

Е.Н. Панов

СОРОКОПУТЫ МИРОВОЙ ФАУНЫ

ЭКОЛОГИЯ, ПОВЕДЕНИЕ, ЭВОЛЮЦИЯ



Панов Е.Н. Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 646 с. + 64 цв. вкл.

В книге дано монографическое описание семейства сорокопутов Laniidae в объеме мировой фауны. В составе огромного отряда Воробьинообразных, включающего в себя свыше половины всех рецентных пернатых, сорокопуть выделяется уникальностью своего кормового поведения. Будучи исходно типично насекомоядными птицами, они далеко продвинулись по пути превращения в настоящих хищников, каковыми, по существу, оказываются ныне наиболее крупные представители семейства, такие, например, как сорокопуть серый и клинохвостый.

Во Введении обсуждается дискуссионный вопрос о границах семейства и его возможных филогенетических связях с африканскими кустарниковыми сорокопутами. В первой главе дан обзор новейших сведений по всем сторонам биологии представителей 4 родов, формирующих семейство Laniidae (внешняя морфология, линька, хромосомные наборы, местообитания, миграции, социальная организация, коммуникативное поведение, особенности гнездования, структура популяций, межвидовые отношения, роль в экосистемах, враги и паразиты, взаимоотношения с человеком). Во второй главе проведена таксономическая ревизия африканских видов семейства, во многом опирающаяся на сравнительный анализ вокализации. Он основан на материалах, полученных из всех ведущих биоакустических коллекций мира. Здесь рассматриваются возможные пути становления в Африке центрального в семействе рода *Lanius* («настоящие сорокопуть»), половина видов которого освоили затем Голарктику и Индо-Малайскую область.

В последующих главах с третьей по 22 биология 18 видов этого рода обсуждается в контексте их эволюционных трансформаций в процессе расселения из Африки в районы современной локализации видовых ареалов. Исключение представляет собой глава 14, где речь идет о зонах вторичного контакта и гибридизации трех видов «группы жуланов», проникших в Центральную Азию двумя независимыми путями.

В последней главе 23 сделана попытка реконструкции филогенеза рода *Lanius* с акцентированием внимания на некоторых общих вопросах эволюции окраски и поведения этих птиц. Предложена гипотеза о существовании, помимо африканского центра видообразования, вторичного, локализованного в неогене в юго-восточной Азии.

В связи с начавшейся в конце прошлого века глобальной депрессией численности сорокопутов специальное внимание уделено причинам этого явления, механизмам приспособления этих птиц к антропогенным изменениям ландшафтов, а также вопросу о возможных стратегиях восстановления численности их популяций.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие автора	10
Введение	16
1. Род <i>Lanius</i> в таксономической структуре семейства Laniidae	16
2. Генеалогия рода <i>Lanius</i>	20
3. Систематика рода <i>Lanius</i> на видовом уровне	26
1. Общие особенности биологии сорокопутов рода <i>Lanius</i> и их ближайших родичей	27
1.1. Некоторые черты морфологии	27
1.1.1. Общие особенности строения	27
1.1.2. Размеры и пропорции	31
1.1.3. Окраска	35
1.1.4. Смена нарядов, линька	49
1.1.5. Кариотипы	54
1.2. Основные черты биологии и поведения	55
1.2.1. Местообитания	55
1.2.2. Миграции и зимовки	57
1.3. Социальное поведение и годовой цикл	61
1.3.1. Социальная организация	61
1.3.2. Характер брачных связей	63
1.3.3. Территориальное поведение и формирование пар	64
1.3.4. Гнездостроительное поведение	65
1.3.5. Кладка	71
1.3.6. Поведение родителей у гнезда	73
1.3.7. Развитие и некоторые особенности поведения птенцов	75
1.3.8. Поведение во внегнездовой сезон	77
1.3.9. Возрастной состав популяций	78
1.4. Структура сигнального поведения	78
1.4.1. Общая схема коммуникативного процесса при формировании пар ..	78
1.4.2. Особенности вокализации	80
1.5. Кормодобывательное и пищевое поведение	87
1.5.1. Кормодобывательное поведение	89
1.5.3. Манипулирование с пойманной жертвой	91
1.5.4. Онтогенез хищнического поведения	92
1.5.5. Закрепление добычи на субстрате	93
1.5.6. Кладовые	98
1.5.7. Некоторые частные замечания	100
1.6. Межвидовые отношения	101
1.6.1. Пространственные взаимоотношения	101
1.6.2. Гибридизация	104
1.7. Роль в экосистемах	105
1.8. Враги и паразиты	106
1.9. Взаимоотношения с человеком	110
1.9.1. Сорокопуты в антропогенной среде	111
1.9.2. Сорокопуты и «соколиная охота»	118

2. Африканские виды семейства Laniidae	121
2.1. Белоголовые сорокопутье р. <i>Eurocephalus</i>	121
2.2. Сорочий сорокопут <i>Urolestes melanoleucus</i> (Jardine, 1831)	130
2.3. Желтоклювый сорокопут <i>Corvinella corvina</i> (Lesson, 1831)	138
2.4. Африканские эндемики рода <i>Lanius</i>	144
2.4.1. Современные представления о генеалогии и таксономии видов	144
2.4.2. Характерные черты внешнего облика	146
2.4.3. Основные черты биологии африканских видов р. <i>Lanius</i>	150
2.4.4. Социальное поведение	156
2.4.5. Коммуникация и сигнальное поведение	160
2.4.6. Дивергенция акустического поведения в комплексе <i>L. collaris</i>	179
2.4.7. Выводы для таксономической ревизии африканских видов р. <i>Lanius</i> ...	184
2.5. Замечания о степени дивергенции родов в семействе Laniidae	186
3. Южный серый сорокопут <i>Lanius meridionalis</i> Temminck, 1820	188
3.1. Общая характеристика, географическая изменчивость и подвиды	188
3.2. Местобитания	194
3.3. Численность	195
3.4. Весенний прилет и формирование пар	196
3.5. Гнездование, копуляция	202
3.6. Территориальное поведение	203
3.7. Гнездо	205
3.8. Кладка	206
3.9. Выводок	207
3.10. Успех гнездования	208
3.11. Сроки гнездования	209
3.12. Линька и сезонные миграции	211
3.13. Кормодобывательное поведение и рацион	212
4. Большеголовый сорокопут <i>Lanius ludovicianus</i> Linnaeus, 1776	217
4.1. Общая характеристика, географическая изменчивость и подвиды	220
4.2. Местобитания	222
4.3. Численность	226
4.4. Социальное поведение в ходе годового цикла	228
4.5. Сроки гнездования	229
4.6. Использование пространства	230
4.7. Территориальное и брачное поведение	232
4.8. Гнездо	236
4.9. Кладка	239
4.10. Выводок	239
4.11. Успех гнездования	242
4.12. Линька и сезонные миграции	244
4.13. Кормодобывательное поведение и рацион	246
4.14. Заметки по демографии	249
5. Гигантский сорокопут <i>Lanius giganteus</i> Przewalski, 1887	251
6. Клинохвостый сорокопут <i>Lanius sphenocercus</i> Cabanis, 1873	253
6.1. Ареал и географическая изменчивость	253
6.2. Особенности внешней морфологии	261
6.3. Местобитания	262

6.4. Численность	264
6.5. Сроки гнездования	266
6.6. Территориальное поведение	267
6.7. Гнездо	268
6.8. Кладка	270
6.9. Выводок	272
6.10. Успех гнездования	274
6.11. Линька	274
6.12. Сезонные миграции	277
6.13. Кормодобывательное поведение и рацион	278
6.14. Враги и паразиты	280
6.15. Заметки по поведению	281
7. Серый сорокопут <i>Lanius excubitor</i> Linnaeus, 1758	284
7.1. Границы вида <i>Lanius excubitor</i>	284
7.2. Общая характеристика, географическая изменчивость и подвиды	287
7.3. Местообитания	292
7.4. Численность	295
7.5. Прилет на места гнездования	297
7.6. Формирование пар	299
7.7. Копуляция	302
7.8. Гнездо	305
7.9. Кладка	308
7.10. Выводок	310
7.11. Успех размножения	310
7.12. Сроки гнездования	311
7.13. Линька и отлет на зимовки	314
7.14. Ситуация во внегнездовой сезон	316
7.15. Особенности кормового поведения	319
7.16. Биологические заметки	323
8. Красноголовый сорокопут <i>Lanius senator</i> Linnaeus, 1758	329
8.1. Ареал и подвиды	329
8.2. Местообитания	331
8.3. Численность	333
8.4. Весенний пролет и прилет на места гнездования	334
8.5. Формирование пар	335
8.6. Территория и территориальное поведение	338
8.7. Гнездостроение, копуляция	340
8.8. Гнездо	340
8.9. Кладка	342
8.10. Выводок	344
8.11. Сроки гнездования	345
8.12. Успех размножения	345
8.13. Линька и отлет на зимовки	346
8.14. Кормодобывательное поведение и рацион	347
8.15. Биологические заметки	349
9. Маскированный сорокопут, чернопегий сорокопут <i>Lanius nubicus</i> Lichtenstein, 1823	353

