belyalov.

птиц» (Дементьев, 1951). Как оказалось, сипы с «кумаевым» перьевым «воротником» встречаются и у номинативного подвида, опять же, в зоне симпатрии на Юго-Востоке Казахстана (рис. 1). В Алматинском зоопарке смешанная пара регулярно выводит потомство с 2012 года (рис. 2). Помеси больше похожи на кумаев. Гибридизируют ли сипы и кумаи в природе, а если – да, то какова степень гибридизации – этот вопрос требует изучения.

Чёрный гриф – *Aegypius Monachus* Linnaeus, 1766.

Бородач – *Gypaetus Barbatus* Linnaeus, 1758.

Стервятник – *Neophron Percnopterus* Linnaeus, 1758.

Змеяял – *Circaetus G. Gallicus* J.F. Gmelin, 1788. Другие возможные полувида – в Африке.

Болотный лунь – *Circus A. Aeruginosus* Linnaeus, 1758. Восточный болотный лунь – *C. A. A. spilonotus*. Другие возможные полувида – в Юго-Восточной Азии.

Пегий лунь – *Circus Melanoleucos* Pennant, 1769.

Полевой лунь – *Circus Cyaneus* Linnaeus, 1766. Североамериканский подвид – *Circus C. C. hudsonius*.

Степной лунь – *Circus Macrourus* S.G. Gmelin, 1771.

Луговой лунь – *Circus Pygargus* Linnaeus, 1758.

Тювик – *Accipiter Badius* J.F. Gmelin, 1788.

Туркестанский тювик – *A. B. Badius* J.F. Gmelin, 1788.

Европейский тювик – *A. B. Brevipes* Severtzov, 1850.

Ранг тювиков неясен. Неясны и их взаимоотношения в узкой зоне контакта – в юго-восточном Закавказье, северо-западном Иране (Степанян, 1983) и на западе Казахстана (Ковшарь и др., 2006). Имеются отрывочные, не всегда надёжные сообщения о возможных гибридах (Степанян, 1983; McCarthy, 2006). Исходя прежде всего из ареалогии, предлагаю предварительно считать туркестанского и европейского тювиков полувидами.

Перепелятник – *Accipiter N. Nisus* Linnaeus, 1758.

Тетеревятник – *Accipiter G. Gentilis* Linnaeus, 1758.

Сарыч – *Buteo B. Buteo* Linnaeus, 1758. Другой возможный полувид – в Африке (*B. B. Oreophilus*). Широко распространённые подвиды – *B. B. B. buteo*, *B. B. B. vulpinus*, *B. B. B. japonicus*, *B. B. B. menetriesi*, *B.B.B. korelovii* (Коваленко, 2009).

Black Vulture – *Aegypius Monachus* Linnaeus, 1766.

Lammergeier – *Gypaetus Barbatus* Linnaeus, 1758.

Egyptian Vulture – *Neophron Percnopterus* Linnaeus, 1758.

Short-Toed Snake Eagle – *Circaetus G. Gallicus* J.F. Gmelin, 1788. Other possible semispecies in Africa.

Marsh Harrier – *Circus A. Aeruginosus* Linnaeus, 1758. Eastern Marsh Harrier – *C. A. A. spilonotus*. Other possible semispecies in Southeast Asia.

Pied Harrier – *Circus Melanoleucos* Pennant, 1769.

Hen Harrier – *Circus Cyaneus* Linnaeus, 1766. North American subspecies – *Circus C. C. hudsonius*.

Pallid Harrier – *Circus Macrourus* S.G. Gmelin, 1771.

Montagu's Harrier – *Circus Pygargus* Linnaeus, 1758.

Shikra – *Accipiter Badius* J.F. Gmelin, 1788.

Turkestan Shikra – *A. B. Badius* J.F. Gmelin, 1788.

European Shikra – *A. B. Brevipes* Severtzov, 1850.

The rank of the Shikras is not clear. Their relationship in a narrow contact zone (in the southeastern Transcaucasia, northwestern Iran (Stepanyan, 1983) and in the west of Kazakhstan (Kovshar et al., 2006) is also unclear. There are fragmentary, not always reliable reports on possible hybrids (Stepanyan, 1983; McCarthy, 2006). Proceeding, first of all, from their ranges, I propose to preliminarily consider the Turkestan and European Shikras as semispecies.

Sparrowhawk – *Accipiter N. Nisus* Linnaeus, 1758.

Goshawk – *Accipiter G. Gentilis* Linnaeus, 1758.

Common Buzzard – *Buteo B. Buteo* Linnaeus, 1758. Another possible semispecies in Africa (*B. B. Oreophilus*). Widespread subspecies – *B. B. B. buteo*, *B. B. B. vulpinus*, *B. B. B. japonicus*, *B. B. B. menetriesi*, *B.B.B. korelovii* (Kovalenko, 2009).

Perhaps the most difficult B-species. Taxonomic constructions and the status of individual forms, built on the basis of both morphological (Portenko, 1929a; 1929b; Kovalenko, 2009) and molecular (Haring et al., 1999; Kruckenhauser et al., 2004; Jowers et al., 2019) characters, often are extremely contradictory. Nevertheless, the belonging of all Eurasian Common Buzzards to one B-species is beyond doubt. The question

Пожалуй, самый сложный Б-вид. Таксономические конструкции и статус отдельных форм, выстроенные на основе как морфологических (Портенко, 1929а; 1929b; Коваленко, 2009), так и молекулярных (Haring *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Jowers *et al.*, 2019) признаков зачастую крайне противоречивы. Тем не менее, принадлежность всех евразийских сарычей к одному Б-виду не вызывает сомнений. Вопрос больше в том, каков уровень их географической изменчивости, не приближается ли он в определённых случаях к полувидовому. Так, из трёх северных подвигов номинативный *B.B.B. buteo* и восточный *B.B.B. japonicus* осёдлые либо откочёвывающие, зачастую зимующие в очень суровых условиях, в то время как «зажатый» между ними *B.B.B. vulpinus* – типичный дальний мигрант, зимующий в Южной Африке (Дементьев, 1951; Cramp, Simmons, 1980; del Hoyo *et al.*, 1994). Когда разница в миграционном поведении выражена в широтном направлении, это обусловлено суровой зимой на севере – и всё понятно. При этом северные популяции не редко перелетают «через голову» осёдлых южных и зимуют гораздо южнее последних, например, *Falco P. Peregrinus calidus*. Но в случае с сарычами столь существенная разница в миграционной стратегии обусловлена именно таксономической принадлежностью, что заставляет предполагать иные, более глубокие причины.

Другая загадка – наличие у восточных сарычей особей с частично или даже полностью оперённой цевкой. А если передняя часть цевки оперена не полностью, то голые участки покрыты не крупными, а мелкими, многоугольными щитками. О большей оперённости цевки у *B.B.B. japonicus* писал Л.А. Портенко (1929а; 1929b). Такие птицы зимуют на юго-востоке Казахстана (рис. 3, 4). Что послужило причиной подобного морфизма, насколько это явление распространено и когда оно возникло – нам неизвестно. Не исключена роль гибридизации с соседними канюками, имеющими оперённую

is more about the level of their geographic variability, whether in certain cases it approaches the semispecific level. Thus, of the three northern subspecies, the nominative *B. B. B. buteo* and eastern *B. B. B. japonicus* are sedentary or nomadic, often wintering in very harsh conditions, while “sandwiched” between them *B.B.B. vulpinus* is a typical long-distance migrant wintering in South Africa (Dementiev, 1951; Cramp, Simmons, 1980; del Hoyo *et al.*, 1994). When the difference in migratory behavior is expressed in the latitudinal direction, then this is due to the harsh winter in the north, and everything is clear. At the same time, it is not uncommon for the northern populations to fly over the head of the sedentary southern ones and winter much further south of the latter, for example, *Falco P. Peregrinus calidus*. But in the case of the Common Buzzards, such a significant difference in the migration strategy is due precisely to the taxonomic affiliation, which makes us assume other, deeper reasons.

