ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2012
XXI



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
745
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XXI

Экспресс-выпуск • Express-issue

2012 № 745

СОДЕРЖАНИЕ

759-768 Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии. Ю. В. МАМКАЕВ

769-780 Экологические факторы, определяющие северные границы ареалов воробьиных птиц Северо-Западной Сибири. В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ

781-783 Зимовка свиристелей *Bombycilla garrulus* в Магадане в 2011-2012 годах. И. В. ДОРОГОЙ

783-784 Залёты кедровки *Nucifraga caryocatactes* в Зайсанскую котловину и предгорья Западного Алтая. К. П. ПРОКОПОВ

784 О летних нахождениях большого скального поползня *Sitta tephronota* в горах Турайгыр. Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ, О. В. БЕЛЯЛОВ, Ф. Ф. КАРПОВ

785-787 Гнездование домового *Athene noctua* и мохноногого *Aegolius funereus* сычей в Наурзуме. Е. А. БРАГИН, А. Е. БРАГИН

787 О гнездовании белоспинного дятла *Dendrocopos leucotos* в столбе линии электропередачи в Калбинском нагорье. Б. В. ЩЕРБАКОВ

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2012
Дата опубликования: 3 апреля 2012

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992
Volume XXI
Express-issue
2012 № 745

CONTENTS

759-768 Homology and analogy as basic concepts of morphology. Yu.V.MAMKAEV

769-780 Ecological factors that determine the northern range limit of passerine birds in North-Western Siberia. V.N.RYZHANOVSKY

781-783 Wintering waxwings *Bombycilla garrulus* in Magadan in the years 2001-2012. I.V.DOROGOY

783-784 Vagrant nutcrackers *Nucifraga caryocatactes* in Zaisan depression and foothills of the Western Altai. K.P.PROKOPOV

784 Summer records of the eastern rock-nuthatch *Sitta tephronota* in the mountains Turaigyr. N.N.BEREZOVIKOV, O.V.BELYALOV, F.F.KARPOV

785-787 Breeding of the little *Athene noctua* and the boreal *Aegolius funereus* owls in the Naurzum. E.A.BRAGIN, A.E.BRAGIN

787 White-backed woodpeckers *Dendrocopos leucotos* nest in a column of power lines in Kalbinsky Highlands. B.V.SHCHERBAKOV

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St.-Petersburg University
St.-Petersburg 199034 Russia

© The Russian Journal of Ornithology, 2012

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **745**: 759-768*

Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии

Ю.В.Мамкаев

Юрий Викторович Мамкаев. Зоологический институт РАН,
Университетская набережная, д. 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 19 января 2012

Методологическую основу морфологии составляет метод сравнения, который состоит в установлении, оценке и классификации сходств и различий между объектами*. При этом главная задача состоит в отыскании сходных черт, что помогает объединять объекты в группы. Но сходство сходству рознь. В морфологии живых объектов обычно различают общность строения, унаследованную от общих предков (гомологию), и независимо приобретённое сходство (аналогию). Однако соотношение унаследованных и независимо приобретённых признаков бывает разным, так что охарактеризовать объекты с этой точки зрения – дело далеко не простое. Высказывались даже соображения о том, что по-разному интерпретируемое понятие гомологии вносит излишние трудности: идентифицировать органы и устанавливать на этой основе родство организмов можно и не прибегая к этому термину, доставшемуся от морфологов додарвиновского периода (Борхвард 1988, 1999). Отчасти это мнение справедливо, тем более что при филогенетических построениях теперь пользуются более удобной системой понятий, предложенной Хеннигом.

И всё же это крайняя точка зрения. Понятие гомологии давно введено в обиход, его дополняет ряд подчинённых понятий, помогающих описывать и классифицировать разные ситуации. В морфологии приходится проводить разнообразные сопоставления, поэтому у сравниваемых форм проявляются самые разные состояния морфологического соответствия и преемственности. В разное время для них предложено множество по-разному классифицированных терминов, отражающих не только различные ситуации, но и разные теоретические позиции авторов (см.: Догель 1938; Бляхер 1976). К сожалению, единой, общепринятой терминологии и классификации до сих пор не разработано. Попробуем разобраться в этой сложной терминологической проблеме.

Понятие гомологии было введено в сравнительную анатомию в сороковые годы XIX века Р.Оуэном, который не ставил своей задачей

* По аналогии с названиями «анатомия» и «сравнительная анатомия» эту науку можно было бы назвать «сравнительной морфологией» (что иногда и делают), но основоположники этой науки, в числе которых был и Гёте, дали ей название «морфология» (см.: Канаев 1963).

решение филогенетических проблем (см.: Канаев 1963; Бляхер 1976; Беклемишев 1994). Оуэн учитывал и аналогию, которой давал функциональное объяснение, а гомологию подразделял на общую (соответствие некой идеальной схеме организации – «архетипу»), специальную (при сравнении частей разных организмов) и сериальную, или гомотипию (при сравнении частей одного и того же организма). Следует заметить, что и в наше время цели морфологических исследований не сводятся только к решению эволюционных и филогенетических проблем.

Как писал В.Н.Беклемишев (1964а, с. 7-8), в биологии наряду с функциональным, экологическим и историческим рассмотрением объектов необходимо и самостоятельное конструктивно-морфологическое их рассмотрение. Этот подход представляет собой часть систематики в широком смысле слова, т.е. часть учения о многообразии живых форм (см. также: Мамкаев 1991, 1996). Дать конструктивно-морфологическое объяснение строения объекта – значит понять, как он сконструирован из составляющих его частей, и установить место этой конструкции во всём многообразии форм, в общей системе морфологического многообразия. С этой целью объект расчленяется на конструктивные единицы, его составляющие (сводится к единицам низшего порядка), что позволяет сравнить его с другими образованиями, сведёнными к тем же единицам. В целом же для разработки любой морфологической системы требуется выявить в исследуемых объектах одинаковые элементы, установить и сравнить законы композиции этих элементов и выяснить, путём каких преобразований достигается на этой основе многообразие форм.

При описании, сравнении и классификации объекты рассматриваются с двух точек зрения – тектологической и архитектонической; соответственно, В.Н.Беклемишев различает две самостоятельные, но дополняющие друг друга дисциплины – тектологию и архитектонику (Беклемишев 1925, 1964а,б, 1994; Мамкаев 1991, 1996).

Рассмотрение биологических объектов с тектологической точки зрения – это аналитическая операция: объекты разлагаются на составные части, эти части сравниваются и сортируются в соответствии с их специфическими особенностями, выявляются типы повторяющихся элементов и связей между ними, даётся классификация элементов и способов их соединений. При этом неважно, где элементы и соединения находятся, как скомбинированы в исследуемых конструкциях. Важен лишь набор строительных единиц (состав объектов) и набор способов соединения единиц друг с другом. И то и другое в совокупности определяет **структуру** объектов, которая характеризуется по свойствам их элементов, по числу элементов и по отношениям между ними (Урманцев 1974, с. 63).

Рассмотрение объектов с архитектонической точки зрения – противоположная операция, синтез. Теперь объекты рассматриваются как целое, реконструируются из тех частей, на которые они мысленно были разложены. Сами части предстают уже как занимающие определённое место в целостной конструкции. Этот подход призван выявить и сопоставить планы строения объектов, правила взаимного расположения их частей, т.е. принципиальные схемы строения объектов, их конструкцию – их **архитектуру**. «Если тектология рассматривает особенности и типы повторяющихся элементов и связей между ними, архитектоника изучает архитектуру, рассматривает те же элементы как неповторяющиеся, как особенные по своему расположению и взаимной связи частей целого» (Беклемишев 1925, с. 11).