9.1. Ареал	353
9.2. Местообитания	354
9.3. Численность	356
9.4. Весенний пролет и прилет на места гнездования	357
9.5. Сроки гнездования	358
9.6. Гнездо	358
9.7. Кладка	359
9.8. Линька и отлет на зимовки	360
9.9. Биологические заметки	362
10. Чернолобый сорокопут, средний сорокопут <i>Lanius minor</i> Gmelin, 1788	365
10.1. Ареал и географическая изменчивость	365
10.2. Местообитания	367
10.3. Численность	368
10.4. Весенний пролет и прилет на места гнездования	371
10.5. Занятие гнездовых участков и формирование пар	372
10.6. Гнездостроение и копуляция	378
10.7. Гнездо	380
10.8. Кладка	383
10.9. Выводок	384
10.10. Успех размножения	384
10.11. Сроки гнездования	385
10.12. Линька и отлет на зимовки	386
10.13. Кормодобывательное поведение и рацион	387
10.14. Биологические заметки	390
11. Европейский жулан, сорокопут-жулан <i>Lanius collurio</i> Linnaeus, 1758	392
11.1. Ареал и подвиды	394
11.2. Местообитания	396
11.3. Численность и состояние популяций	397
11.4. Весенний пролет и прилет на места гнездования	399
11.5. Занятие территорий, формирование пар	401
11.6. Гнездостроение и копуляция	406
11.7. Гнездо	407
11.8. Кладка	408
11.9. Выводок	411
11.10. Успех размножения	414
11.11. Линька и отлет на места зимовок	415
11.12. Враги и паразиты	418
11.13. Биологические заметки	419
12. Туркестанский жулан <i>Lanius phoenicuroides</i> (Schalow, 1875)	425
12.1. Ареал	428
12.2. Местообитания	431
12.3. Численность	433
12.4. Весенний пролет и прилет на места гнездования	436
12.5. Занятие и охрана территорий, формирование пар	441
12.6. Гнездостроение, спаривание	443
12.7. Гнезда и кладки	441
12.8. Выводок	443

12.9. Сроки гнездования	447
12.10. Послегнездовой период и отлет на зимовки	448
12.11. Рацион	450
12.12. Биологические заметки	450
13. Буланный жулан, рыжехвостый жулан, кашгарский жулан, даурский жулан <i>Lanius isabellinus</i> Hemprich et Ehrenberg, 1828	452
13.1. Замечания по номенклатуре	452
13.2. Ареал и подвиды	453
13.3. Буланный жулан, кашгарский жулан <i>L. i. isabellinus</i> Hempich et Ehrenberg, 1828	456
13.4. Даурский жулан <i>Lanius isabellinus speculigerus</i> Taczanowski, 1874	460
14. Зоны гибридизации между видами, входящими в «группу жуланов»	467
14.1. Гибридизация между жуланами европейским <i>L. collurio</i> и туркестанским <i>L. phoenicuroides</i>	467
14.2. Зона контакта и гибридизации европейского и даурского жуланов в горном Алтае	482
14.3. О возможности гибридизации жуланов туркестанского <i>L. phoenicuroides</i> и буланого <i>L. i. isabellinus</i>	486
14.4. Об отсутствии угнетенности гибридных популяций в «группе жуланов» ...	489
15. Сибирский жулан, бурый сорокопут, восточноазиатский сорокопут, краснохвостый сорокопут, амурский жулан, японский жулан <i>Lanius cristatus</i> Linnaeus, 1758	490
15.1. Ареал и подвиды	490
15.2. Местообитания	492
15.3. Численность	495
15.4. Весенний пролет и прилет на места гнездования	496
15.5. Формирование пар	498
15.6. Гнездо	500
15.7. Кладка	501
15.8. Выводок	502
15.9. Сроки гнездования	504
15.10. Линька и отлет на зимовки	504
15.11. Ситуация на зимовках	506
15.12. Кормодобывательное поведение и рацион	508
15.13. Биологические заметки	509
16. Японский сорокопут <i>Lanius bucephalus</i> Temminck et Schlegel, 1847	513
16.1. Местообитания	514
16.2. Численность	516
16.3. Весенний прилет и формирование пар	516
16.4. Копуляция	520
16.5. Гнездо	521
16.6. Кладка	523
16.7. Выводок	523
16.8. Успех гнездования	524
16.9. Сроки гнездования	525
16.10. Линька и отлет на зимовки	526
16.11. Кормодобывательное поведение и рацион	527

16.12. Биологические заметки	528
17. Тигровый сорокопуть, толстоклювый сорокопуть <i>Lanius tigrinus</i> Drapiez, 1834	530
17.1. Местообитания	532
17.2. Весенний прилет на места гнездования	533
17.3. Образование пар и начало гнездования	534
17.4. Гнездо	536
17.5. Кладка	537
17.6. Выводок	537
17.7. Сроки гнездования	538
17.8. Линька и отлет на места зимовок	538
17.9. Биологические заметки	539
18. Филиппинский сорокопуть <i>Lanius validirostris</i> Ogilvie-Grant, 1894	540
18.1. Ареал и подвиды	540
18.2. Местообитания	541
18.3. Образ жизни	541
18.4. Биологические заметки	541
19. Тибетский сорокопуть <i>Lanius tephronotus</i> (Vigors, 1831)	544
19.1. Ареал и подвиды	544
19.2. Местообитания и численность	547
19.3. Сроки гнездования	548
19.4. Гнездо и кладка	549
19.5. Линька и миграции	550
19.6. Биологические заметки	551
20. Длиннохвостый сорокопуть <i>Lanius schach</i> Linnaeus, 1758	554
20.1. Ареал и подвиды	557
20.2. Местообитания и численность	560
20.3. Сроки размножения	562
20.4. Гнездо	564
20.5. Кладка	565
20.6. Выводок	566
20.7. Поведение родителей у гнезда	567
20.8. Успех гнездования	567
20.9. Линька и отлет на зимовки	568
20.10. Осенние миграции и зимовки	569
20.11. Биологические заметки	569
21. Индийский жулан <i>Lanius vittatus</i> Valenciennes, 1826	573
21.1. Ареал и подвиды	573
21.2. Местообитания и численность	574
21.3. Прилет на места гнездования, занятие гнездовых территорий	576
21.4. Формирование пар	576
21.5. Гнездостроение и копуляция	581
21.6. Гнездо	583
21.7. Кладка	585
21.8. Выводок	585
21.9. Сроки гнездования	586
21.10. Линька и отлет на зимовки	587
21.11. Биологические заметки	587

22. Бирманский сорокопут <i>Lanius collurio</i> Lesson, 1834	588
22.1. Местообитания и численность	591
22.2. Сроки гнездования	592
22.3. Гнездо и кладка	592
22.4. Сезонные миграции	593
22.5. Биологические заметки	593
23. Эволюция и филогения настоящих сорокопутов рода <i>Lanius</i>	595
23.1. Филогенетические группы	595
23.2. Вероятные пути становления ареала рода <i>Lanius</i>	601
23.3. Приобретение ареалом рода <i>Lanius</i> его современных очертаний в результате экспансии видов из тропиков к северу	602
23.4. Некоторые изменения характеристик видов в процессе их расселения	609
23.5. Эволюция окраски как реализация комбинаторики признаков архетипа	611
23.6. Эволюция сигнального поведения как реализация комбинаторики признаков архетипа	614
23.7. Филогенетическая гипотеза относительно хода дивергентной эволюции настоящих сорокопутов рода <i>Lanius</i>	620
Литература	621
Указатель видов	645
Предметный указатель	647

ВВЕДЕНИЕ

Род *Lanius* был описан Карлом Линнеем в 1758 г. по типовому экземпляру серого сорокопута, добытого в Европе (где точно, на этикетке не указано). Как уже было сказано, латинское название, данное Линнеем роду, переводится как «птица-мясник». Оно, как полагают, указывает на хищнические повадки серого сорокопута, оказавшиеся впоследствии характерными и для других видов рода, описанных позже. Этим сравнением серый сорокопут обязан своему довольно своеобразному поведению: речь идет о способности птицы отрывать куски плоти от жертвы, наколотой на острый сучок.