Another mystery is the presence of individuals with a partially or even completely feathered tarsus in the Eastern Common Buzzards. And if the front part of the tarsus is not completely feathered, then the bare areas are covered not with large, but with small polygonal shields. About the greater feathering of the tarsus in *B. B. B. japonicus* was

Рис. 3. Чучело сарыча (*Buteo buteo buteo*) с частично оперённой цевкой, Алматы. 24.11.2015. Фото В.А. Федоренко.

Fig. 3. A stuffed Common Buzzard (*Buteo buteo buteo*) with a partially feathered tarsus, Almaty. 24/11/2015. Photo by V.A. Fedorenko.

Рис. 4. Сарыч с полностью оперённой цевкой, 70 км севернее г. Алматы. 01.03.2014.
Фото А.В. Коваленко.

Fig. 4. Common Buzzard with a fully feathered tarsus, 70 km north of Almaty. 03/01/2014.
Photo by A.V. Kovalenko.

цевку – зимняком (*B. Lagopus*) и мохноногим курганником (*B. Rufinus Hemilasius*), историческая или рецентная. В пользу этого говорит тот факт, что ДНК японского сарыча оказалась чрезвычайно неоднородной (Kruckenhauser *et al.*, 2004). Появились данные и о современной гибридизации этого канюка с мохноногим курганником: И.В. Карякин (личн. сообщ.) сообщает о 12 таких случаях в Хакасии и Туве.

Курганник – *Buteo Rufinus* Cretzchmar, 1829.

Обыкновенный курганник – *B. R. Rufinus* Cretzchmar, 1829.

Мохноногий курганник – *B. R. Hemilasius* Temminck et Schlegel, 1844.

В 1991 г. мы обнаружили, что обыкновенный и мохноногий курганники неограниченно гибридизируют, образуя полный ряд промежуточных форм (Pfander, Schmigalev, 2001). Поэтому эти курганники однозначно являются полувидами одного Б-вида. На этот вывод никак не могут повлиять молекулярные исследования, которые показали генетическую дистанцию «видового» уровня (Haring *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Jowers *et al.*, 2019).

Зимняк – *Buteo Lagopus* Pontoppidan, 1763. Не исключено, что зимняк может быть полувидом по отношению к мохно-

written by L.A. Portenko (1929a; 1929b). Such birds winter in the south-east of Kazakhstan (fig. 3, 4). We do not know what caused this morphism, how widespread this phenomenon is and when it arose. The role of hybridization with neighboring buzzards with a feathered tarsus – the Rough-Legged Buzzard (*B. Lagopus*) and Upland Buzzard (*B. Rufinus Hemilasius*), historical or recent, is not excluded. This is supported by the fact that the DNA of the Japanese Buzzard turned out to be extremely heterogeneous (Kruckenhauser *et al.*, 2004). Data have also appeared on the modern hybridization of this buzzard with the Upland Buzzard: I.V. Karyakin (pers. comm.) reports 12 such cases in Khakassia and Tuva.

Long-Legged Buzzard – *Buteo Rufinus* Cretzchmar, 1829.

Common Long-Legged Buzzard – *B. R. Rufinus* Cretzchmar, 1829.

Upland Buzzard – *B. R. Hemilasius* Temminck et Schlegel, 1844.

Гибрид обыкновенного (*Buteo R. Rufinus*) и мохноно-
гого (*B. R. Hemilasius*) курганников.
Фото И. Карякина.

Hybrid of Long-Legged (*Buteo R. Rufinus*) and Upland
(*B. R. Hemilasius*) Buzzards. Photo by I. Karyakin.

ногому курганнику или даже к японскому сарычу (см. выше).

Подорлик – *Aquila Clanga* Pallas, 1811.

Большой подорлик – А. С. *Clanga* Pallas, 1811.

Малый подорлик – А. С. *Pomarina* C.L. Brehm, 1831. Другой полувид – в Индии (*A. Clanga Hastata*).

Подорлики – ещё один хороший пример, иллюстрирующий сущность категории полувида. С одной стороны – глубокие различия видового уровня не только в морфологии, но и в поведении, образе жизни, зимовках и т.д., а с другой – обширная зона гибридизации с участием в размножении и гибридов различных поколений (Домбровский, 2009; McCarthy, 2006; Vali *et al.*, 2010). В Западной Украине до 50% особей не могут быть отнесены ни к одной из материнских форм (Панов, 1989). Понятно, что ни о каких «чистых» особях в таких популяциях не может быть и речи. Они не могут не быть не «втянутыми» в перекрёстное размножение, находясь в меньшинстве среди скопления гибридов и представителей другой материнской формы, а все «определяемые до вида» особи – это тоже гибриды, только с преобладанием генома одного из интергидрирующих полувида.

Степной орёл – *A. Nipalensis* Hodgson, 1833.

Орёл-могильник – *Aquila Heliaca* Savigny, 1809. Испанский подвид – А. Н. *H. adalberti*.

В последние годы участились наблюдения смешанных пар степного орла и орла-могильника. Более того, установлено и успешное размножение их гибридов (Карякин и др., 2016). Тем не менее, эти случаи остаются единичными и ни о какой зоне гибридизации (скоплении гибридов) говорить (пока) не приходится.

Беркут – *Aquila Ch. Chrysaetos* Linnaeus, 1758. Другие полувиды – в Африке (*A. Ch. Verreauxii*) и Австралии (*A. Ch. Audax*).

Орёл-карлик – *Hieraaetus P. Pennatus* J.F. Gmelin, 1788. Вероятный полувид – в Австралии (*H. P. Morphnoides*).

4. Заключение

Вид, «проблема вида», БКВ, репродуктивная изоляция, симпатрия – об этом говорится так много и часто, что, казалось бы, ничего нового уже сказать невозможно. Тем не менее, уточнение, сочетание и особое соподчинение известных понятий даёт нам качественно иной подход, иное видение и, в конечном итоге, позволило нам решить «проблему вида». Мы говорим не в общем о репродуктивной изоля-

In 1991, we found that the Common Long-Legged Buzzard and Upland Buzzards hybridize indefinitely, forming a full range of intermediate forms (Pfander, Schmigalev, 2001). Therefore, these Buzzards, unambiguously, are semispecies of one B-species. This conclusion cannot be influenced in any way by molecular studies that have shown the genetic distance of the “species” level (Haring *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 2004; Jowers *et al.*, 2019).

Rough-Legged Buzzard – *Buteo Lagopus* Pontoppidan, 1763. It is possible that the Rough-Legged Buzzard can be a semispecies in relation to the Upland Buzzard or even to the Japanese Buzzard (see above).

Spotted Eagle – *Aquila Clanga* Pallas, 1811.

Great Spotted Eagle – А. С. *Clanga* Pallas, 1811.

Lesser Spotted Eagle – А. С. *Pomarina* C.L. Brehm, 1831. Another semispecies in India (*A. Clanga Hastata*).