Оба аспекта применимы к объектам любого структурного уровня – элемент системы, в свою очередь, можно рассматривать как самостоятельный объект. По существу, мы здесь видим системный подход в его морфологическом выражении.

Как видно из сказанного, морфологи, учитывая эти две точки зрения, должны различать по меньшей мере следующие соотношения между сравниваемыми объектами, требующие отдельных обозначений: 1) соотношение между идентичными (однотипными по своей конструкции) объектами, которые интересуют исследователя только сами по себе или в тектологическом аспекте – как составные части сравниваемых конструкций, без учёта их положения* [гомотипия – понятие, введенное Оуэном, но в интерпретации Беклемишева (1994)]; 2) такое соотношение между идентичными частями сравниваемых конструкций (рассматриваемых с архитектонической точки зрения), при котором рассматриваемые части занимают в конструкциях одинаковое положение (гомология Оуэна и Беклемишева); 3) соотношение между принципиально разными объектами, но сходными по тем или иным особенностям, обусловленным одинаковым биологическим отправлением объектов или одинаковым механизмом их работы (аналогия).

Для разработки классификации конструктивно-морфологических соответствий существенно следующее обстоятельство. При архитектоническом подходе кроме отмеченного отношения (обозначенного как гомология) требуют внимания и такие, при которых одинаковые части занимают **разное** положение в конструкции (не принципиально при этом, одна и та же конструкция рассматривается или разные). В этой связи более приемлемым выходом из терминологического затруднения, на мой взгляд, будет подразделение гомотипий на тектологические и

* Следует напомнить, что объекты, рассматриваемые сами по себе, в свою очередь являются частями других объектов (конструкций следующего структурного уровня), просто в данном случае это не принимается во внимание. Таким образом, между этими двумя ситуациями нет существенной разницы.

архитектонические. Архитектонические гомотипии в свою очередь хорошо подразделяются на гомотопные гомотипии, т.е. на гомологии (общие и специальные), и на гетеротопные гомотипии (сериальные, или метамерные, антимерные, или парамерные – по Якобсхагену и т.п., см.: Бляхер 1976). Исходя из сказанного, в соответствии с тектологическим и архитектоническим способами сравнения объектов можно предложить следующую классификацию соответствий между конструктивно тождественными частями сопоставляемых систем.

1. ТЕКТОЛОГИЧЕСКИЕ ГОМОТИПИИ

Тектологическое соответствие между конструктивно тождественными единицами сравниваемых систем; при тектологическом рассмотрении объектов положение единиц в сравниваемых конструкциях не учитывается.

1.1. Общая тектологическая гомотипия:

Соответствие рассматриваемых единиц определенному классу конструктивных единиц («подведение под определённое таксономическое понятие»: Беклемишев 1994, с. 146).

1.2. Специальная тектологическая гомотипия

Соответствие конструктивно тождественных единиц в одном или в разных конкретных объектах.

2. АРХИТЕКТОНИЧЕСКИЕ ГОМОТИПИИ

Архитектоническое соответствие между конструктивно тождественными единицами сравниваемых систем; при архитектоническом рассмотрении объектов учитывается положение единиц в сравниваемых конструкциях.

2.1. Гомотопная архитектоническая гомотипия = гомология

Соответствие между конструктивно тождественными единицами сравниваемых систем, занимающими в них одинаковое положение.

2.1.1. Общая гомология
(общая гомотопная архитектоническая гомотипия)

Топографическое соответствие единиц рассматриваемого объекта тождественным единицам обобщенной схемы организации, характеризующей данный объект,– единицам его плана строения, морфологического типа.

2.1.2. Специальная гомология
(специальная гомотопная архитектоническая гомотипия)

Соответствие, обозначающее одинаковое положение конструктивно тождественных единиц в сравниваемых объектах.

2.2. Гетеротопные архитектонические гомотипии

Соответствие, обозначающее разное положение конструктивно тождественных единиц в отдельно рассматриваемом объекте или в сравниваемых объектах.

2.2.1. Общая гетеротопная архитектоническая гомотипия

Такое соответствие конструктивных единиц рассматриваемого объекта тождественным единицам той или иной схемы организации, при котором они на схеме занимают другое положение.

2.2.2. Специальная гетеротопная архитектоническая гомотипия

Соответствие, обозначающее разное положение конструктивно тождественных единиц в конкретном рассматриваемом объекте или в сравниваемых объектах.

Под понятие аналогии также попадают разные ситуации. Аналогичные элементы в системах могут рассматриваться не только с тектологической, но и с архитектонической точки зрения. Поэтому аналогии целесообразно классифицировать по той же схеме (подразделять на тектологические и архитектонические, а последние – на гомотопные и гетеротопные). В качестве примера отмечу одну практически важную ситуацию: в одноимённых конструкциях одинаковые места могут занимать разные, но биологически эквивалентные части (это отношение можно обозначить как архитектоническая гомотопная аналогия). Так, по бокам женского полового отверстия у бескишечных турбеллярий наблюдаются раздражающие органы разной природы – либо грушевидные железы, либо сагиттоцисты.

При переходе от конструктивно-морфологического рассмотрения объектов к историческому объяснению их строения для обозначения общности строения, обусловленной происхождением от общих предков, целесообразно, вслед за В.Н.Беклемишевым (1994), использовать введённое Р.Ланкестером понятие «гомогения»*. К сожалению, заменить им термин «гомология», обычно употребляемый именно в этом смысле, будет очень трудно. Но установление чёткой непротиворечивой терминологии – задача большой важности. Так что нужно проявить настойчивость и шаг за шагом вводить предложенную систему понятий.

В практическом отношении представляет интерес классификация понятий, отражающая разную степень эволюционной общности сравниваемых конструкций, т.е. разное соотношение в их эволюции двух отрезков проделанного ими исторического пути: отрезка, пройденного совместно, и отрезка, пройденного ими независимо друг от друга. Полярными соотношениями в этой серии градаций будут идентичность состояний, когда конструкция полностью сложилась у предков («полная гомология» = «гомогения»), и «чистая аналогия», когда сходные конструкции развивались совершенно самостоятельно, имея морфологическое соответствие лишь в самых общих чертах организации. Эти полярные соотношения связаны серией градаций:

полная гомология (= гомогения: Ланкестер 1870†);

неполная гомология: аугментативная – со включением новых частей, дефективная – с утратой частей (Гегенбаур 1899);

«трансформированная» гомология – состояние, в котором одна из сравниваемых конструкций или обе претерпели преобразования вследствие изменения механизма работы;

* Сам Беклемишев, ссылаясь на Ланкестера, допускает неточность: приводит термин Геккеля «гомофилия» (1994, с. 197-198).

† Здесь и далее в данной классификации ссылки приводятся по обзору Л.Я.Бляхера (1976).

гомойология (Плате 1922) (= аналогия гомологическая: Майварт 1870) – подобие образований, возникших независимо в гомологичных органах (например, киль на грудной кости птиц и кротов, теменной гребень гиены и гориллы);

гомоплазия (Ланкестер 1870) – подобие в строении, возникшее независимо на общей морфологической основе (более широкой, нежели оформленный орган: жабры и трахеи, развившиеся независимо из эпидермиса, стволовая нервная система – из плексусной);

чистая аналогия – подобие, возникшее независимо на разной морфологической основе.