В дальнейшем многие виды сорокопутов орнитологи описывали под другими родовыми названиями (например, *Collyrio* и *Collurio*). На рубеже XIX и XX вв. предпринимались попытки выделить внутри рода подродовые группы видов под названиями *Enneoctonus*, *Otomela*, *Phoneus*, *Fiscus* и др. (см. например, Schalow, 1878). Как имена подродов они сохранены в некоторых недавних сводках. Так, Волтерс (Wolters, 1975–1982), который рассматривает настоящих сорокопутов как подсемейство Laniinae (см. ниже), выделяет внутри рода *Lanius* 12 подродов, 3 из которых не имеют собственных названий. Однако все же устоявшимся оказалось имя, данное роду Линнеем, а сам этот таксон признан в настоящее время монотипическим.

Род *Lanius* Linnaeus, 1758 относится к семейству настоящих сорокопутов Laniidae, объем и структура которого трактуется разными систематиками неодинаково. Эта тема, как я полагаю, заслуживает специального рассмотрения, поскольку внутри семейства род *Lanius* стоит явно особняком, выделяясь морфологической компактностью своих членов и очевидным эволюционным прогрессом в плане освоения жизненного пространства за пределами своей африканской прародины.

1. Род *Lanius* в таксономической структуре семейства Laniidae

Семейство Laniidae впервые было обозначено еще в конце XIX в. Гадовым (Gadow, 1883). Затем на протяжении многих десятилетий шли дискуссии относительно объема и структуры семейства (см. Raikow, 1980). Их итогом явилась система, опубликованная в IX томе «Списка птиц мира» Остином Рэндом (Rand, 1960). В схеме этого автора семейство включает в себя 4 подсемейства. Два из них, именно, лесные, или шлемоносные сорокопуты Prionopinae (2 рода, 9 видов), кустарниковые сорокопуты Malaconotinae (7 родов, 39 видов) принадлежат исключительно африканской фауне. Из 25 видов третьего подсемейства — настоящих сорокопутов Laniinae (2 рода) по меньшей мере 10 являются африканскими эндемиками. Наконец, четвертое подсемейство лысоголовых сорокопу-

(кустарниковые сорокопуть) and Prionopini (куда, в числе прочих таксонов, входят и шлемоносные сорокопуть).

Что касается упомянутого выше единственного представителя подсемейства лысоголовых сорокопутов Pityriasinae (*Pytirisia gymnocephala*), то он обитает в юго-восточной Азии, на о-ве Калимантан. Данные по гибридизации ДНК показывают, что этот вид не может быть отнесен к семейству Laniidae, но принадлежит к трибе Cracticini, также входящей в семейство врановых Corvidae (Ahlquist et al., 1984). Позже этот загадочный монотипический род был перемещен в трибу Artamini (подсемейство Corvinae семейства врановых — см. Sibley et al., 1988).

С учетом всего сказанного границы семейства Laniidae («настоящие сорокопуть») значительно сузились. Согласно современным представлениям, этот таксон включает в себя, помимо рода *Lanius*, еще только 3 рода, относящиеся к африканской фауне. Это белоголовые сорокопуть *Eurocephalus* (2 вида) и 2 монотипических рода: *Corvinella* и *Urolestes*. Род *Eurocephalus* недавно перемещен в семейство Laniidae из семейства лесных сорокопутов Prionopidae на основании сходства с настоящими сорокопутом по остеологическим признакам (Olson, 1989) и с учетом данных по гибридизации ДНК (Sibley, Alhquist, 1990). Подробнее см. ниже, 2.1.

Виды *Corvinella corvina* и *Urolestes melanoleucus* были первоначально описаны как принадлежащие роду *Lanius*: *L. corvinus* Shaw, 1809 и *L. melanoleucus* Jardine, 1831. Под этими названиями они фигурируют в классической монографии Шибеля и в списке видов мировой фауны Волтерса (Schiebel, 1906; Wolters, 1975-1982). В дальнейшем было предложено рассматривать их обоих в составе рода *Corvinella*. Однако, как подчеркивают Фрай с соавторами (Fry et al., 2000), окраска и поведение (включая вокализацию) двух этих видов столь резко различны, что объединение их в составе единого рода представляется совершенно неоправданным (аргументацию см. ниже, 2.2 и 2.3).

Сибли и Олквист (Sibley, Ahlquist, 1985) попытались оценить степень родства между разными видами родами *Lanius* и видом *Corvinella corvina*. Эти исследователи взяли в качестве «центрального» вида серого сорокопута *L. excubitor*. Оказалось, что близость к нему 7 других видов р. *Lanius* оценивается цифрами от 0.8 до 2.3, в то время как *Corvinella corvina* отстоит от *L. excubitor* на дистанцию величиной 2.6 единиц (виды подсемейства Malaconotinae удалены от *L. excubitor* в гораздо большей степени — на 9.2–9.6 единиц). Таким образом, род *Corvinella* в действительности достаточно близок роду *Lanius*, чтобы рассматривать оба таксона в составе единого семейства Laniidae.

Итак, мы видим, что практически все родственники интересующих нас сорокопутов рода *Lanius* — как достаточно отдаленные, так и наиболее близкие — принадлежат в настоящее время африканской фауне. Отсюда напрашивается вывод, что и сам род *Lanius* возник на Африканском континенте, откуда впоследствии начал колонизовать другие географические области. Эта колонизация проходила весьма успешно: около 10 видов обосновались на обширных территориях Палеарктики, не менее 6 — в Индо-Малайской области, 1 — в Австралийской (на о-ве Новая Гвинея) и 2 достигли Неарктики, освоив практически всю Северную Америку. При этом род *Lanius* не сдал своих позиций и у себя на родине, в Африке.

Здесь до сих пор обитают 10 (возможно 11) эндемичных видов рода *Lanius*, распространенных от мыса Доброй Надежды до южной границы Сахары. Очевидно, именно среди этих видов и следует искать дальних предков тех видов сорокопутов, которые распространены сейчас по необозримым просторам Евразии и Северной Америки.

Здесь уместно подчеркнуть, что род *Lanius* по ряду морфологических, окрасочных и поведенческих признаков заметно уклоняется от прочих родов, которые причисляют к семейству Laniidae, взятому как в его ранней, широкой трактовке, так и в узкой нынешней. В частности, для видов рода *Lanius* характерен острый зубец в предвершинной части надклювья. Среди других сорокопутов этот признак определенно присутствует у желтоклювого сорокопута *Corvinella corvina*, что может служить указанием на близкое родство этого вида к представителям р. *Lanius*.

По свидетельству Шона (Schön, 1996), такой зубец отсутствует не только у всех видов кустарниковых и лесных сорокопутов, но и у двух видов белоголовых сорокопутов р.

Eurocephalus, относимого ныне к семейству Laniidae. Среди кустарниковых сорокопутов Malaconotidae только у самых крупноразмерных видов с массивным клювом имеется вырезка в вершинной части надклювья (рис. 0.2), задний режущий край которой мог в процессе эволюции приобрести форму зубца. Судя по описанию Шелли (Shelley, 1912), подобная же вырезка характерна для сорочьего сорокопута *Urolestes melanoleucus*. Как полагает Шон, в свете этих данных роды *Lanius* и *Corvinella* можно рассматривать как сестринские таксоны, тогда как род *Eurocephalus* иллюстрирует анцестральную стадию эволюции более древних сорокопутоподобных птиц. Вопрос о том, какое место в этой картине занимает сорочий сорокопут, остается спорным, как это станет ясным ниже, из раздела 2.2.