Spotted Eagles are another good example to illustrate the essence of the semispecies category. On the one hand, these are profound differences not only in morphology, but also in behavior, lifestyle, wintering, etc., and on the other hand, there is a vast hybridization zone, with the participation of hybrids of different generations in reproduction (Dombrovski, 2009; McCarthy, 2006; Vali *et al.*, 2010). In Western Ukraine, up to 50% of individuals cannot be attributed to any of the maternal forms (Panov, 1989). It is clear that there can be no question of any “pure” individuals in such populations. They cannot but be “involved” in cross-breeding, being in the minority among the hybrids and representatives of another maternal form, and all individuals “defined to the species” are also hybrids, only with a predominance of the genome of one of the intergrading semispecies.

Steppe Eagle – *A. Nipalensis* Hodgson, 1833.

Imperial Eagle – *Aquila Heliaca* Savigny, 1809. Spanish subspecies – А. Н. *H. adalberti*.

In recent years, observations of mixed pairs of the Steppe Eagle and the Imperial Eagle have become more frequent. Moreover, successful reproduction of their hybrids has also been established (Karyakin *et al.*, 2016). Nevertheless, these cases remain sporadic and there is no need to talk about any hybridization zone (accumulation of hybrids).

Golden Eagle – *Aquila Ch. Chrysaetos* Linnaeus, 1758. Other semispecies in Africa (*A. Ch. Verreauxii*) and Australia (*A. Ch. Audax*).

Booted Eagle – *Hieraaetus P. Pennatus* J.F. Gmelin, 1788. Probable semispecies in Australia (*H. P. Morphnoides*).

ции, а только о контактной репродуктивной изоляции и о её степени, определяя эту степень по способности к контактной симпатрии. Мы говорим о потенциальной способности к симпатрии, подчеркивая, что она определяется генетически, т.е. знаменует собой определённый уровень дивергенции. Мы уточнили критерии БКВ, и это сделало её дееспособной.

Исследуя «проблему вида», мы поняли, что «простого вида» нет. Это «развязало» нам руки и открыло возможность свободно создать биологически значимую категорию, соответствующую БКВ, Б-вид, что, в свою очередь, позволило реформировать околотовидовую систему номенклатуры, в результате чего она тоже стала дееспособной.

Уже предварительная, относительно поверхностная оценка уровня дивергенции в новой системе показала, что статус многих ранее спорных форм становится совершенно ясным (охотничьи сокола, шахин, осоеды, чёрный коршун, голарктический орлан, курганники, подорлики), и здесь, подчеркиваю, – в рамках биологической системы не может быть двух мнений. В других случаях (тювики, сипы, сарычи) нам необходимы дополнительные исследования.

Только теперь, имея новую тетранарную систему, появилась возможность развивать перспективную идею – найти эмпирические критерии Б-вида, взяв за основу симпатричные Б-виды, для того, чтобы затем применить их к аллопатричным формам (Tobias *et al.*, 2010). Поскольку в биологической системе Б-вид имеет объективные и очень жёсткие границы, то впервые появился смысл обсуждать правильность определения ранга того или иного околотовидового таксона (в тринарной системе, как мы уже знаем, такого смысла нет). Это делает новую систему чрезвычайно устойчивой и стабильной, не зависящей от тенденций и мод. Здесь не может быть «дробительства» или «объединительства». Теперь мы выровняли все формы по единому показателю – Б-видовому уровню соответствуют не только монотипические («хорошие»), но и политипические по полувидам Б-виды. Например, голарктический орлан – *Haliaeetus Holarcticus* (*H. H. Albicilla* + *H. H. Leucocephalus*) – теперь стоит на одной ступеньке с белоплечим орланом (*H. Pelagicus*) и другими Б-видами. Теперь все виды стали «хорошими», а все не «хорошие» перешли в разряд полувида. Теперь такие термины, как «межвидовая гибри-

4. Conclusion

Species, the “species problem”, BSC, reproductive isolation, sympatry – this is talked about so much and so often that it would seem that nothing new can be said. Nevertheless, the clarification, combination and special subordination of known notions gives us a qualitatively different approach, a different vision and, ultimately, allowed us to solve the “species problem”. We are not talking about reproductive isolation in general, but only about contact reproductive isolation and its degree, determining this degree by the ability to contact sympatry. We are talking about the potential capacity for sympatry, emphasizing that it is determined genetically, i.e. marks a certain level of divergence. We clarified the criteria for the BSC and this made it capable.

Investigating the “species problem”, we realized that there is no “just species”. This “untied” our hands and opened up the possibility of freely creating a biologically significant category corresponding to the BSC – B-species, which, in turn, made it possible to reform the nomenclature system, as a result of which it also became capable.

Already a preliminary, relatively superficial assessment of the level of divergence in the new system showed that the status of many previously controversial forms becomes completely clear (Hiero-falcon, Shahin, Honey Buzzard, Black Kite, Holarctic Fish Eagle, Long-Legged and Upland Buzzards, Spotted Eagles) and here, I emphasize, within the framework of biological system, there can be no two opinions. In other cases (Shikras, Griffons, Common Buzzard), we need additional research.

Only now, having a new tetranary system, has it become possible to develop a promising idea – to find empirical criteria for a B-species, taking as a basis the sympatric B-species in order then to apply them to allopatric forms (Tobias *et al.*, 2010). Since the B-species has objective and very rigid boundaries in the biological system, it makes sense for the first time to discuss the correctness of determining the rank of one or another near-species taxon (in the trinary system, as we already know, there is no such meaning). This makes the new system extremely robust and stable, independent of trends and fashions. There can be no “splitting” or “unification” here. Now we have aligned all forms according to a single indicator, now the B-species level corresponds not only to monotypic (“good”), but also to polytypic B-species in terms of semi-species. For example, the Holarctic Fish Eagle (*Haliaeetus Holarcticus*: *H. H. Albicilla* + *H. H. Leucocephalus*) now stands on the same

Большой подорлик. Алтайский край.
 Фото О. и Н. Андрееновых.
 Greater Spotted Eagle. Altai Kray.
 Photo by O. Andreyenkov and N. Andreyenkova.

зация», «видообразование» или «видовой состав» имеют конкретное значение, и мы можем это обсуждать и изучать.

Трудно возразить против того, что написание малого подорлика – *Aquila Clanga Pomarina* лучше, чем бывшее – *Aquila pomarina*. Почему? Потому что в тринарной номенклатуре не отражены взаимоотношения между теми или иными орлами. Посмотрим на этот список видов: *A. clanga*, *A. pomarina*, *A. heliaca*, *A. adalberti*, *A. nipalensis*, *A. chrysaetos*. Все они стоят в одном ряду, все они виды и номинально имеют один и тот же уровень дивергенции, что, конечно же, никоим образом не соответствует их реальным отношениям. Где в этом списке указано, что отношения между малым и большим подорликом иные, чем между подорликами и, скажем, беркутом? Как из этого списка понять, что испанский орёл-могильник (*adalberti*) – это лишь географическая форма орла-могильника, а беркут и степной орёл – это только часть соответствующего Б-вида, что они имеют близких родственников в других регионах?