Для аналогий В.А.Догель (1938, с. 13) указывает градации по степени сходства: простая аналогия (сходство в самых общих чертах), конвергирующая аналогия (сходство в существенных особенностях строения), конфлюэнция (детальное сходство).

Опора на гомологии (гомогении!) позволяет прослеживать историческую преемственность форм, выяснять родственные отношения между организмами. Сами же гомологии устанавливаются на основе эмпирических критериев, которые систематизированы А.Ремане (Remane 1956, s. 58), но ещё требуют тщательного логического анализа. Они подразделены на главные и вспомогательные. Главные критерии широко известны (критерий положения, критерий специфического качества и критерий переходных форм, или непрерывности). Тем не менее, их стоит привести в формулировке Ремане, поскольку он подчёркивает важные методологические моменты, на которые обычно не обращают внимания:

1. Гомология следует при одинаковом положении в сравниваемых конструкционных системах.
2. Подобные структуры могут быть гомологизированы и безотносительно к одинаковому положениию, если они совпадают по многочисленным особенностям. Уверенность растёт со степенью сложности и соответствия сравниваемых структур.
3. Даже непохожие и различным образом расположенные структуры могут рассматриваться как гомологичные, если между ними установлены промежуточные формы, так что при рассмотрении двух соседних форм выполняются первое и второе условие. За промежуточные формы могут приниматься стадии онтогенеза или ими могут быть настоящие промежуточные формы, взятые из систематики (echte systematische Zwischenformen).

Как видно из приведенных формулировок, первые два критерия дают свидетельства, которые помогают исключить случайные совпадения – в положении, в строении. Иначе говоря, установленные с их

помощью гомологии носят вероятностный характер: чем меньше вероятность случайных совпадений, тем надёжней гомология. Поэтому критерий положения работает лишь на объектах, которые входят в достаточно сложные пространственные конструкции, с хорошо выраженной сетью топографических корреляций, а критерий специфического качества – на объектах, которые сами являются достаточно сложными конструкциями (которые исследователь может оценивать по достаточно сложному набору свойств).

Как мы теперь знаем, сложные конструкции и сложные комбинации элементов присущи даже ультраструктурному и молекулярному уровням (ультраструктуре реснички, корешковому аппарату кинетид в эпидермисе бескишечных турбеллярий, последовательностям в нуклеиновых кислотах и белках). Проблема гомологии на ультраструктурном уровне усиленно обсуждается, причём в филогенетических построениях многие склонны придавать ведущее значение именно ультраструктурным признакам (Rieger, Tyler 1979; Ehlers 1985). Против этого увлечения, однако, следует предостеречь. В принципе ультраструктурные признаки не отличаются от других особенностей, но должны удовлетворять критерию конструктивной сложности. Вместе с тем конструктивная сложность на ультраструктурном уровне – явление сравнительно редкое, тогда как универсальность многих органоидов и чрезвычайно широкое распространение на этом уровне параллелизмов заставляют относиться к гомологизации ультраструктурных признаков с большой осторожностью.

Вероятностный характер трёх вспомогательных критериев гомологии, выделенных А.Ремане, выступает ещё отчётливее. Эти критерии также стоит привести, тем более что они малоизвестны и не обсуждаются. Они сформулированы следующим образом:

1. Даже простые структуры могут трактоваться как гомологичные, если они встречаются у большого числа близких видов.
2. Вероятность гомологии простых структур возрастает при наличии также других сходств, имеющих то же самое распространение у близких видов.
3. Вероятность гомологии признаков уменьшается по мере того, как они все более обнаруживаются даже у неродственных видов.

Эти рекомендации вызывают некоторую неудовлетворённость: методологическое значение гомологии состоит в том, чтобы **по ней** устанавливать родство организмов; в этом же случае она сама устанавливается на основании родства, причём на основании-то довольно шатком (вспомним ряды Вавилова!), поскольку для близких видов весьма характерны параллелизмы. Второй из этих критериев, в сущности, не гомологию сравниваемых структур доказывает, а подводит к мысли доказать родство не по гомологичным органам, а путём выявления

неслучайной, специфической для группы видов комбинации независимых признаков. И всё же в некоторых случаях эти вспомогательные критерии могут оказаться полезными – а именно тогда, когда сопоставлямые объекты интересуют нас сами по себе, когда нужно выяснить, не возникают ли они в тех или иных случаях независимо.

Если логика рассмотренных выше гомологий – это установление тождества с обоснованием вывода о невозможности случайного совпадения, то использование критерия непрерывности – это совершенно иной логический путь. Выстраивание непрерывного ряда между существенно различающимися образованиями – это обоснование **преемственности**. В рядах современных дефинитивных форм преемственность – чисто морфологическая, в онтогенетических рядах – прямая динамика (но онтогенетическая), на палеонтологическом материале – более или менее вероятная реконструкция динамики. В каждом случае проводится экстраполяция: «значит, так шло историческое развитие…».

Итак, по способу доказательства различимы гомология на основе неслучайного сходства и гомология на основе преемственности форм.

Ремане приводит и критерии аналогии (Remane 1956, s. 83-89). Ясно, что это всё показатели, альтернативные критериям гомологии (а третий вспомогательный критерий гомологии, в сущности, указывает на аналогию). Кроме того, в качестве критериев аналогии Ремане рассматривает те факторы, с которыми можно связать независимо приобретённое сходство: сходная среда обитания, сходный образ жизни, сходство органов со специфической функцией (таких как органы зрения, полёта, рули и т.д.). При этом он придаёт большое значение выявлению в разных группах сходных наборов жизненных форм. Одинаковые жизненные формы, составленные из представителей разных таксонов, объединяется в типы жизненных форм. Каждый из таких типов характеризуется определёнными адаптивными признаками. Таким образом, третий вспомогательный критерий Ремане и чёткая экологическая обусловленность сходных особенностей позволяет достаточно уверенно рассматривать эти сходства как аналогии.

В соответствии с задачами исследований гомологиям и аналогиям уделяется различное внимание. Чаще всего прослеживается историческая преемственность форм, так что внимание обращается главным образом на гомологии (гомогении!). Сравнения при этом проводятся как бы «по вертикали» – в пределах групп, связанных непосредственным родством («метод гомологий»). В дополнение к этому подходу с 1920-х годов стали обращать внимание на сходства, возникшие в удалённых друг от друга группах. Возник интерес к аналогиям, сравнениям «по горизонтали» (см.: Догель 1937, 1938). Этот подход («метод аналогий») предпринимается с целью выявить общие закономерности

эволюции форм. В частности, это способ распознать формирующее влияние среды: чтобы распознать его «в чистом виде», нужно отвлечься от филогенетической обусловленности. Широкое распространение аналогий помогает понять причины, обуславливающие независимо приобретённое сходство. Как выясняется, дело не только в сходном образе жизни и в сходных биологических отправлениях. Показательные в этом отношении сопоставления провёл В.А.Догель (1920, 1938, 1951). Так, он сравнивал стрекательные капсулы одноклеточных организмов (таких как миксоспоридии, некоторые динофлагелляты и жгутиконосцы-полимастигиды) и многоклеточных (книдарий и сперматозоидов раков-отшельников). На основании подобных сравнений он пришёл к выводу о двух факторах, обуславливающих независимо приобретённое сходство. Во-первых, это одинаковый механизм работы, а во-вторых,– одинаковая морфологическая основа («одинаковый морфологический субстрат») (Догель 1920, 1938: с. 9-12, 1951: с. 422; см. также: Мамкаев 1983).