Можно упомянуть и о других признаках, отделяющих род *Lanius* от прочих, относимых к семейству Laniidae. Таковыми оказываются, в частности,

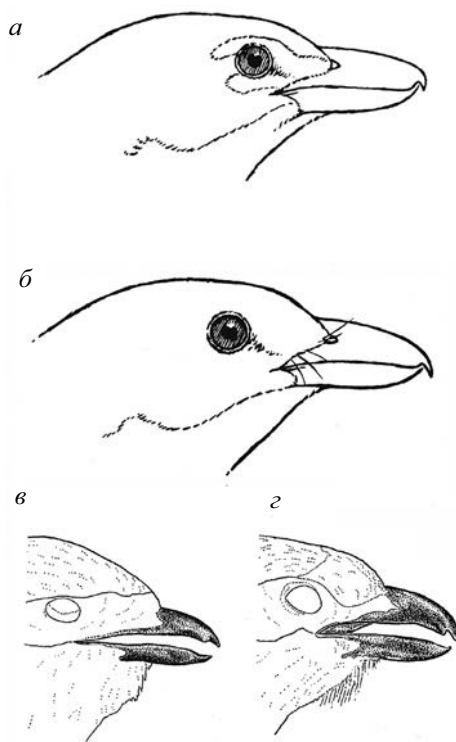


Рис. 0.2. Вырезка на надклювье у крупных кустарниковых сорокопутов р. *Malaconotus* и предвершинный зубец надклювья у настоящих сорокопутов р. *Lanius*. а — *Malaconotus monteiri*, б — *M. lagdeni*, в — *Lanius collurio*, г — *L. minor* Из: Fry et al., 2000 (а, б), Schön, 1996 (в, г).

особенности гнездовых построек у сорочьего сорокопуга *Urolestes melanoleucus* (отсутствие выстилки в гнезде) и у белоголовых сорокопугов р. *Eurocephalus* (широкое использование паутины в качестве строительного материала и для облицовки гнезда). Эти и другие особенности поведения названных видов будут более подробно рассмотрены в главе 2, посвященной африканским эндемикам семейства Laniidae.

2. Генеалогия рода *Lanius*

Восстановление исторических родственных связей между ныне существующими видами рода *Lanius* — задача не просто увлекательная, но и важная для понимания ряда общебиологических проблем. Этот род оказался очень удобной моделью для всестороннего изучения процессов микроэволюции и дивергенции у птиц, а также сущности межвидовой гибридизации и ее эволюционных последствий. Не случайно сорокопуги были излюбленным объектом классиков орнитологии. Но, несмотря на длительную историю изучения рода *Lanius*, по сей день в его генеалогии многое остается неясным.

Дело в том, что сорокопуги — довольно древняя группа Воробьинообразных. Как показывают немногочисленные палеонтологические находки, уже в верхнем олигоцене (т.е. около 23 миллионов лет тому назад) сорокопуги проникли из Африки в южную Европу, достигнув территории современной Франции. (Дементьев, 1964). За миллионы лет, в течение которых сорокопуги осваивали огромные просторы Евразии и Нового Света, ареалы отдельных видов неоднократно меняли свою конфигурацию. Пионеры колонизации — первые выходцы из своей африканской прародины — давали начало новым видам уже вдали от тех мест, откуда началась эта многовековая экспансия. За столь гигантский срок многие виды, несомненно, вымерли, уступив место другим волнам пришельцев. С гибелью отдельных видов или целых групп бесследно исчезли и те связующие звенья, без которых трудно или даже невозможно восстановить во всех деталях историю расселения сорокопугов со всеми ее драматическими катаклизмами вытеснения тех или иных видов новыми популяциями колонизаторов.

И все же, несмотря на все многочисленные и невосполнимые пробелы в наших знаниях, мы можем попытаться хотя бы в общих чертах представить себе эволюцию рода *Lanius*, пользуясь отчасти прямыми данными о ныне существующих видах сорокопугов, а отчасти — и логикой косвенных умозаключений, рождающихся при объединении известных фактов с достаточно правдоподобными предположениями.

Наиболее законченная схема генеалогия видов внутри рода была предложена французским орнитологом Оливье (Olivier, 1944). На рис. 0.3 приведен слегка упрощенный вариант этой схемы (оставлены лишь видовые названия, без перечисления подвидов). Мы видим, что в центре Оливье помещает некий гипотетический предковый вид, от которого в разные стороны расходятся 10 генеалогических линий. Виды, расположенные на «ветвях» каждой данной линии, являются прямыми родственниками, причем их родство тем выше, чем ближе друг к

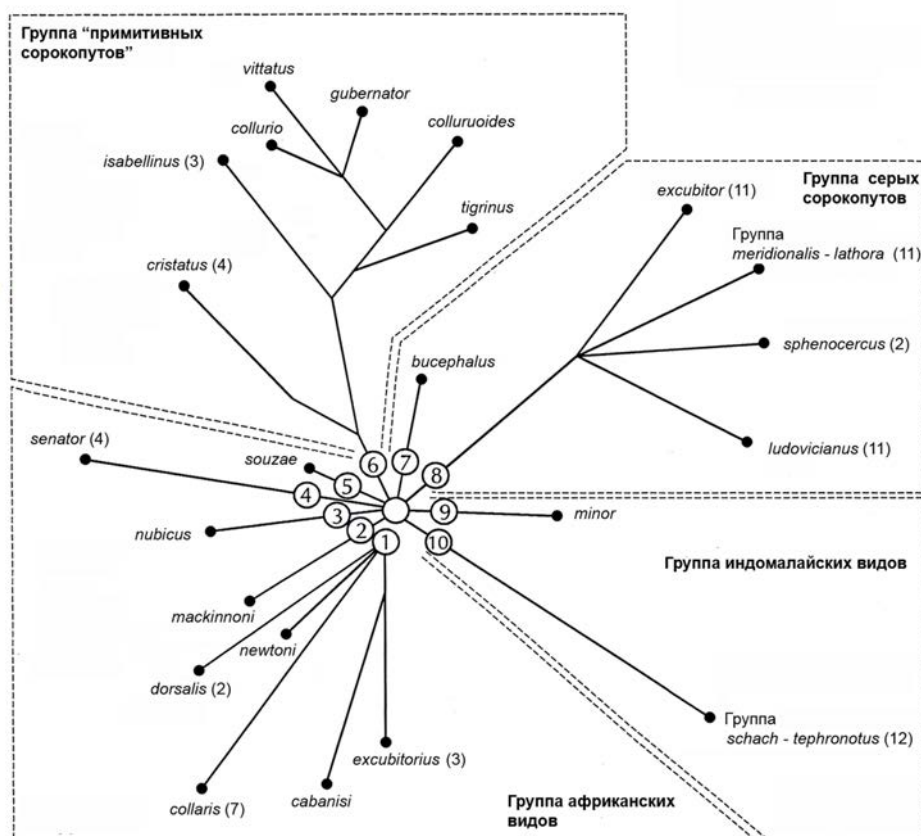


Рис. 0.3. Филогения настоящих сорокопудов р. *Lanius* по Оливье (Olivier, 1944), упрощенно. В скобках количество подвидов у данного вида. Границы видов и число подвидов в них не всегда соответствуют современным воззрениям. Нумерация филумов — из Rapow, 1996. Объяснения в тексте.

другу они помещены на схеме. Те виды, которые оказались на разных линиях, менее родственны друг другу, чем виды, принадлежащие одной линии. В этом случае о степени непрямого родства можно судить по расположению линий относительно друг друга. Так, например, чернолобый сорокопуд *L. minor* в соответствии со схемой Оливье стоит в более близком родстве с длиннохвостыми сорокопудами «группы *L. schach* – *L. tephronotus*», нежели с японским сорокопудом *L. bucephalus*.