А вот те же таксоны в биологической, тетранарной системе: *Aquila C. Clanga*, *A. C. Pomarina*, *A. H. H. heliaca*, *A. H. H. adalberti*, *A. Nipalensis*, *A. Ch. Chrysaetos*. Здесь уровень дивергенции таксонов, особенности их взаимоотношений просто и понятно записаны в виде соответствующей категории: *Pomarina* в названии таксона стоит в третьей позиции, что означает полувид и принадлежность к тому же Б-виду, что и другие подорлики (*A. C. Clanga*, *A. C. Hastata*) – к Б-виду *A. Clanga*. Это, в свою очередь, означает интерградацию и невозможность симпатрии в случае их контакта, что мы и имеем в действительности. Название испанского орла-могильника – *adalberti* – находится на последней, четвёртой позиции – *A. H. H. adalberti*, что соответствует наименьшей узнаваемой единице систематики – подвиду. Это, в свою очередь, означает, что этот таксон отличается лишь размерами и деталями окраски. Не менее показательна разница в точности написания ранга таксона и у соколов. Вот безликий список видов в три-

step as the Steller's Sea Eagle (*H. Pelagicus*) and other B-species. Now all species have become "good", and all "non-good" ones have become semispecies. Now terms such as "interspecific hybridization", "speciation" or "list of species" have a concrete meaning and we can discuss and study it.

It is difficult to argue that the spelling of the Lesser Spotted Eagle – *Aquila Clanga Pomarina* is better than the former – *Aquila pomarina*. Why? Because trinary nomenclature does not reflect the relationship between these or those eagles. Let's look at this list of species: *A. clanga*, *A. pomarina*, *A. heliaca*, *A. adalberti*, *A. nipalensis*, *A. chrysaetos*. They all stand in the same row, all of them are species and nominally have the same level of divergence, which, of course, in no way corresponds to their real relationship. Where in this list is it indicated that the relationship between Lesser and Greater Spotted Eagles is different than between Spotted Eagles and, let's say, Golden Eagles? How to understand from this list that the Spanish Imperial Eagle (*adalberti*) is only a geographic form of an Imperial Eagle, and the Golden Eagle and Steppe Eagle are only a part of the corresponding B-species, that they have close relatives in other regions?

And here are the same taxa in the biological, tetranary system: *Aquila C. Clanga*, *A. C. Pomarina*, *A. H. H. heliaca*, *A. H. H. adalberti*, *A. Nipalensis*, *A. Ch. Chrysaetos*. Here the level of divergence of taxa, the features of their relationships are simply and clearly written in the form of the corresponding category: *Pomarina* in the name of the taxon is in the third position, which means a semispecies and belonging to the same B-species as other Spotted Eagles (*A. C. Clanga*, *A. C. Hastata*) – to B-species *A. Clanga*. This, in turn, means intergradation and the impossibility of sympatry in case of their contact, which we actually have. The name of the Spanish Imperial Eagle – *adalberti* – is in the last, fourth position –

нарной системе: *Falco naumanni*, *F. cherrug*, *F. rusticolus*, *F. peregrinus*, *F. pelegrioides*, *F. vespertinus*, *F. amurensis*. И они же – в биологической: *F. Naumanni*, *F. Hierofalco Cherrug*, *F. H. Rusticolus*, *F. Peregrinus*, *F. P. Peregrinus babilonicus*, *F. V. Vespertinus*, *F. V. Amurensis*.

Наглядным примером того, что околотовидовая номенклатура – это не простая формальность, а образ мышления, влияющий на наше восприятие и понимание происходящего, является ситуация с курганниками – обыкновенным (*Buteo R. Rufinus*) и мохноногим (*B. R. Hemilasius*) в Казахстане. В последнее время сложилось мнение, что мохноногий курганник активно расширяет свой ареал на юго-запад (Gavrilov, Gavrilov, 2005; Карякин и др., 2004; Карякин, 2008; Берёзовиков, Левин, 2014; Рябицев и др., 2014; Ковшарь, 2019; Гармс, 2020) на территории, занятые обыкновенным курганником. Это ложное представление могло возникнуть только под влиянием тринарной системы, где названные полувида записаны как «полные» виды (*B. rufinus* и *B. hemilasius*). Видовые названия позволяют, подталкивают и даже обязывают исследователей рассматривать названные формы независимо друг от друга. В действительности же обе формы представляют собой лишь географическую изменчивость одного и того же Б-вида (*B. Rufinus*, см. выше), что по определению исключает симпатрию (Б-вид не может расселиться на территорию, где он уже есть), а все случаи гнездования якобы мохноногого курганника относятся либо к гибридам, либо к неправильно определённым в поле тёмным обыкновенным курганникам (Пфандер, Федоренко, в печати).

Эта искажённая картина бы не возникла, если бы орнитологи пользовались биологической системой, поскольку в ней учтена и отражена основная особенность Б-вида – все таксоны, имеющие одинаковое Б-видовое название (вторая позиция), распространены относительно друг друга исключительно алло- либо парапатрично, а таксоны, имеющие различные названия в этой позиции, могут обитать симпатрично и участвовать в одной экосистеме.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность В.А. Федоренко, О.В. Белялову, И.В. Карякину, К.Е. Михайлову и Э.Г. Николенко за советы, ценные замечания и помощь в подготовке данной работы.

A. H. H. adalberti, which corresponds to the smallest recognizable unit of taxonomy – subspecies. This, in turn, means that this taxon differs only in size and color details. The difference in the accuracy of spelling the rank of the taxon with falcons is no less significant. Here is a faceless list of species in the trinary system: *Falco naumanni*, *F. cherrug*, *F. rusticolus*, *F. peregrinus*, *F. pelegrioides*, *F. vespertinus*, *F. amurensis*. And the same list in biological system: *F. Naumanni*, *F. Hierofalco Cherrug*, *F. H. Rusticolus*, *F. Peregrinus*, *F. P. Peregrinus babilonicus*, *F. V. Vespertinus*, *F. V. Amurensis*.

A clear example of the fact that near-species nomenclature is not just a formality, but a way of thinking that influences our perception and understanding of what is happening is the situation with Long-Legged (*Buteo R. Rufinus*) and Upland (*B. R. Hemilasius*) Buzzards in Kazakhstan. Recently, it was believed that the Upland Buzzard is actively expanding its range to the southwest (Gavrilov, Gavrilov, 2005; Karyakin et al., 2004; Karyakin, 2008; Berezovikov, Levin, 2014; Ryabitsev et al., 2014; Kovshar, 2019; Garms, 2020) in the territory occupied by the Long-Legged Buzzard. This misconception could only have arisen under the influence of the trinary system, where the named semispecies are written as “full” species (*B. rufinus* and *B. hemilasius*). Specific names allow, encourage, and even oblige researchers to consider the named forms independently of each other. In reality, both forms represent only the geographical variability of the same B-species (*B. Rufinus*, see above), which, by definition, excludes sympatry (the B-species cannot settle into the territory where it already exists), and all cases of nesting of the supposedly Upland Buzzard belong either to hybrids or to dark Long-Legged Buzzards that were incorrectly identified in the field (Pfander, Fedorenko, in press).

This distorted picture would not have arisen if ornithologists used the biological system, since it takes into account and reflects the main feature of the B-species – all taxa with the same B-species name (second position) are distributed relative to each other exclusively allo- or parapatrically, and taxa with different names in this position can live sympatrically and participate in the same ecosystem.

Acknowledgments

The author expresses his sincere gratitude to V.A. Fedorenko, O.V. Belyalov, I.V. Karyakin, K.E. Mikhailov, and E.G. Nikolenko for advice, valuable comments and help in preparing this work.