Практика показывает, что при проведении широких морфологических сопоставлений нужно обращать внимание не только на сходные типы морфофункциональных устройств, но и на различные. Для правильного понимания характера морфологической эволюции изучения одних аналогий недостаточно. Нужно охватить весь спектр морфофункциональных устройств, используемых для решения той или иной биологической задачи, учесть все способы, которыми может осуществляться данное биологическое отправление. Специфику этого подхода можно обозначить как «метод морфологических спектров» (Мамкаев 1987а, 1991). Этот подход позволяет лучше понять явление аналогий. Для объяснения той или иной аналогии важно представить, какова вероятность независимого появления одинакового механизма работы. Если мы подразделим морфофункциональные системы на простые устройства, то увидим, что на одной морфологической основе может возникнуть лишь несколько устройств, выполняющих равнозначные операции. Отсюда велика вероятность повторений и совпадений (Мамкаев 1983, 1987а, б).

Работа поддержана грантом РФФИ № 99–04–49783.

Литература

Беклемишев В.Н. 1925. Морфологическая проблема животных структур. (К критике некоторых из основных понятий гистологии) // *Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та Перм. ун-та* **3**, прил. 1: 1-74.

Беклемишев В.Н. 1964а. *Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология*. 3-е изд., перераб. и доп.. М.: 1-432.

Беклемишев В.Н. 1964б. *Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2.Органология*. 3-е изд., перераб. и доп. М.: 1-250.

Беклемишев В.Н. 1994. *Методология систематики*. М.: 1-250.

Бляхер Л.Я. 1976. *Проблемы морфологии животных. Исторические очерки*. М.: 1-359.

Борхвардт В.Г. (1988) 2004. Гомология: живое учение или догма? // *Рус. орнитол. журн*. **13** (260): 423-428.

Борхвардт В.Г. 1999. Гомология – что в слове этом... ? // *Методологические проблемы развития зоологии*. СПб.: 15-17.

Догель В.А. 1920. Интересные конвергенции в строении головного органа Trychonymphidae, стрекательных капсул *Polykrikos* и спермиев десятиногих раков // *Тр. Петрогр. общ-ва естествоиспыт*. **51**, 1: 15-25, 37-45.

Догель В.А. 1937. Некоторые перспективы развития советской сравнительной анатомии в связи с её достижениями за последнее время // *Природа* 11: 40-54.

Догель В.А. 1938. *Сравнительная анатомия беспозвоночных*. Л., **1**: 1-400.

Догель В.А. 1951. *Общая протистология*. М.: 1-604.

Канаев И.И. 1963. *Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии*. М.-Л.: 1-299.

Мамкаев Ю.В. 1983. О значении идей В.А.Догеля для эволюционной морфологии // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **109**: 12-36.

Мамкаев Ю.В. 1987а. Проблема параллелизмов и морфологическая радиация // *Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспыт*. **86**, 1: 195-203.

Мамкаев Ю.В. 1987б. Ресничные черви и методологические принципы эволюционной морфологии // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **167**: 4-33.

Мамкаев Ю.В. 1991. Методы и закономерности эволюционной морфологии // *Современная эволюционная морфология*. Киев: 33-55.

Мамкаев Ю.В. 1996. Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // *Журн. общ. биол.* **57**, 2: 40-51.

Урманцев Ю.А. 1974. *Симметрия природы и природа симметрии*. М.: 1-229.

Ehlers U. 1985. *Das phylogenetische System der Plathelminthes*. Stuttgart; New York: 1-317.

Remane A. 1956. *Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Leipzig: 1-364.

Rieger R.M., Tyler S. 1979. The homology theorem in ultrastructural reseach // *Amer. Zool*. **19**: 654-666.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **745**: 769-780*

Экологические факторы, определяющие северные границы ареалов воробьиных птиц Северо-Западной Сибири

В.Н.Рыжановский

Вячеслав Николаевич Рыжановский. Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 марта 202. Екатеринбург. 620219. Россия. E-mail: ryzhanovsky@ecology.uran.ru

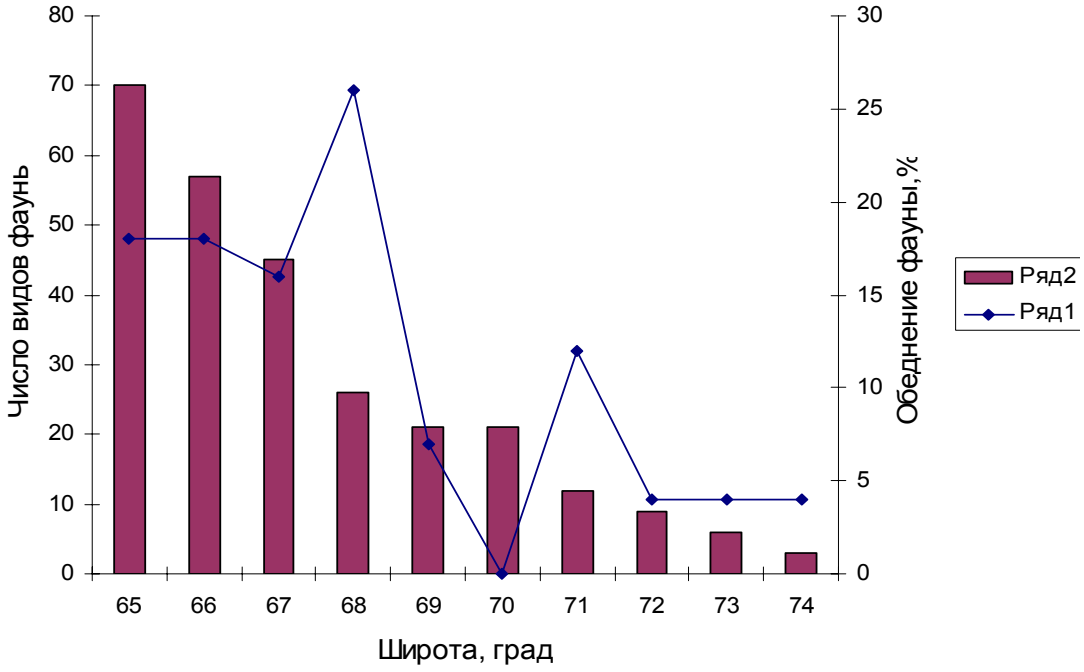
Поступила в редакцию 28 марта 2012

Ареал – это часть земной поверхности или акватории, в пределах которой встречается данный вид организма. Размеры, форма, границы ареала определяются историческими, географическими и экологическими факторами. Факторы, определяющие конфигурацию ареалов следует делить на внешние по отношению к виду и внутренние. Внутренние факторы определяют границы ареала при отсутствии физических, географических и биотических преград, т.е. внешних факторов. Поскольку такие преграды всегда есть, границы ареала представляют область взаимопогашения энергии расширения видовой популяции энергией сопротивления среды. Изменение границ есть следствие смещения области взаимопогашения в том или ином направлении.

Северная граница распространения птиц в приполярных и полярных широтах чаще всего воспринимается как видовая граница холода, что не совсем правильно. Обитатели севера знакомы не только с эпизодическими снегопадами в первой декаде июня, но с изнуряющей жарой июля, тёплым августом. Зона нерегулярных летних холодов и снегопадов начинается в Арктике, южную границу которой С.М.Успенский (1969) проводил по изотерме июля 5°С. Это северные границы материка восточнее Новой Земли и других островов Северного Ледовитого океана, где нередко гнездится всего один вид воробьиных – пуночка *Plectrophenax nivalis*. В Западной Сибири для границы между тайгой и лесотундрой характерно достаточно регулярное гнездование 70 видов воробьиных (см. таблицу). Сокращение видового разнообразия воробьиных птиц к северу от Полярного круга происходит со скоростью 5-6 видов на градус географической широты, причём процесс этот не линейный (см. рисунок). Широ́ты с быстрой утратой части фауны сменяются широтами с почти неизменным видовым составом.