Три линии из 10 (№ 1, 2 и 5) несут названия 8 видов, ареалы которых не выходят за пределы африканского континента. Возможно, это те виды, которые существовали и существуют здесь с первых этапов возникновения рода *Lanius*, и, таким образом, являются наиболее древними. Что касается всех прочих семи линий, то они, по сути дела, отображают те ветви рода, которые независимо друг от друга колонизировали Евразию, а затем — Новую Гвинею и Северную Америку. Из этих 7 линий 4 (№ 3, 4, 7 и 9) представлены единичными видами, каждый из

которых оказывается самостоятельным выходцем из Африки, не имеющим достаточно близких родственников за ее пределами. Иными словами, их экспансия в новые районы оказалась относительно мало успешной в эволюционном смысле — поскольку они не дали начала новым видам, которые смогли бы принять от них эстафету в дальнейшем освоении новых территорий. Более того, из схемы видно, что 3 из 4 названных видов монотипичны — они не распадаются на подвиды и, следовательно, вообще не склонны к дивергенции. Исключением здесь является лишь красноголовый сорокопут *L. senator*, подразделяющийся, по мнению Оливье, на 4 подвида.

Иную картину рисуют нам линии № 6, 8 и 10. Первые две из них широко ветвятся, так что на линии № 6 располагаются 7 видов с 13 подвидами, а на линии № 8 — 4 вида с 35 подвидами. Линия № 10, хотя и не ветвится, все же несет на себе 12 четко дифференцированных форм, которые обычно объединяются в 2 или 3 вида. Все это свидетельствует о явном эволюционном успехе тех «групп видов», дивергенция которых изображается линиями № 6, 8 и 10.

Группа видов, символизируемая линией № 6, может быть названа группой мелких рыжеспинных сорокопутов (см. Meinertzhagen, 1954). Линия № 8 отображает «группу серых сорокопутов», все 5 видов которой практически полностью аллопатричны. Линия № 10 символизирует так называемую «группу *schach* – *tephronotus*», которая в действительности включает в себя 2 хороших вида. Как мы увидим позже, один из них — длиннохвостый сорокопут *L. schach* — представляет собой своеобразный комплекс парapatрических форм (полувидов), чьи области гнездования примыкают друг к другу и связаны зонами вторичной интерградации. Все сказанное дает основания для достаточно продуктивных попыток реконструкции истории расселения этих двух групп.

Что же касается группы мелких рыжеспинных сорокопутов, то здесь в ряде случаев наблюдается широкая симпатрия (перекрывание ареалов), что делает этот случай наиболее трудным для исторических интерпретаций. Именно поэтому генеалогическое древо данной группы оказывается одним из наиболее слабых мест схемы Оливье. Не имея возможности подробно комментировать здесь все недостатки этой части построений названного автора, остановлюсь пока лишь на самых существенных.

Африканский вид *L. gubernator* находится на этой схеме в числе самых молодых видов, внутри той группы, которая, несомненно, дивергировала уже в Азии. Иными словами, по логике схемы Оливье, мы должны предположить, что *L. gubernator* оказался в экваториальной Африке вторично, вернувшись туда из Азии. Это крайне маловероятно. Скорее можно предположить, что *L. gubernator* состоит в более или менее близком родстве с *L. souzae*, являясь вместе с этим видом одним из родоначальников группы рыжеспинных сорокопутов, то есть видом наиболее древним. Тигровый сорокопут *L. tigrinus* (равно как и японский сорокопут *L. bucephalus*), по-видимому, гораздо ближе к сибирскому жулану *L. cristatus*, нежели к компактной паре видов *L. vittatus* и *L. collurioides*. Европейский жулан *L. collurio* и индийский жулан *L. vittatus*, хотя и весьма сходные по окраске, в действительности, вероятно, не являются очень близкими родственниками.

Можно выдвинуть еще несколько серьезных возражений против схемы Оливье. В частности, большинство, если не все африканские виды, объединенные линиями № 1 и 2, по окраске имеют много общего с видами группы серых сорокопутов. Это отметил и Рэнд (Rand, 1960), который в своем списке приводит названные африканские виды рядом с видами серых сорокопутов¹. Эта точка зрения представляется гораздо более весомой, чем та, что проведена в схеме Оливье, где между линиями 1 и 6 вклиниваются чернолобый сорокопут *L. minor* и так называемая группа *schach – tephronotus*. Как я постараюсь показать ниже, *L. minor* не имеет ничего общего с серыми сорокопутами (за исключением сходства в окраске), но может по ряду признаков сближаться с той группой видов, к которой относится индийский жулан *L. vittatus*.

В соответствии с этими замечаниями, а также учитывая ряд обстоятельств, на которых я пока не имею возможности остановиться, схема Оливье должна быть существенно модифицирована (см. заключительную главу). Основные коррективы сводятся к перемене месторасположения линий друг относительно друга, а также в устранении явных несоответствий в генеалогическом древе мелких рыжеспинных сорокопутов и близких к ним форм.

Я должен подчеркнуть, что и в новом, модифицированном виде генеалогическая схема рода *Lanius* далека от совершенства. Ее дальнейшее улучшение станет возможным лишь после того, как в наших руках окажется достаточно сведений по биологии и, особенно, по поведению малоизученных африканских и южноазиатских видов. Дело в том, что до сих пор при попытках разобраться в структуре и генеалогии рода *Lanius* орнитологи-систематики пользовались в основном окрасочными признаками. Сейчас становится все более очевидным, что такой подход чреват многими серьезными заблуждениями (см. Панов, 1999; Panov, 2005).

Одна и та же комбинация окрасочных признаков может возникать в эволюции группы на разных этапах ее филогенеза. Вот лишь несколько примеров этого явления. Вслед за Холлом и Моро (Hall, Moreau, 1970), я полагаю, что рыжеспинный сорокопут *L. souzae*, обитающий в экваториальной Африке, близок к исходным корням той группы жуланов, среди более молодых представителей которой находится тигровый сорокопут *L. tigrinus*. Логично предположить, что *L. tigrinus* есть отдаленный потомок тех сорокопутов (скорее всего вымерших), которые выселились из Африки в Евразию еще в неогене. И, тем не менее, *L. tigrinus* по некоторым уникальным окрасочным признакам ближе к *L. souzae*, чем к любому другому современному виду рода *Lanius* (Schiebel, 1906; Rand, 1960). При этом едва ли можно рассматривать рыжеспинного и тигрового сорокопутов в качестве видов, очень близких генеалогически. Скорее окраска тигрового сорокопута есть результат случайного комбинирования признаков, первоначально присущих упомянутым предковым видам.

Далее, чернолобый сорокопут *L. minor* столь похож внешне на некоторых представителей группы серых сорокопутов, что во всех без исключения списках

¹ Холл и Моро (Hall, Moreau, 1970) идут еще дальше, объединяя *L. excubitor* и азиатского *L. sphenocercus* с африканскими *L. collaris*, *L. somalicus*, *L. dorsalis* и *L. mackinnoni* в составе единого надвида *L. collaris*.

Таблица 0.1. Перечень видов сем. Laniidae мировой фауны

№	Виды	Ареал	Число подвидов
1	Северный белоголовый сорокопуть	<i>Eurocephalus rueppelli</i>	Восточная Экваториальная Африка
2	Южный белоголовый сорокопуть	<i>E. aguitimens</i>	Южная Африка
3	Сорочий сорокопуть	<i>Urolestes melanoleucus</i>	Восточная и Южная Африка
4	Желтоклювый сорокопуть	<i>Corvinella corvina</i>	Экваториальная Африка
р. <i>Lanius</i>			
1	Рыжеспинный сорокопуть	<i>L. souzae</i>	Южная Африка
2	Сорокопуть прокурор	<i>L. collaris</i>	Экваториальная и Южная Африка
3	Длиннохвостый сорокопуть прокурор	<i>L. humeralis</i> ** <i>L. marwiti</i> ***	Восточная Экваториальная Африка Восточная Экваториальная Африка
4	Сорокопуть Ньютона	<i>L. newtoni</i>	О. Сао Томе (Гвинейский залив)
5	Сомалийский сорокопуть	<i>L. somalicus</i> (= <i>antinorii</i>)	Восточная Экваториальная Африка
6	Пегий сорокопуть	<i>L. dorsalis</i>	Восточная Экваториальная Африка
7	Сероспинный сорокопуть	<i>L. cabanisi</i> (= <i>caudatus</i>)	Восточная Экваториальная Африка
8	Сероплечий сорокопуть	<i>L. excubitoroides</i> (= <i>excubitorius</i> = <i>böhmi</i>)	Экваториальная и Южная Африка
9	Южный серый сорокопуть	<i>L. meridionalis</i>	Северная Африка, юго-западная Европа, юго-западная Азия до Индостана и Монголии
10	Серый сорокопуть	<i>L. excubitor</i>	Европа, Сибирь, Северная Америка
11	Большеголовый сорокопуть	<i>L. ludovicianus</i>	Северная Америка
12	Клинохвостый сорокопуть	<i>L. sphenocercus</i>	Приморье (Россия), северо-восточный Китай
13	Гигантский сорокопуть	<i>L. giganteus</i> ****	Восточный Тибет
14	Белобровый сорокопуть	<i>L. mackinnoni</i>	Экваториальная Африка
15	Маскированный сорокопуть	<i>L. nubicus</i>	Балканский п-ов, Малая и Передняя Азия до Ирана
16	Красноголовый сорокопуть	<i>L. senator</i>	Северо-западная Африка, Европа, Малая и Передняя Азия до Ирана
17	Чернолобый сорокопуть	<i>L. minor</i>	Европа, Малая и Передняя Азия до юга Западной Сибири