Литература

- Березовиков Н.Н., Левин А.С. Экспансия мохноногого курганника *Buteo hemilasius* на востоке и юго-востоке Казахстана. – Материалы IV конференции по хищным птицам Северной Евразии. Пенза, 2003. С. 149–151. [Berezovikov N.N., Levin A.S. Upland Buzzard expansion in Eastern and South-Eastern Kazakhstan. – Materials of 4th Conference on Birds of Prey and Owls of Northern Eurasia. Penza, 2003: 149–151. (in Russian).] URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/22457> Дата обращения: 01.10.2020.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. Гибридизация, видообразование и систематика животных. – Труды Зоологического института РАН. 2013. Приложение 2. С. 83–139. [Borkin L.J., Litvinchuk S.N. Animal hybridization, speciation and systematics. – Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2013. Suppl. 2: 83–139. (in Russian).] URL: https://www.zin.ru/Journals/trudy-zin/doc/vol_317_s1/TZ_317_1_Supplement_Borkin.pdf Дата обращения: 01.10.2020.
- Гармс О.Я. Мохноногий курганник *Buteo hemilasius* (фаунистический обзор в пределах Алтая). – Русский орнитологический журнал. 2020. Том 29, Экспресс-выпуск 1925: 2259–2272. [Garms O.Ya. Upland Buzzard *Buteo hemilasius* (faunal survey within Altai). – Russian Ornithological Journal. 2020. 29(1925): 2259–2272.] URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/mohnonogiy-kurgannik-buteo-hemilasius-faunisticheskiy-obzor-v-predelakh-altaya/viewer> Дата обращения: 01.10.2020.
- Дементьев Г.П. Отряд хищные птицы: Accipitres или Falconiformes. – Птицы Советского Союза. Т. 1. М.: Сов. Наука, 1951. С. 70–341. [Dementiev G.P. Birds of prey: Accipitres or Falconiformes. – Birds of the Soviet Union. Vol. 1. Moscow, 1951: 70–341. (in Russian).] URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/14389> Дата обращения: 01.10.2020.
- Дементьев Г.П., Шагдасурен А. О монгольских балобанах и о таксономическом положении алтайского кречета. – Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 1963. Т. 9. С. 3–37. [Dementiev G.P., Shagdasuren A. About the Mongolian Saker Falcons and the taxonomic position of the Altai Gyrfalcon. – Archives of the Zoological Museum of Moscow State University. 1963. 9: 3–37. (in Russian).]
- Домбровский В.С. О видовой идентификации малого, большого подорликов и их гибридов в полевых условиях. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. № 15. С. 97–110. [Dombrovski V.C. About Species Identification of Lesser and Greater Spotted Eagles and their Hybrids in the Field Conditions. – Raptors Conservation. 2009. 15: 97–110.] URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/21073> Дата обращения: 01.10.2020.
- Карякин И.В. Учимся различать курганников. – Сибирский экологический центр. 2008. [Karyakin I.V. Learning to differentiate Buzzards. – Siberian Environmental Center. 2008. (in Russian).] URL: http://sibecocentre.ru/Buteo_ruf_hem1.htm Дата обращения: 01.10.2020.
- Карякин И.В., Коваленко А.В., Зиневич Л.С. Первый случай успешного выведения потомства смешанной парой степного орла и орла-могильника в Западном Казахстане и регистрации вероятных гибридов между степным орлом и орлом-могильником в России и Казахстане. – Пернатые хищники и их охрана. 2016. № 32. С. 118–125. [Karyakin I.V., Kovalenko A.V., Zinevich L.S. The First Record of Case of the Imperial Eagle and the Steppe Eagle Successful Breeding in the Mixed Pair in Western Kazakhstan and Records of Probable Hybrids of These Species in Russia and Kazakhstan. – Raptors Conservation. 2016. 32: 118–125.] DOI: 10.19074/1814-8654-2016-32-118-125 URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/26955> Дата обращения: 01.10.2020.
- Карякин И.В., Новикова Л.М., Паженков А.С. Результаты российской экспедиции на западе Казахстана в 2003 г. – Казахстанский орнитологический бюллетень 2003. Алматы: «Tethys», 2004. С. 24–27. [Karyakin I.V., Novikova L.M., Pajenkov A.S. The results of the Russian expedition in the west of Kazakhstan in 2003 – Kazakh Ornithological Bulletin 2003. Almaty: “Tethys”, 2004: 24–27.] URL: https://issuu.com/dd_nn/docs/kob2003 Дата обращения: 01.10.2020.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР. Списки видов. – Зоологические исследования. 2014. № 14. С. 1–171. [Koblik E.A., Arkhipov V.Yu. Avifauna of the States of Northern Eurasia (former USSR): Checklists. – Zoologicheskie Issledovania. 2014. 14: 1–171. (in Russian).] URL: http://zmmu.msu.ru/files/books/Zools_KoblikArkhipov.pdf Дата обращения: 01.10.2020.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Волков С.В., Мосалов А.А. Понятие «вид» у птиц: теория и практика. – Зоологический журнал. 2019. Том 98, № 12. С. 1373–1391. [Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Volkov S.V., Mosalov A.A. The bird species concept: theory and practice. – Zoological Journal. 2019. 98(12): 1373–1391. (in Russian).] DOI: 10.1134/S0044513419120080 URL: <https://www.researchgate.net/publication/337759451> Дата обращения: 01.10.2020.
- Коваленко А.В. О таксономической самостоятельности темно-бурой морфы обыкновенного канюка с востока Казахстана. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. № 15. С. 137–139. [Kovalenko A.V. On Taxonomic Status of the Dark Morph of the Common Buzzard from Eastern Kazakhstan. – Raptors Conservation. 2009. 15: 137–139.] URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/21106> Дата обращения: 01.10.2020.
- Ковшарь А.Ф. Птицы Тянь-Шаня. Т. 1. Неворобьиные. Алматы, 2019. 576 с. [Kovshar A.F. Birds of the Tien Shan. Vol. 1. Non-passerine. Almaty, 2019: 1–576. (in Russian).]
- Ковшарь А.Ф., Давыгора А.В., Карпов Ф.Ф. Орнитологические наблюдения в Урало-Эмбинском междуречье (Темир, Сагиз, Уил, Б. Хобда) в июне 2006 г. – Selevinia, 2006. С. 63–81. [Kovshar A.F., Davygora A.V., Karpov F.F. Ornithological observations in the Ural-Emba interfluvium (Temir, Sagiz, Uil, B. Khobda) in June 2006. – Selevinia, 2006: 63–81. (in Russian).]
- Корелов М.Н. Отряд Хищные птицы. – Птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. С. 488–707. [Korelov M.N. Birds of prey. – Birds of Kazakhstan. Alma-Ata, 1962: 488–707. (in Russian).]
- Крюков А.П. Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке. – Проблемы эволюции. Т. 5. / Ред. Л.В. Якимеко, А.П. Крюков. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 31–39. [Kryukov A.P. Modern concepts of species and the role of Russian biologists in their development. – Problems of Evolution. Vol. 5. / Eds. L.V. Yakimenko, A.P. Kryukov. Vladivostok, 2003: 31–39.]
- Лобков Е.Г., Жуков М.И. Статус белоголового орлана (*Haliaeetus leucocephalus*) на Камчатке: залётный и эпизодически зимующий вид. – Орнитология. 2016. Т. 40. С. 137–139. [Lobkov E.G., Zhukov M.I. Status of the Bald Eagle *Haliaeetus leucocephalus* on Kamchatka: casual vagrant and wintering species. – Ornithology. 2016. 40: 137–139. (in Russian).] URL: <http://>

zmmu.msu.ru/ornithology/Vol%2040/137-139%20Lobkov.pdf
Дата обращения: 01.10.2020.