Обеднение видового состава на представленном рисунке рассматривается на примере полуострова Ямал, почти идеально подходящем для такого исследования. Вместе с островом Белый он вытянут с юга на север на 700 км при ширине в широкой его части около 250 км. С учётом Приобской лесотундры, входящей в Субарктику, общая

меридиональная протяжённость территории приближается к 1 тыс. км. Ландшафт на всём протяжении не имеет высотных колебаний, чередование зон и подзон хорошо выражено, близость южных частей территории к Уральскому хребту на авифауне почти не отражается, т.к. из горных видов по восточному склону эпизодически встречается оляпка *Cinclus cinclus* и несколько чаще – горная трясогузка *Motacilla cinerea*. В пределах обсуждаемой территории выделяется зона лесотундры (66-67° с.ш.) и тундровая зона с подзонами кустарниковых (68-69° с.ш.), типичных (70-71° с.ш.) и арктических тундр (72-73° с.ш.). Остров Белый (74° с.ш.) также занят арктическими тундрами. В соответствие с климатическим критерием С.М.Успенского, север полуострова Ямал и остров Белый принадлежат Арктике, но он же относит арктические тундры к Субарктике, что более правильно. Арктических пустынь в секторе Западной Сибири нет.



Число гнездящихся видов воробьиных птиц (ряд 1) на пространстве Западной Сибири от северной тайги (65° с. ш.) до арктических тундр пролива Мылыгина (73° с. ш.) и острова Белый (74° с. ш.) и процесс обеднение фауны (ряд 2) с продвижением к северу.

В пределах выделенной территории отмечаются два порога обеднения фауны: на границах лесотундры и тундры; типичных тундр и арктических тундр (рисунок). Параллельно в пределах лесотундры видовой состав пополняется рогатым жаворонком *Eremophila alpestris*, краснозобым *Anthus cervinus* и сибирским *A. gustavi* коньками, подорожником *Calcarius lapponicus*, пуночкой, у которых южные границы ареалов, по мнению Н.Н.Данилова (1966), определяются пороговыми величинами длительности освещения, стимулирующими развитие гонад и весенней экологической обстановкой.

Условия, определяющие северные пределы широтного распространения птиц Субарктики (не только воробьиных), также обсуждал Данилов (1966). Он отмечал отсутствие прямой связи северных границ ареалов с температурами, но указывал на косвенное ограничивающее влияние температур через кормовые и фенологические условия. Первые могут иметь ограничивающее значение в период прилёта, т.к. продвижение видов на север, связанное с потеплением Арктики в 1950-1960-х годах, не совпадало с темпами изменения кормовых условий. Во втором случае северные границы ареалов определяются условиями, обеспечивающими прохождение цикла размножения, где важно совпадение периода активности гонад с готовностью гнездовых биотопов. Неготовность биотопов и недостаточность корма задерживают начало гнездования. По мере продвижения вида на север задержка может быть такой, что размножение становится невозможным. В противодействие этому у субарктов наблюдается возрастание длительности периода функционирования гонад, частично синхронизирующих готовность биотопов с циклом размножения.

К настоящему времени наши знания об экологии северных птиц возросли. Лучше изучена кормовая база насекомоядных видов и видов со смешанным питанием и их кормовой рацион (Рыжановский, Ольшванг 1974; Ольшванг 1992, 1995). Проведено изучение роли фотопериодических условий Субарктики в формировании северных популяций (Рыжановский 2008), проанализированы территориальные отношения (Рябицев 1993). С другой стороны, достаточно регулярные орнитологические обследования Нижнего Приобья (Данилов и др. 1984; Головатин, Пасхальный 2005; Рыжановский, Пасхальный 2007) и Ямала (Данилов и др. 1984; Головатин, Пасхальный 2008; Соколов, Соколов 2007; Рябицев и др. 1995а,б.; Рябицев, Примак 2006) и даже острова Белый (Дмитриев и др. 2006) позволили не только уточнить границы ареалов, но регистрировать происходящие изменения.

Пределы распространения воробьиных птиц в Нижнем Приобье, на полуострове Ямал и острове Белый

№	Вид	Нижнее Приобье			Полуостров Ямал						Белый
		65°	66°	67°	68°	69°	70°	71°	72°	73°	74°
		Тайга	Лесотундра		Тундры						
1	*Riparia riparia*	●●●	●●●	●●●	●●●						
2	*Hirundo rustica*	●									
3	*Alauda arvensis*	●●●	●●●	●●●							
4	*Eremophila alpestris*		●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●
5	*Anthus trivialis*	●									
6	*Anthus hodgsoni*	●●●	●●●	●							
7	*Anthus pratensis*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●		

Продолжение таблицы

№	Вид	Нижнее Приобье			Полуостров Ямал						Белый
		65°	66°	67°	68°	69°	70°	71°	72°	73°	74°
		Тайга	Лесотундра		Тундры						
8	*Anthus gustavi*			●●●	●●●	●●●	●●●				
9	*Anthus cervinus*		●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	
10	*Motacilla flava*	●●●	●●●	●●●	●●●						
11	*Motacilla citrinella*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●		
12	*Motacilla cinerea**	●●●									
13	*Motacilla alba*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	
14	*Lanius excubitor*	●●●	●●●	●●●							
15	*Sturnus vulgaris*	●●●	●								
16	*Perisoreus infaustus*	●●●	●								
17	*Pica pica*	●●●	●●●	●●●							
18	*Nucifraga caryocatactes*	●●●									
19	*Corvus frugilegus*	●●●	●								
20	*Corvus cornix*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●			
21	*Corvus corax*	●●●	●●●	●●●							
22	*Bombycilla garrulus*	●●●	●●●	●●●							
23	*Cinclus cinclus**	●●●	●●●								
24	*Prunella montanella*	●●●	●●●	●●●	●●●						
25	*Prunella atrogularis*	●●●	●●●								
26	*Locustella certhiola*	●									
27	*Locustella lanceolata*	●●●	●								
28	*Acrocephalus schoenobaenus*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●				
29	*Acrocephalus dumetorum*	●									
30	*Sylvia borin*	●									
31	*Sylvia curruca*	●●●	●●●	●●●							
32	*Phylloscopus trochilus*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●				
33	*Phylloscopus collybita*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●				
34	*Phylloscopus borealis*	●●●	●●●	●●●							
35	*Phylloscopus trochiloides*	●●●	●●●	●●●							
36	*Phylloscopus inornatus*	●●●	●●●	●●●							
37	*Regulus regulus*	●									
38	*Ficedula hypoleuca*	●●●	●								
39	*Ficedula parva*	●●●	●●●	●●●							
40	*Muscicapa striata*	●									
41	*Saxicola tirquata*	●●●	●●●								
42	*Oenanthe oenanthe*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●
43	*Phoenicurus phoenicurus*	●●●	●●●	●●●							
44	*Tarsiger cyanurus*	●●●	●●●								
45	*Luscinia svecica*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●			
46	*Turdus atrogularis*	●●●	●●●	●							
47	*Turdus pilaris*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●				
48	*Turdus iliacus*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●				
49	*Turdus philomelos*	●●●	●●●								