Таблица 0.1. (окончание)

№	Виды		Ареал	Число подвидов
18	Сорокопут губернатор	<i>L. gubernator</i>	Западная Экваториальная Африка	1
19	Европейский жулан	<i>L. collurio</i>	Европа, Малая Азия, Западная Сибирь	4-5
20	Туркестанский жулан	<i>L. phoenicuroides</i> *****	Центральная Азия, Иран, Афганистан	1
21	Буланый жулан	<i>L. isabellinus</i>	Центральная Азия	3-4
22	Сибирский жулан	<i>L. cristatiis</i>	Восточная Сибирь, Приморье (Россия), Монголия, Китай, Сахалин, Японские о-ва	3-4
23	Тигровый сорокопут	<i>L. tigrinus</i>	Приморье (Россия), Корея, северо-восточный Китай, Япония	1
24	Японский сорокопут	<i>L. bucephalus</i>	Приморье (Россия), северо-восточный Китай, Сахалин	1-2
25	Тибетский сорокопут	<i>L. tephronotus</i>	Тибет, Гималаи	2
26	Филиппинский сорокопут	<i>L. validirostris</i>	Филиппины	4
27	Длиннохвостый сорокопут	<i>L. schach</i>	Восток Центральной Азии,	5-6
	Черноголовый длиннохвостый сорокопут	<i>L. (schach) tricolor</i>	Юго-восточная Азия, Филиппины, Малайзия, Новая Гвинея	5-7
28	Бирманский сорокопут	<i>L. collurioides</i>	Юго-восточная Азия	2
29	Индийский жулан	<i>L. vittatus</i>	Восток Центральной Азии, Индостан	2

* Включая *humeralis* и *marvitzii*. См., в частности, Clancey, 1955.

** До недавнего времени таксон рассматривали как подвид вида *L. collaris*

*** Предлагали (Harris, Arnott, 1988; Harris, 1995) объединить *marvitzii* с формой *L. (collaris) humeralis* в составе самостоятельного вида (см. об этом: Fry et al., 2000: 342; также Lefranc, Worfolk, 1997: 159).

**** До недавнего времени таксон рассматривали как подвид клинохвостого сорокопута *L. sphenocercus giganteus*.

***** Этот таксон традиционно рассматривают как подвид вида *L. isabellinus*.

и филогенетических схемах эти птицы фигурируют рядом. Между тем, при этологических сопоставлениях выясняется, что *L. minor* по ряду признаков заметно ближе к совершенно иному по окраске индийскому жулану *L. vittatus*. Что касается последнего вида, то у него самцы и самки весьма сходны по окраске с самцами европейского жулана *L. collurio*, хотя по всем прочим признакам эти два вида имеют очень мало общего. Но зато *L. collurio* оказывается генетически весьма близким к совершенно не сходными с ним по окраске туркестанскому жулану *L. phoenicuroides* и кашгарскому жулану *L. isabellinus*, с которыми европейский жулан свободно гибридизирует в природе.

3. Систематика рода *Lanius* на видовом уровне

Учитывая все сказанное, мы можем обратиться к перечню видов рода *Lanius*, в котором, как я полагаю, порядок расположения видов достаточно близко отвечает степени их родства (табл. 0.1). Поскольку до сих пор у систематиков не существует единого мнения относительно таксономического статуса многих форм, я буду приводить под порядковыми номерами лишь те формы, которые рассматриваются в качестве бесспорных видов в списке Рэнда (Rand, 1960). Что же касается форм, которые не признаются единогласно в качестве хороших видов, то они будут даны в списке без нумерации.

Из этого перечня следует, что число видов в роде *Lanius* не может быть определено сегодня вполне однозначно. Разные исследователи называют неодинаковые цифры — от 23 до 28. При этом следует иметь в виду, что в дальнейшем эти оценки, возможно, еще более изменятся. Действительно, многие чрезвычайно слабо изученные формы африканских сорокопутов, которые сейчас рассматриваются в качестве самостоятельных видов, могут оказаться не видами, а всего лишь подвидами 3-4 политипических видов. И наоборот, не исключено, что некоторые резко дифференцированные подвиды в группе *L. schach*, обитающие на крайнем юго-востоке Азии и на островах Индонезии, смогут получить в дальнейшем статус хороших видов. Аналогичным образом обстоит дело в ареале широкоареального политипического африканского вида *L. collaris* (см. 2.4.6). Неясным остается истинный таксономический статус аллопатрических изолятов, таких, например, как формы *funereus* и *mollis* в составе вида *L. excubitor*.

Для выяснения всех этих вопросов нам необходимы детальные сведения по биологии и, особенно, по поведению т.н. «проблемных» форм. Здесь я еще раз хочу подчеркнуть, что одни только данные по морфологии и окраске, которыми пользуются музейные систематики, совершенно недостаточны для понимания геналогических связей в роде *Lanius* с его весьма сложной таксономической структурой. История изучения этого рода показывает, что исследователь, ориентирующийся только на музейные коллекции тушек, может дать чрезмерно завышенную оценку числа видов настоящих сорокопутов. Так, например, Шибель (Schiebel, 1906) выделял в роде *Lanius* 41 вид. Упомяну также парадоксальную ситуацию, когда почти каждый новый экземпляр гибридов между *L. collurio* и *L. phoenicuroides* описывали в качестве нового вида. Всего в разное время было описано около 10 таких «видов».

1. ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ СОРОКОПУТОВ РОДА *LANIUS* И ИХ БЛИЖАЙШИХ РОДИЧЕЙ

ВКЛАДКИ I–XII

1.1. Некоторые черты морфологии

1.1.1. Общие особенности строения

Все настоящие сорокопуды — это птицы плотного сложения с массивной головой, снабженной высоким и, как правило, довольно мощным клювом. Надклювье заканчивается загнутым вниз острым крючком, как у типичных хищных птиц. Сходство клюва сорокопудов с клювом соколов увеличивается еще и тем, что в передней части надклювья, непосредственно перед крючковатым его концом, имеется острый зубец, функция которого не вполне понятна (подробнее см. Schup, 1996 и 1.5.2). Интересно, что в отличие от соколов, у которых такой же зубец выражен еще на стадии эмбриона, у сорокопудов он появляется лишь у оперенного птенца, достигшего месячного возраста. Иными словами, у соколов — это древний признак, а у сорокопудов — сравнительно недавнее эволюционное приобретение (Сушкин, 1902). Зубец на надклювье отсутствует либо выражен в зачаточной форме у всех представителей подсемейств *Malaconotinae* и *Prionopinae*, а в подсемействе *Laniinae* — у обоих видов р. *Eurocephalus*.