Лобков Е. Г., Калинов А. Н. Новый залёт белоголового орлана *Haliaeetus leucocephalus* на Камчатку: результаты экспертизы фотографии и некоторые аспекты анализа истории залетов этого вида в Азию. – Русский орнитологический журнал. 2015. Том 24, экспресс-вып. 1145. С. 1795–1798. [Lobkov E.G., Kalinov A.N. New vagrant of the Bald Eagle *Haliaeetus leucocephalus* in Kamchatka: results of photographic examination and some aspects of the analysis of the history of records of this species to Asia. – Russian Ornithological Journal. 2015. 24(1145): 1795–1798. (in Russian).] URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/novyy-zalyot-belogolovogo-orlana-haliaeetus-leucocephalus-na-kamchatku-rezultaty-ekspertizy-fotografii-nekotorye-aspekty-analiza/> Дата обращения: 01.10.2020.

Лобков Е.Г., Лакомов С.П., Маршук С.П. Залёт молодого белоголового орлана *Haliaeetus leucocephalus* в гнездовом наряде на остров Парамушир (северные Курильские острова). – Русский орнитологический журнал. 2017. Том 26, экспресс-вып. 1450. С. 2149–2154. [Lobkov E.G., Lakomov S.P., Marshuk S.P. The vagrant of a young Bald Eagle *Haliaeetus leucocephalus* in nesting plumage on Paramushir Island (Northern Kuril Islands). – Russian Ornithological Journal. 2017. 26(1450): 2149–2154. (in Russian).] URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/zalyot-molodogo-belogolovogo-orlana-haliaeetus-leucocephalus-v-gnezdovom-naryade-na-ostrov-paramushir-severnye-kurilskie-ostrova/> Дата обращения: 01.10.2020.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с. [Mayr E. Animal Species and Evolution. Moscow, 1968: 1–597. (in Russian).]

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. [Mayr E. Populations, Species, and Evolution. Moscow, 1974: 1–460. (in Russian).]

Мензбир М.А. Фауна России. Птицы. Том VI. Выпуск 1. Falconiformes. Петроград: Типография Императорской Академии Наук, 1916. 378 с. [Menzbir M.A. Fauna of Russia. Birds. Volume VI. Issue 1. Falconiformes. Petrograd, 1916: 1–378. (in Russian).] URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/52365> Дата обращения: 01.10.2020.

Мина М.В. Эволюция концепции вида от Дарвина до наших дней: прогресс или блуждание? – Чарльз Дарвин и современная биология. Труды Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). СПб., 2010. С. 228–235. [Mina M.V. Evolution of Species Concept from Darwin to Our Days: Progress or Wandering? – Charles Darwin and Modern Biology. Proceedings of the International Academic Conference (21–23 September, 2009, St. Petersburg). St. Petersburg, 2010: 228–235. (in Russian).] URL: https://www.rfbr.ru/rffi/ru/books/o_1780533 Дата обращения: 01.10.2020.

Михайлов К.Е. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц. – Орнитология. 2003. Том 30. С. 9–24. [Mikhailov K.E. Typological understanding of «biological species» and approaches to stabilization of the near-species taxonomy in birds. – Ornithology. 30: 9–24. (in Russian).] URL: <https://old.evolbiol.ru/mihailov.htm> Дата обращения: 01.10.2020.

Михайлов К.Е. Морфогенез и экогенез в эволюции птиц: их не тождественность и её последствия. – XIV Междуна-

родная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы, 2015. С. 181–204. [Mikhailov K.E. Non-congruence of morphogenesis and ecogenesis in the evolution of birds and its consequences. – XIV International Ornithological Conference of Northern Eurasia. II. Oral presentations. Almaty, 2015: 181–204. (in Russian).] URL: <https://www.researchgate.net/publication/282858824> Дата обращения: 01.10.2020.

Михайлов К.Е. Сложность дивергенции и структура вида у птиц. – Труды Мензбировского орнитологического общества. Том. 3. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. С. 40–67. [Mikhailov K.E. Dimensions of divergence and species concept in birds. – Archives of the Menzbier Ornithological Society. Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press, 2017: 40–67. (in Russian).] URL: http://zmmu.msu.ru/menzbir/publ/trudy_moo_3_volume.pdf Дата обращения: 01.10.2020.

Михайлов К.М. Возможные полувида воробьиных птиц Passeriformes в фауне Северной Евразии и использование «правил неубедительности» в принятии решений по выделению полных видов. – Русский орнитологический журнал. 2019. Том 28, экспресс-вып. 1770. С. 2213–2226. [Mikhailov K.E. Potential half-species of Passeriformes in the fauna of Northern Eurasia and the use of “unconvincing rules” in making decisions for identification of full-species. – Russian Ornithological Journal. 2019. 28(1770): 2213–2226. (in Russian).] URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/vozmozhnye-poluidy-vorobinyh-ptits-passeriformes-v-faune-severnoy-evrazii-i-ispolzovanie-pravil-neubeditelnosti-v-prinyatii-resheniy-po> Дата обращения: 01.10.2020.

Назаренко А.А. Возможна ли единая концепция вида в зоологии? Некоторые следствия для эволюционной биологии на примере «проблемы вида» в орнитологии. – Проблемы эволюции. Т. 5. / Ред. Л.В. Якимеко, А.П. Крюков. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 40–44. [Nazarenko A.A. Is it possible to devise the unified concept of species in zoology? Some implications for evolutionary biology using problem of species in ornithology as a case study. – Problems of Evolution. Vol. V. / L.V. Yakimenko, A.P. Kryukov (Eds.). Vladivostok, 2003: 40–44.]

Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М. Наука, 1989. 512 с. [Panov E.N. Hybridization and ethological isolation in birds. Moscow, 1989: 1–512. (in Russian).] URL: <https://panov-ethology.ru/images/djvu/gibridizacia.djvu> Дата обращения: 01.10.2020.

Панов Е.Н. Границы вида и гибридизация у птиц. – Гибридизация и проблема вида у позвоночных. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 1993. Т. 30. С. 53–96. [Panov E.N. Species boundaries and hybridization in birds. – Hybridization and species problem in vertebrates. Archives of the Zoological Museum of Moscow State University. 1993. 30: 53–96. (in Russian).] URL: <https://panov-ethology.ru/images/pdf/trudy.pdf#page=166> Дата обращения: 01.10.2020.

Портенко Л. О таксономическом значении форм палеарктических канюков. Часть первая. [Über den taxonomischen Wert der Formen der paläarktischen Bussarde. Erster Teil] – Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение физико-математических наук. 1929 а. Вып. 7. С. 623–652. (на Немецком) [Portenko L. On the taxonomic significance of the forms of the Palearctic buzzards. Part one. – Bulletin of the USSR Academy of Sciences. VII series. Department of Physical and Mathematical Sciences. 1929 а. 7: 623–652. (in German).]

URL: <http://www.mathnet.ru/links/d9c71dfe4210fb89769a-5156f471a876/im5377.pdf> Дата обращения: 01.10.2020.