Окончание таблицы

№	Вид	Нижнее Приобье			Полуостров Ямал						Белый
		65°	66°	67°	68°	69°	70°	71°	72°	73°	74°
		Тайга	Лесотундра		Тундры						
50	*Aegithalos caudatus*	●●●									
51	*Parus ater*	●●●									
51	*Parus montanus*	●●●	●●●								
52	*Parus cinctus*	●●●	●●●	●●●							
52	*Parus major*	●●●	●●●								
53	*Sitta europaea*	●●●									
54	*Passer domesticus*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	•			
55	*Passer montanus*	●●●	●●●	●●●	●●●						
56	*Fringilla coelebs*	●●●	●●●	•							
57	*Fringilla montifringilla*	●●●	●●●	●●●							
58	*Spinus spinus*	•									
59	*Acanthis flammea*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	•		
60	*Carpodacus erythrinus*	●●●	●●●	●●●							
61	*Pinicola enucleator*	●●●	●●●	●●●							
62	*Loxia curvirostra*	●●●									
63	*Loxia leucoptera*	●●●	●●●	●●●							
64	*Pyrrhula pyrrhula*	●●●	●●●	●●●							
65	*C. coccothraustes*	●●●									
66	*Emberiza citrinella*	●●●	•								
67	*E. leucocephala*	•									
68	*Emberiza schoeniclus*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●				
69	*Emberiza pallasi*		●●●	●●●	●●●	●●●	●●●				
70	*Emberiza rustica*	●●●									
71	*Emberiza pusilla*	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	•			
72	*Emberiza aureola*	●●●									
73	*Calcarius lapponicus*		●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	•
74	*Plectrophenax nivalis*		•	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●	●●●
	Всего видов	70	57	45	25	21	21	12	9	6	4

* Склон Полярного Урала

На основе имеющихся знаний можно выделить и обсуждать следующие варианты северных границ ареалов: пространственный, биотопический, энергетический, трофический, фотопериодический, фенолого-климатический, этологический.

Вариант пространственной границы имеет место на северной оконечности материка. Тундрами побережья пролива Малыгина, отделяющего остров Белый от полуострова Ямал, ограничено проникновение в Арктику белой трясогузки *Motacilla alba*, краснозобого конька; Территорией острова Белый ограничено проникновение дальше на север рогатого жаворонка, каменки *Oenanthe oenanthe*, подорожника, пуночки (Дмитриев и др. 2006). Последний вид гнездится на самых северных островах Арктики (Успенский 1969), т.е. при наличии пространства суши граница ареала в нашем секторе пролегала бы севернее.

Возможно, севернее пролегали бы границы остальных видов при большей протяжённости полуострова.

Вариант биотопической границы наиболее нагляден при переходе от лесотундры к кустарниковой тундре, что происходит между 67 и 68° с.ш. (рисунок). На Южном Ямале на этой широте исчезают островные разреженные леса (лиственничные редколесья) верховьев рек Байдараты, Щучьей, среднего течения Хадытаяхи, Ядаяходыяхи. Одновременно из фауны выпадают виды, гнездящиеся на деревьях и высоких кустах (серый сорокопут *Lanius excubitor*, малая мухоловка *Ficedula parva*, славка-мельничек *Sylvia curruca*, юрок *Fringilla montifringilla*, щур *Pinicola enucleator*, белокрылый клёст *Loxia leucoptera*, снегирь *Pyrrhula pyrrhula)* и виды-дендрофилы (зелёная пеночка *Phylloscopus trochiloides*, зарничка *Ph. inornatus*, таловка *Ph. borealis*, чернозобый дрозд *Turdus ruficollis* и др.), собирающие корм преимущественно на деревьях и кустарниках и избегающие открытых пространств, а также дуплогнездники – сероголовая гаичка *Parus cinctus*, горихвостка-лысушка *Phoenicurus phoenicurus*. Несомненное влияние оказывает сомкнутость крон. Сибирская лиственница – светолюбивый вид, не образующая густых лесов, поэтому пойменный лес Ядаяходыяхи разрежен и беден такими птицами, как по численности, так и по видовому составу. Пойменные лиственничники загущаются елями, берёзой, рябиной уже в долине Хадытаяхи, одновременно в фауне становятся обычными дендрофилы. На пространстве между северной границей тайги и южной части лесотундры (65-67° с.ш.), помимо перечисленных выше видов, постепенно появляется значительное число северотаёжных птиц (таблица), гнездящихся здесь в отдельные годы; птиц, расширяющих ареал, и даже инвазионных (кедровка *Nucifraga caryocatactes).* В настоящее время в связи с загущением редколесий, стимулированном потеплением климата, число видов, проникающих к границам тундровой зоны, растёт, но северный предел лиственничных лесов и редколесий остаётся на месте. В долине Енисея леса и редколесья проникают на север до 69-й параллели с соответствующим проникновением таёжной авифауны (Рогачёва 1988).

Вторая биотопическая граница на Ямале проходит по северу подзоны типичных тундр. На Ямале, севернее посёлка Мыс Каменный (68°30′ с.ш.), кустарниковые тундры постепенно отступают от побережий, срединная полоса кустарников тянется почти до 71° с.ш. В 1976 году в районе метеостанции Марресале (69°40′ с.ш.) на учётной площадке близ побережья и на маршрутах мной отмечены рогатый жаворонок, белая трясогузка, краснозобый конёк, каменка, подорожник и пуночка, т.к. кустарников выше 30-40 см поблизости не было. Но севернее, в районе посёлка Бованенково (70°20′ с.ш.), на Центральном Ямале, были значительные участки ивняков и ерников высотой 0.8-1 м

и выше, с сомкнутостью крон 0.5-0.8, где видовой состав был существенно богаче. К перечисленным видам добавляются луговой конёк *Anthus pratensis*, желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola*, барсучок *Acrocephalus schoenobaenus*, весничка *Phylloscopus trochilus*, теньковка *Ph. collybita*, варакушка *Luscinia svecica*, чечётка *Acanthis flammea*, камышовая овсянка *Emberiza schoeniclus*, полярная овсянка *E. pallasi*, овсянка-крошка *E. pusilla* (Добринский 1990). За исключением лугового конька, это кустарниковые виды, окончательно выпадающие из фауны с исчезновением таких биотопов между 71 и 72° с.ш.

Вариант энергетической границы применительно к птицам северной тайги обсуждал В.Б.Зимин (1988): размножение вида в конкретном районе возможно при положительном энергетическом балансе, когда, кроме расходов энергии на самоподдержание, пищи хватает на гнездовую (половую) активность. В лесотундре и кустарниковой тундре в гнездовое время, в июле, для насекомоядных воробьиных корма (беспозвоночных), по расчетам Н.Н.Данилова (1974), вполне достаточно. На лесотундровом стационаре Харп биомасса членистоногих почвы, травяного и кустарникового ярусов тундровых участков плакора в гнездовое время достигала 5.610 кг/га насекомых и пауков, 11.900 кг/га дождевых червей. В пойменном лесу биомасса беспозвоночных значительно больше за счёт членистоногих древесного яруса и дождевых червей более толстой подстилки. В тундрах Среднего Ямала биомасса насекомых и пауков была от 1.76 до 3.81 кг/га на разных участках (Ольшванг 1995) без учёта личинок пилильщиков и листоедов на иве. Суммарная биомасса, вероятно, достигает 4-5 кг/га, т.е. незначительно меньше, чем на тундровых участках лесотундры. Поэтому и видовой состав воробьиных Среднего Ямала мало отличается от тундровых участков лесотундры. Чем меньше пищи и разреженнее кормовые объекты на кормовом участке, тем больше должен быть сам участок при увеличении затраты времени и энергии на поиск корма. По мере сокращения биомассы беспозвоночных к северу затраты на доставку корма растут, пара не в состоянии обеспечить кормом выводок, птенцы гибнут, взрослые птицы в последующие годы сюда больше на гнездование не возвращаются.