Челюстной аппарат сорокопудовых устроен таким образом, что способен, с одной стороны, обеспечивать возможность тонких манипуляций с мелкими объектами,

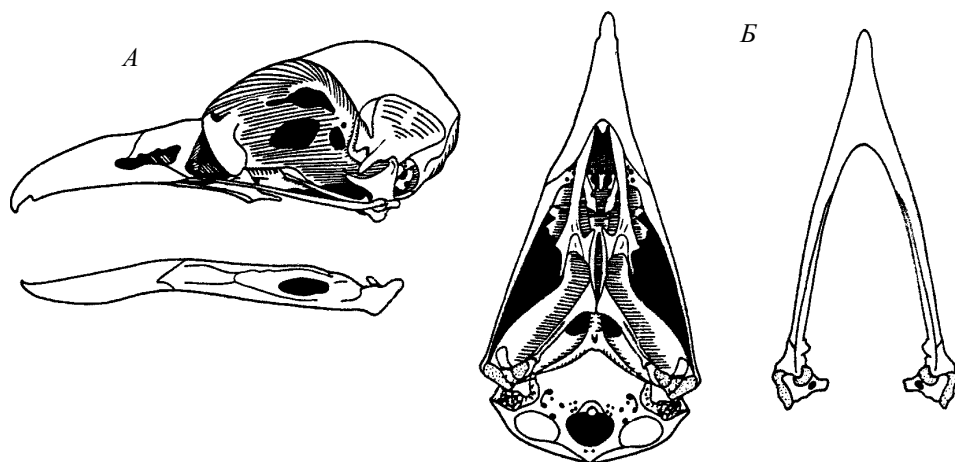


Рис. 1.1. Череп серого сорокопуда *L. excubitor*. А — вид сбоку, Б — вид снизу. Из: Мотавадж, 1987.

а с другой, позволяет развивать огромные усилия, которые требуются при разделывании крупной добычи. Функциональная специализация челюстного аппарата разных видов определяется как отношениями скелетных элементов, так и характером дифференцировки челюстных мышц.

Череп (рис. 1.1) прокинетического типа. Надклювье лишено внутренней подвижности и движется относительно мозговой капсулы как единое целое. Клюв довольно мощный, умеренно длинный и практически прямой с небольшим крючком на конце. При смыкании челюстей слегка отогнутая вверх вершина подклювья входит в специальную ямку на нижней поверхности надклювья, и вместе с концевым крючком и зубцами рамфотеки, расположенными позади него, образует на вершине клюва своеобразный «замок». Он дает возможность крепко захватывать объект и производить с ним силовые манипуляции (отрывать куски, удерживать тяжелый объект и др.).

Дифференцировка челюстной мускулатуры в роде *Lanius* — одна из самых сложных в отряде воробьиных (рис. 1.2), что также согласуется с представлениями о пищевой специализации этого рода. Внутренняя структура отдельных мышц

Обозначения: мускулы — *Aec* — m. adductor mandibulae externus profundus pars caudalis, каудальная часть глубокой порции наружного аддуктора нижней челюсти; *Aer* — m. add. mand. ext. profundus pars rostralis, ее ростральная часть; *Aem* — m. add. mand. ext. medialis, медиальная порция наружного аддуктора; *Ae* — m. add. mand. ext. superficialis, его поверхностная порция; *Ap* — m. add. mand. posterior, задний аддуктор; *Dm* — m. depressor mandibulae, депрессор нижней челюсти; *Pc* — m. pterygoideus caudalis, каудальная порция крыловидного мускула; *Pdl* — m. pt. dorsalis lateralis, латеральная часть его дорсальной порции; *Pdm* — m. pt. dorsalis medialis, ее медиальная часть; *Pvl* — m. pt. ventralis lateralis; латеральная часть его вентральной порции *Pvm* — m. pt. ventralis medialis, ее медиальная часть; *Ppt* — m. protractor pterygoidei, протрактор крыловидной кости; *Psp* — m. pseudotemporalis profundus, глубокий ложновисочный мускул; *Pss* — m. pseudotemp. superficialis, поверхностный ложновисочный мускул. Связки: *lp* — ligamentum postorbitale, заглазничная; *lje* — lig. jugomandibulare externum, наружная суставная; *lji* — lig. jugomandibulare internum, внутренняя суставная.

Апоневрозы: *ace* — ap. caudalis externa (*Aec*); *aci* — ap. caudalis interna (*Aec*); *aca* — ap. caudalis externa ap. caudalis accessoria (*Pc*); *ad* — ap. depressoria (*Dm*); *adi* — ap. dorsalis insertionis (*Pd*); *ado* — ap. dorsalis originalis (*Pd*); *ae* — ap. externa (*Pss*); *aes* — ap. externa superficialis (*Pss*); *ali* — ap. lateralis insertionis (*Pd*); *alo* — ap. lateralis originalis (*Pv*); *alm* — ap. lateralis mandibularis (*Aem*); *alt* — ap. lateralis tempotalis (*Aer*); *am* — (*Aem*); *amp* — ap. medialis posterior (*Aem*); *amq* — ap. medioquadrata (*Aec*); *amr* — ap. mediorostralis (*Aer*); *ams* — ap. mediosuperficialis (*Aes*); *apc* — ap. pterygoidea caudalis (*Pc*); *apl* — ap. pseudotemporalis lateralis (*Pss*); *apo* — ap. postorbitalis (*Aer*); *app* — ap. pseudotemporalis profundus (*Psp*); *aps* — ap. pseudotemporalis superficialis (*Pss*); *aq* — ap. quadrata (*Aec*); *ar* — ap. rostralis (*Aer*); *arp* — ap. rostralis profunda (*Aer*); *asa* — ap. superficialis anterior (*Aes*); *asm* — ap. superficialis medialis; *asp* — ap. superficialis profundus (*Aes*); *avi* — ap. ventralios insertionis (*Pv*); *avo* — ap. ventralios originalis.

Кости: *pt* — pterygoideum, *pl* — palatinum.

Оригинальный рисунок Е.Г. Потаповой.