Портенко Л. О таксономическом значении форм палеарктических канюков. Часть вторая. [Über den taxonomischen Wert der Formen der paläarktischen Bussarde. Zweiter Teil] – Известия Академии наук СССР. VII серия. Отделение физико-математических наук. 1929 б. Вып. 8. С. 707–716. (на Немецком) [Portenko L. On the taxonomic significance of the forms of the Palaearctic buzzards. Part one. – Bulletin of the USSR Academy of Sciences. VII series. Department of Physical and Mathematical Sciences. 1929 b. 8: 707–716. (in German).] URL: <http://www.mathnet.ru/links/2355ccd8b3155c25a9f8a37cea653528/im5382.pdf> Дата обращения: 01.10.2020.

Пфандер П.В. Полуви́ды и нераспознанные, скрытые гибриды (на примере хищных птиц). – Пернатые хищники и их охрана. 2011. № 23. С. 74–105. [Pfander P.V. Semispecies and Unidentified Hidden Hybrids (for Example of Birds of Prey). – Raptors Conservation. 2011. 23: 74–105.] URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/9892> Дата обращения: 01.10.2020.

Пфандер П.В. Трагедия околотовидовой систематики. – Русский орнитологический журнал. 2018. Том 27, экспресс-вып. 1558. С. 301–335. [Pfander P.V. The tragedy of around-species taxonomy. – Russian Ornithological Journal. 2018. 27(1558): 301–335. (in Russian).] URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/tragediya-okolovidovoy-sistematiki> Дата обращения: 01.10.2020.

Пфеффер Р.Г. Роль гибридизации в становлении форм крупных соколов комплекса Hierofalco. – Пернатые хищники и их охрана. 2012. № 24. С. 148–164. [Pfeffer R.G. Experience in Use of Bird Protection Devices on Power Lines in Central Ciscaucasia, Russia. – Raptors Conservation. 2012. 24: 148–164.] URL: <http://rrrcn.ru/ru/archives/12352> Дата обращения: 01.10.2020.

Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии. – XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы, 2015. С. 104–138. [Red'kin Ya.A., Arkhipov V.Yu., Volkov S.V., Mosalov A.A., Koblik E.A. Species or non species? Controversial taxonomic treatments of birds of Northern Eurasia – XIV International Ornithological Conference of Northern Eurasia. II. Oral presentations. Almaty, 2015: 104–138. (in Russian).] DOI: 10.13140/RG.2.1.3033.4167 URL: <https://www.researchgate.net/publication/283151824> Дата обращения: 01.10.2020.

Рубцов А.С. Репродуктивная изоляция и понятие вида у птиц. – Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 7. С. 816–831. [Rubtsov A.S. Reproductive Isolation and a Notion of Species in Birds. – Zoological Journal. 2015. 94(7): 816–831. (in Russian).] DOI: 10.7868/S0044513415070090 URL: <https://www.researchgate.net/publication/299027154> Дата обращения: 01.10.2020.

Рябицев В.К., Ковшарь А.Ф., Ковшарь В.А., Березовиков Н.Н. Полевой определитель птиц Казахстана. Алматы, 2014. 512 с. [Ryabitsev V.K., Kovshar A.F., Kovshar V.A., Berezovikov N.N. Field guide to birds of Kazakhstan. Almaty, 2014: 1–512. (in Russian).]

Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М., 1983. 296 с. [Stepanyan L.S. Superspecies and sibling species in the avifauna of the USSR. Moscow, 1983: 1–296. (In Russian).]

Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая. Т. 1. М.; Л.: АН СССР, 1938. 316 с. [Sushkin P.P. Birds of the Soviet Altai. Vol. 1. Moscow, Leningrad, 1938: 1–316. (in Russian).]

Alström P., Mild K. Pipits and Wagtails of Europe, Asia and North America. London, 2003: 1–496.

Amadon D. The superspecies concept. – Systematic Zoology. 1966. 15(3): 245–249. DOI: 10.2307/2411398

Amadon D. Further remarks on the superspecies concept. – Systematic Biology. 1968. 17(3): 345–346. DOI: 10.1093/sysbio/17.3.345a

Baumgart W. Der Sakerfalke. Second edition. Wittenberg Lutherstadt, 1991: 1–159.

Burma B.H. Reality, existence, and classification: A discussion of the species problem. – Madroño. 1954. 12(7): 193–209. URL: <https://www.jstor.org/stable/41422819> Дата обращения: 01.10.2020.

Coyne J.A., Orr H.A. Speciation. Sunderland, USA: Sinauer Associates, Inc., 2004. 1–545.

Cracraft J. Species concepts and speciation analysis. – Current Ornithology. Vol. 1 / Ed. R.F. Johnston. New York, USA: Springer, 1983: 159–187. DOI: 10.1007/978-1-4615-6781-3_6

Cramp S., Simmons K. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 2. Hawks to Bustards. Oxford, UK: Oxford Univ. Press, 1980. 1–694.

Ferguson-Lees J., Christie D. Raptors of the World. London, 2005: 1–320.

Gavrilov E.I., Gavrilov A.E. The birds of Kazakhstan. Vol. 2. Almaty: Tethys Ornithological Research, 2005: 1–222.

Gloger C. Das Abändern der Vogel durch Einfluss des Klimas. Breslau: August Schulz & Co, 1833: 1–158. DOI: 10.5962/bhl.title.50395 URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/bibliography/50395> Дата обращения: 01.10.2020.

Gregg J.R. Taxonomy, language and reality. – The American Naturalist. 1950. 84(819): 419–435. DOI: 10.1086/281639

Haffer J. Superspecies and species limits in Vertebrates. – Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 1986. 24(3): 169–190. DOI: 10.1111/j.1439-0469.1986.tb00626.x

Haring E., Riesing J., Pinsker W., Gamauf A. Evolution of a pseudo-control region in the mitochondrial genome of Palearctic buzzards (genus *Buteo*). – Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 1999. 37(4): 185–194. DOI: 10.1111/j.1439-0469.1999.tb00982.x URL: https://www.nhm-wien.ac.at/jart/prj3/nhm/data/uploads/mitarbeiter_dokumente/gamauf/haring_et_al_1999.pdf Дата обращения: 01.10.2020.

Hartert E. Ueber die Bedeutung der Kleinschmidtsehen Formenkreise. – Journal of Ornithology. 1901. 49(2): 210–220. DOI: 10.1007/BF02207062. (in German.)

Helbig A.J. Was ist eine Vogel-“Art”? – Ein Beitrag zur aktuellen Diskussion um Artkonzepte in der Ornithologie – Teil I. – Limicola. 2000 a. 14: 57–79. (in German.)

Helbig A.J. Was ist eine Vogel-“Art”? Teil II: Was können DNA-Untersuchungen zur Arttaxonomie beitragen? – Limicola. 2000 b. 14: 172–184. (in German.)

Helbig A.J. Was ist eine Vogel-“Art”? Teil III: Stammesgeschichtliche Aspekte? – Limicola. 2000 c. 14: 220–247.

Helbig A.J., Knox A.G., Parkin D.T., Sangster G., Collinson M. Guidelines for assigning species rank. – Ibis. 2002. 144(3): 518–525. DOI: 10.1046/j.1474-919X.2002.00091.x URL: <https://www.researchgate.net/publication/227704827> Дата обращения: 01.10.2020.