Вариант трофической границы. Видов со специализированным питанием в лесотундре и тундрах практически нет. Исключение составляют клесты – еловик *Loxia curvirostra* и белокрылый. Первый нерегулярно гнездится в южных пределах лесотундры, второй – в пределах всей лесотундры в урожайные на семена хвойных годы, т.к. семенами они выкармливают и птенцов. Наиболее северная установленная точка гнездования еловиков – нижнее течение реки Войкар (Коловатин 1999), гнездование белокрылых клестов наблюдали на Хадытаяхе (Данилов и др. 1984). Вероятно, гнездятся они и в самом северном

лиственничном островном лесу Ямала, расположенном в пойме реки Ядаяходыяха, т.к. встречены там летом.

Только беспозвоночными питаются взрослые птицы и выкармливают птенцов все северные славки и ласточки; полностью растительноядная обыкновенная чечевица *Carpodacus erythrinus*, преимущественно растительноядная чечётка; овсянки, будучи взрослыми, питаются в зависимости от сезона семенами и беспозвоночными в разной пропорции, но птенцов кормят только беспозвоночными или с небольшим добавлением семян птенцам старшего возраста. Трясогузки и коньки весной и осенью также в небольшом количестве едят семена. У этих птиц известных ограничений по рациону при продвижении на север нет. Но чечевица на севере связана с жимолостью, в кустах которой она часто устраивает гнёзда и зеленью которой кормит птенцов. Кустов жимолости много в долине Хадытаяхи, мало в долине Ядаяходаяхи, что совпадает со встречаемостью чечевиц: они малочисленны в первом районе, эпизодически встречаются и, возможно, иногда гнездятся во втором.

При изучении питания птенцов лугового и краснозобого коньков в лесотундре выявлены небольшие различия между видами в величине кормовых объектов: свыше 50% насекомых и пауков в пробах корма краснозобых коньков весили 3-12 мг; в пробах корма луговых коньков преобладали (свыше 50%) беспозвоночные с массой 12-48 мг (Рыжановский 1977). Возможно, частично этим объясняются различия в распространении: луговых коньков – до пределов типичных тундр, краснозобых – до северных пределов полуострова. Крупных насекомых в арктических тундрах мало, но мелких двукрылых ещё достаточно.

Граница ареала желтоголовой трясогузки совпадает с границей ареала лугового конька, но в отличие от малочисленных на Среднем Ямале коньков, плотность гнездования трясогузок высока (Добринский 1997). В 1988-1990 годах в среднем течение реки Сеяха-Мутная в травяно-моховых ивняках водоразделов учтено 13.6 (1.7-36.8) пар на 1 км^2. Такая же плотность гнездования в биотопах поймы: в травяно-моховых ивняках 13.8 (6.0-23.4) пар/км^2. К северу и югу плотность гнездования трясогузок снижается. Вероятной причиной этого является значительная биомасса личинок типулид в сырых биотопах района, которые относятся к основным объектам питания желтоголовых трясогузок (Рыжановский 2012, в печати).

Ласточки-береговушки *Riparia riparia* питаются летающими насекомыми, прежде всего комарами. В лесотундру они прилетают в течение второй декады июня, вылупление птенцов совпадает с массовым вылетом кровососущих комаров Culicidae и звонцов Chironomidae, причём в этот период биомасса комаров высока не только в лесотундре, но и по всей подзоне кустарниковых тундр. Береговушки гнездятся до

середины подзоны, до среднего течения Юрибея, не испытывая недостатка в береговых обрывах и севернее. Период массового лёта комаров на Среднем Ямале продолжается до конца июля, затем их сменяют мошки Simulidae, также многочисленные, но слишком мелкие. К моменту вылета птенцов биомассы комаров, вероятно, становится недостаточно. При резком ухудшении погоды, весьма обычном в тундровой зоне, комары не летают, птицы гибнут и не восполняют приграничную часть популяции. Тёплый июль и начало августа некоторых лет вновь восстанавливают численность береговушки.

Вариант фотопериодической границы. Фотопериод, как фактор, влияющий на распространение птиц в широтах близ Полярного круга, где зимой день длится 2-4 ч, летом 22-24 ч, действует в течение обоих сезонов. Все неперелётные воробьиные в условиях полярной ночи корм отыскивать не могут, но в состоянии это делать в утренних сумерках при освещённости больше 0.5-3 люкс (Пасхальный 1986). В середине дня в конце декабря в лесотундре кормовой день длится около 5 ч, что достаточно для получения энергии с пищей на долгую зимнюю ночь. Поэтому на широте Полярного круга видовой состав воробьиных достаточно велик. В Нижнем Приобье он включает сероголовую гаичку *Parus cinctus*, обыкновенную чечётку, белокрылого клеста, сороку *Pica pica*, кукшу *Perisoreus infaustus*, ворона *Corvus corax*, домового *Passer domesticus* и полевого *Passer montanus* воробьёв. В небольшом числе зимуют большая синица *Parus major* и пухляк *Parus montanus*, изредка – московка *Parus ater*, поползень *Sitta europaea*, щур *Pinicola enucleator*, снегирь *Pyrrhula pyrrhula*; на незамерзающих участках рек Полярного Урала – оляпка. На север эти виды проникают до оконечности островных лесов (68° с.ш.), т.е. почти до области полярной ночи. Севернее всех видов на Среднем Ямале встречается домовый воробей, который всю зиму проводит в ангарах для техники, где достаточно тепло, присутствуют остатки еды рабочих и круглосуточное или дневное электрическое освещение.

Круглосуточный летний «полярный» день встречает мигрантов в Субарктику близ 65-й параллели. В зависимости от порога чувствительности гонад к освещению (Данилов 1966), они могут достигнуть необходимой величины уже на юге, или на севере, или в пределах всей Субарктики. В Приобской лесотундре среди отстрелянных и погибших при отловах птиц в первую пятидневку с начала прилёта максимальный вес семенников был зафиксирован у самцов жёлтой трясогузки *Motacilla flava*, таловки и юрка – видов, продвижение которых на север ограничено лесотундрой, т.е. границей может быть не только биотоп, но и потребность в немедленном гнездовании. Вероятно, стимулирующее действие полярного дня ограничивает расширение ареала у северотаёжных видов. Таких птиц довольно много (таблица), возможно,

по этой причине они только заходят в южную лесотундру. Самцы видов, граница ареала которых проходит по Среднему и Северному Ямалу, по прилёте в лесотундру имели недоразвитые семенники. Их увеличение до максимального веса во вторую-третью пятидневки после начала прилёта вида отмечено у лугового и краснозобого коньков, варакушки, веснички, овсянки-крошки; в четвёртую пятидневку – у камышовой овсянки и подорожника (Рыжановский 2001). К включению в размножение они ещё не готовы. Гнездовые участки в тундровой зоне эти птицы начинают занимать через несколько дней от появления в лесотундре, по мере продвижения тепла, проходя одновременно световую стимуляцию. Ограничивающее действие фотопериода у субарктов (краснозобого конька, подорожника), вероятно, влияет на южную границу ареала у освоивших Субарктику и на северную границу – у проникающих в нее видов.