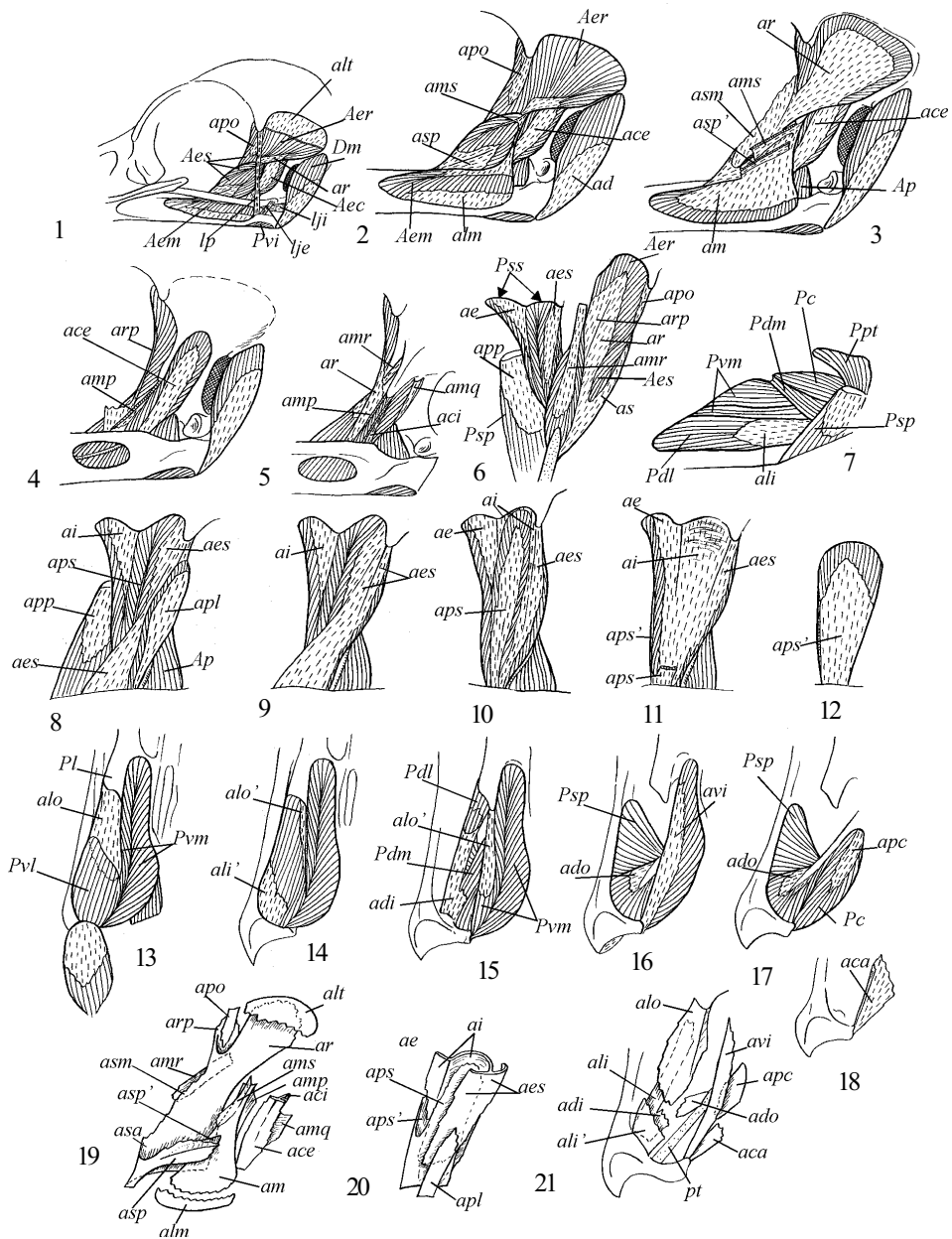


Рис. 1.2. Челюстная мускулатура сибирского жулана *Lanius cristatus*.

1–5, 19 — Наружный аддуктор (*M. adductor mandibulae externus*), вид сбоку; 6 — вид спереди со стороны глазницы; 8–12, 20 — ложновисочный мускул (*M. pseudotemporalis superficialis* (*Pss*) et *profundus* (*Psp*)), вид со стороны глазницы; 7, 13–18, 21 — крыловидный мускул (*M. pterygoideus*), 7 — вид сверху из глазницы, 13–18, 21 — вид снизу; 19–21 — апоневротический каркас.

заметно усложнена, что соответствует представлениям о большой силе сжатия челюстей. Практически все мышцы сложноперистые. По сравнению с другими птицами, у сорокопутов более четко выражена структурированность поверхностной порции наружного аддуктора. Заметно усилены обе части глубокой порции. Ее каудальная часть гипертрофирована. Но наибольшее усложнение проявляется в строении поверхностного ложновисочного и крыловидного мускулов. В их составе появляются дополнительные перистые структуры, что свидетельствует об увеличении числа мускульных волокон и, соответственно, о мощности челюстного аппарата (Мотавадж, 1987).

Следует отметить, что характер дифференцировки челюстной мускулатуры сходен у всех рассмотренных представителей рода. Межвидовые различия проявляются, прежде всего, в размерных характеристиках мышц и в некотором упрощении их внутренней структуры у мелких видов. Это, в принципе, должно коррелировать с межвидовыми различиями по питанию, которые, как правило, связаны с относительными размерами кормовых объектов. И хотя размерный спектр добычи у каждого вида очень широк, в целом размерные классы наиболее предпочитаемой добычи хорошо соотносятся с размерами особей каждого данного вида.

Строение ног у сорокопутов также хорошо отвечает их хищническим наклонностям: цевка сравнительно толстая, сильные пальцы снабжены острыми изогнутыми когтями и мягкими подушечками, позволяющими крепко удерживать пойманную жертву значительных размеров. Строение мускулатуры лап у сорокопутов рода *Lanius* таково, что обеспечивает одновременное сгибание всех трех передних пальцев, что значительно усиливает силу сжатия «кулака». Это — особенность, уникальная среди воробьинообразных птиц. Даже у прочих видов се-

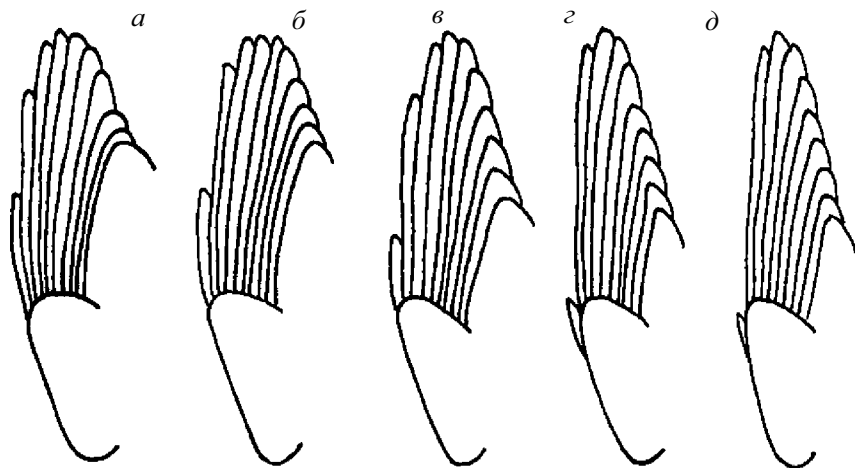


Рис. 1.3. Форма крыльев у некоторых видов сем. Laniidae. а — *Corvinella corvina*, б — *Lanius excubitoroides*, в — *L. excubitor*, г — *L. minor* juv, д — *L. minor* ad. Из: Штегман, 1961.

мейства Laniidae (роды *Corvinella* и *Urolestes*) эта адаптация развита в меньшей степени (Raicow et al., 1980). Сорокопут может удерживать пищу лапой во время еды, а иногда переносит в лапах по воздуху массивную добычу или крупные порции строительного материала для гнезда. Такое поведение наблюдается у крупных сорокопутов (например, у *L. excubitor*), тогда как особи более мелких видов чаще переносят убитых ими позвоночных в клюве. Особи некоторых видов (например, *L. meridionalis*) обладают также способностью неплохо бегать.

Среди других особенностей морфологии сорокопутов, способствующих их хищническим наклонностям, можно назвать вынесенные вперед и сближенные глаза. Эта черта определенно свидетельствует о некоторой тенденции к развитию бинокулярного зрения. В этом отношении у сорокопутов есть некоторое сходство с крупными пернатыми хищниками отряда Falconiformes и, в какой-то мере, с совами (подробнее см. Schupp, 1996). Зрение у сорокопутов превосходное. Показано, что серый сорокопут видит летящего шмеля за 80 м, то есть с такого расстояния, откуда такое насекомое абсолютно невидимо для человека (Cade, 1967: 54).

В крыле сорокопутов насчитывается обычно 10 первостепенных маховых, и лишь у немногих видов есть рудимент кроющего XI махового или даже самого этого пера¹. В числе таких видов семейства Laniidae Штегман (1961) называет сорокопутов желтоклювого *Corvinella corvina* и серого *L. excubitor*. У *L. excubitor*, также как у длиннохвостого сорокопута *L. schach* и сибирского жулана *L. cristatus* X маховое крепится независимо от прочих к вершинной фаланге второго пальца, сохраняющего некоторую подвижность. В противоположность этому, у европейского жулана *L. collurio* на вершинной фаланге второго пальца сидят два маховых — IX и X, причем последнее находится на грани рудимента. Аналогичным образом устроены крылья у сорокопутов красноголового *L. senator* и чернолобого *L. minor*. По мнению Штегмана, здесь мы видим процесс превращения закругленного крыла в острое за счет укорочения X махового, потери им подвижности и превращения, в конечном итоге, в рудиментарную структуру. Штегман связывает эти преобразования с изменением образа жизни видов в процессе эволюции сем. Laniidae. Показано, что африканские виды (такие, как, например, *L. excubitoroides*) и близкий к ним *L. excubitor* филогенетически древнее евразийских. Очевидно, наиболее древние виды рода берут начало от предковых лесных форм сем. Malaconotidae, имеющих закругленное крыло, приспособленное для маневренного полета среди деревьев. У более молодых видов, переходящих к обитанию в открытых ландшафтах и вынужденных совершать длительные перелеты, крыло становится более острым (рис. 1.3).

1.1.2. Размеры и пропорции

Самые мелкие представители р. *Lanius* сопоставимы по размерам с домовым воробьем *Passer domesticus*, будучи подчас даже немного мельче его (африканс-

¹ Рудимент XI махового и его кроющего всегда имеется у видов ряда родов сем. Врановых, филогенетически родственного сорокопутам (Штегман, 1961: 240).