Helbig A.J., Seibold I., Bednarek W., Gaucher P., Ristow D., Scharlau W., Schmidl D., Wink M. Phylogenetic relationships

among Falcon species (genus *Falco*) according to DNA sequence variation of the cytochrome b gene. – *Raptor Conservation Today* / B.-U. Meyburg, R.D. Chancellor (Eds.). WWGBP & The Pica Press, 1994: 593–599. URL: <https://www.uni-heidelberg.de/institute/fak14/ipmb/phazb/pubwink/1994/4.%201994.pdf> Дата обращения: 01.10.2020.

Heneberg P., Dolinay M., Matusik H., Pfeiffer T., Nachtigall W., Bizos J., Simcikova D., Literak I. Conservation of the Red Kite *Milvus milvus* (Aves: Accipitriformes) Is Not Affected by the Establishment of a Broad Hybrid Zone with the Black Kite *Milvus migrans migrans* in Central Europe. – *Plos One*. 2016. 11(7): e0159202. DOI: 10.1371/journal.pone.0159202 URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0159202> Дата обращения: 01.10.2020.

Hey J. The mind of the species problem. – *Trends in Ecology and Evolution*. 2001. 16 (7). 326–329. URL: https://www.reed.edu/biology/professors/srenn/pages/teaching/2007_syllabus/2007_readings/a4_Hey_2001.pdf Дата обращения: 01.10.2020.

del Hoyo J., Elliot A., Sargatal J. Handbook of the birds of the world. Vol. 2. Barcelona: Lynx, 1994: 1–638.

Johnson N.K., Remsen J.V., Cicero C. Resolution of the debate over species concepts in ornithology: a new comprehensive biologic species concept. – *Proceedings of the International Ornithological Congress* / N.J. Adams & R.H. Slotow (Eds.). Durban, 1999: 1470–1482. URL: <https://www.researchgate.net/publication/281444708> Дата обращения: 01.10.2020.

Jowers M.J., Sánchez-Ramírez S., Lopes S., Karyakin I., Dombrovski V., Qninbae A., Valkenburg T., Onofreg N., Ferranda N., Beja P., Palma L., Godinho R. Unravelling population processes over the Late Pleistocene driving contemporary genetic divergence in Palearctic buzzards. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2019. 134: 269–281. DOI: 10.1016/j.ympev.2019.02.004

Kleinschmidt O. Arten oder Formenkreise. – *Journal für Ornithologie*. 1900. 48: 134–349. (in German). URL: https://www.zobodat.at/pdf/Journal-fuer-Ornithologie_48_1900_0129-0139.pdf Дата обращения: 01.10.2020.

Kruckenhauser L., Haring E., Pinsker W., Riesing M.J., Winkler H., Wink M., Gamauf A. Genetic vs. morphological differentiation of Old World buzzards (genus *Buteo*, Accipitridae). – *Zoologica Scripta*. 2004. 33(3): 197–211. DOI: 10.1111/j.0300-3256.2004.00147.x

Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, Regnum animale. Pars I. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii. 1766: 1–532.

Linnaeus C. Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I, Regnum animale. Pars II. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii. 1767: 1–834.

Mallet J. Species, concepts of. – *Encyclopedia of Biodiversity* (Second Edition). Vol. 6 / Levin S. (Ed.). Oxford: Academic Press. Elsevier, 2013: 679–691. DOI: 10.1016/B978-0-12-384719-5.00131-3 URL: <https://www.researchgate.net/publication/276059177> Дата обращения: 01.10.2020.

McCarthy E.M. Handbook of Avian Hybrids of the World. Oxford, 2006: 1–583. URL: <http://spinus.info/Images/books/AH743697479746.pdf> Дата обращения: 01.10.2020.

Nittinger F., Gamauf A., Pinsker W., Wink M., Haring E. Phylogeography and population structure of the Saker Falcon (*Falco cherrug*) and the influence of hybridization: mitochondrial and microsatellite data. – *Molecular Ecology*. 2007. 16(7): 1497–1517. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2007.03245.x

Ortlieb R. Der Rotmilan. Lutherstadt Wittenberg, 1980: 1–136.

Pfander P., Schmigalev S. Extensive hybridization of the Long-legged Buzzard – *Buteo rufinus* Cretz. and Upland Buzzard *Buteo hemilasius* Temm. et. Schlegel. [Umfangreiche Hybridisierung der Adler – *Buteo rufinus* Cretz. und Hochlandbussarde *Buteo hemilasius* Temm. et. Schlegel.] – *Ornithologische Mitteilungen*. 2001. 53(10): 344–349. (in German).

Price T.D., Bouvier M.M. The evolution of F1 postzygotic incompatibilities in birds. – *Evolution*. 2002. 56(10): 2083–2089. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2002.tb00133.x

Scherzinger W. Owl-hybrids (Strigiformes), undesirable in conservation – but revealing for taxonomic comparisons [Eulen-Hybride (Strigiformes), unerwünscht im Artenschutz – doch aufschlussreich für taxonomische Vergleiche]. – *Ornithol. Anz*. 2017. 55: 108–121. (in German). URL: <https://www.researchgate.net/publication/321162570> Дата обращения: 01.10.2020.

Short L.L. Taxonomic aspects of avian hybridization. – *The Auk*. 1969. 86(1): 84–105. DOI: 10.2307/4083543 URL: <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/auk/v086n01/p0084-p0105.pdf> Дата обращения: 01.10.2020.

Stamos D.N. The Species Problem, Biological Species, Ontology, and the Metaphysics of Biology. Lanham, Maryland, USA: Lexington Books, 2003: 1–390.

Stresemann E. The Formenkreis-Theorie. – *The Auk*. 1936. 53(2): 150–158. DOI: 10.2307/4077273 URL: <https://sora.unm.edu/sites/default/files/journals/auk/v053n02/p0150-p0158.pdf> Дата обращения: 01.10.2020.

Tobias J., Seddon N., Spottiswoode C., Pilgrim J., Fishpool L., Collar N. Quantitative criteria for species delimitation. – *Ibis*. 2010. 152(4). 724–746. DOI: 10.1111/j.1474-919X.2010.01051.x URL: https://www.academia.edu/15472110/Quantitative_criteria_for_species_delimitation Дата обращения: 01.10.2020.

Vali U., Dombrovski V., Treinys R., Bergmanis U., Daroczi S.J., Dravesky M., Ivanovski V., Lontkowski J., Maciorowski G., Meyburg B.U., Mizera T., Zeitz R., Ellegren H. Widespread hybridization between the Greater Spotted Eagle *Aquila clanga* and the Lesser Spotted Eagle *Aquila pomarina* (Aves: Accipitriformes) in Europe. – *Biological Journal of the Linnean Society*. 2010. 100(3): 725–736. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2010.01455.x URL: <https://www.researchgate.net/publication/227616096> Дата обращения: 01.10.2020.

Vaurie C. The Birds of the Palearctic Fauna. London, 1965: 1–763.

Wink M., Heidrich P., Fentzloffs C. A mtDNA Phylogeny of Sea Eagles (genus *Haliaeetus*) based on Nucleotide Sequences of the Cytochrome b-gene. – *Biochemical Systematics and Ecology*. 1996. 24(7–8): 783–791. DOI: 10.1016/S0305-1978(96)00049-X

Wink M., Sauer-Gürth H. Advances in the molecular systematics of African raptors. – *Raptors at Risk* / R.D. Chancellor, B.-U. Meyburg (Eds.). WWGBP & Hancock House, 2000: 135–147. URL: <https://www.uni-heidelberg.de/institute/fak14/ipmb/phazb/pubwink/2000/29.%202000.pdf> Дата обращения: 01.10.2020.