Вариант фенолого-климатической границы. Птицы прилетают в гнездовой район к моменту готовности биотопов или появления корма, как правило, с началом периода круглосуточных положительных температур. Средняя продолжительность этого периода на широте Салехарда (Нижнее Приобье, 66.5° с.ш.) составляет 94 дня; на широте посёлка Тамбей (Северный Ямал, 71° с.ш.) – 51 день (Орлова 1962). Простое суммирование времени, необходимого северным воробьиным на занятие участков, формирование пар, гнездование, линьку, подготовку к отлёту, демонстрирует его дефицит в лесотундре и тем более в тундре. В частности, в безморозный сезон северной лесотундры полностью укладывается летняя часть годового цикла (от прилёта первых птиц до отлёта последних) береговой ласточки, жёлтой трясогузки, таловки и чечевицы. Единой для всех четырёх видов является и граница распространения – до кустарниковых тундр. При этом наблюдается сокращение продолжительности пребывания этих птиц в гнездовом районе, которое сопровождается такими явлениями, как переносом линьки на зимний период (береговая ласточка и чечевица), сокращением полноты послебрачной линьки и переносом постювенальной линькой на зиму (таловка), совмещением послебрачной линьки с насиживанием и выкармливанием и совмещением постювенальной линьки с миграцией у жёлтой трясогузки (Рыжановский 2005). Птицы, граница ареала которых проходит по Среднему Ямалу, отлетают во второй-третьей декаде августа, совмещают линьку с миграцией. В арктических тундрах Северного Ямала лето продолжается меньше двух месяцев. Гнездящиеся там белые трясогузки, краснозобые коньки, обыкновенные каменки для успешного размножения и своевременного отлёта должны прилетать и гнездиться в фенологически более ранние сроки, чем в лесотундре и южной тундре, совмещать выкармливание птенцов с послебрачной линькой; постювенальную линьку совмещать с миграцией;

иметь высокие темпы линьки при круглосуточном полярном дне. Всё это имеет место, поэтому через Средний Ямал птицы летят не позднее начала сентября, а через лесотундру – во второй половине сентября. То же самое следует сказать и о рогатых жаворонках и подорожниках. Несмотря на доминирование в осеннем рационе семян растений, т.е. меньшую зависимость от осенней бескормицы, лапландские подорожники летят одновременно с коньками и трясогузками, рогатые жаворонки несколько позднее, перед пуночками, которые не стремятся убежать от наступления зимы.

Вариант этологической границы. Жёлтые трясогузки отличаются достаточно высокой плотностью гнездования в лесотундре Западной Сибири, низкой плотностью на юге подзоны кустарниковых тундр. На Ямале граница ареала в настоящее время проходит широте 68° 20′ с.ш., при отсутствии явных ограничений распространению вида в тундры Ямала со стороны гнездовой экологии, периода положительных температур и при достаточной обеспеченности пищей. Особенностью вида является неравномерность пространственного распределения, парцеллярность. В лесотундре на экскурсиях по достаточно однообразному ландшафту участки с высокой численностью жёлтых трясогузок сменялись участками, где эти птицы полностью отсутствовали. Как правило, центром такой парцеллы (клуба) является лиственница, высокий куст ольхи, ерника на бугре. На Южном Ямале, на широте озёр Ярро-то, одиночных лиственниц уже нет, куртины ольхи на буграх также исчезают, ерник растёт только в поймах и оврагах, что не подходит для образования клубов.

★ ★ ★

Изложенные варианты границ, вероятно, можно дополнить, но незначительно. Естественно, в «чистом виде» они встречаются редко. Любая граница определяется совокупным действием факторов, один из которых может являться ведущим.

Литература

Головатин М.Г. 1999. Птицы бассейна реки Войкар // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье, и Западной Сибири*. Екатеринбург: 75-81.

Головатин М.Г., Пасхальный С.П. 2005. *Птицы Полярного Урала*. Екатеринбург: 1-564.

Головатин. М.Г., Пасхальный С.П. 2008. Современное состояние орнитофауны долины р. Юрибей (Южный Ямал) и перспективы создания в бассейне реки природного парка // *Науч. вестн. ЯНАО* **8 (60)**: 81-102.

Данилов Н.Н. 1966. *Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике Т. 2. Птицы*. Свердловск: 1-140.

Данилов Н.Н. 1974. Птицы и членистоногие в биогеоценозах стационара «Харп» // *Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре*. Свердловск: 158-161.

Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1984. *Птицы Ямала*. М.: 1-338.
Дмитриев А.Е., Емельченко Н.Н., Сладкевич В.Я. 2006. Птицы острова Белого // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 57-65.
Зимин В.Б. 1988. *Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: 1-184.
Ольшванг В.Н. 1992. *Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала*. Екатеринбург: 1-103.
Ольшванг В.Н. 1995. Беспозвоночные животные // *Природа Ямала*. Екатеринбург: 325-337.
Орлова В.В. 1962. *Климат СССР*. Л., **4**: 1-359.
Добринский Л.Н. (ред.). 1997. *Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа*. Екатеринбург: 1-191.
Пасхальный С.П. 1986. *Зимняя фауна и экология птиц населенных пунктов Нижнего Приобья*. Деп. в ВИНИТИ 1.07. 86. № 4741 – В.
Рогачёва Э.В. 1988. *Птицы Средней Сибири*. М.: 1-309.
Рыжановский В.Н. 1977. Экология лугового и краснозобого коньков на Ямале // *Сравнительна экология фоновых птиц ямальской тундры*. Свердловск: 3-25.
Рыжановский В.Н. 2001. Гнездовой сезон как часть годового цикла жизни воробьиных птиц Субарктики // *Гнездовая жизнь птиц*. Пермь: 4- 24.
Рыжановский В.Н. 2005. Сроки и продолжительность сезонных явлений годового цикла жизни воробьиных Субарктики на примере птиц Нижнего Приобья // *Сиб. экол. журн.* 3: 475-487.
Рыжановский В.Н. 2008. Роль фотопериодических условий в жизни воробьиных птиц высоких широт // *Зоол. журн.* **87**, 6: 732-747.
Рыжановский В.Н., Ольшванг В.Н. 1974. Питание птенцов лугового и краснозобого коньков в условиях Субарктики // *Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре*. Свердловск: 162-166.
Рыжановский В.Н., Пасхальный С.П. 2007. Динамика населения птиц Нижнего Приобья в связи с глобальным потеплением климата // *Науч. вестн. ЯНАО* **6 (50)** 2: 58-74.
Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-296.
Рябицев В.К., Алексеева Н.С., Поленц Э.А., Тюлькин Ю.А. (1995) 2009. Авифаунистические находки на Среднем Ямале // *Рус. орнитол. журн.* **18** (481): 742-744.
Рябицев В.К., Тарасов В.В., Искандеров А.К. 1995. К распространению птиц на северо-востоке Ямала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 66-69.
Рябицев В.К. Примак В.А. 2006. К фауне птиц Среднего Ямала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 184-190.
Соколов. В.А., Соколов А.А., Кастел П., Плезанс Б. 2007. К орнитофауне юго-запада Ямала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 234-236.
Успенский С.М. 1969. *Жизнь в высоких широтах. На примере птиц*. М.: 1-455.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **745**: 781-783*

Зимовка свиристелей *Bombycilla garrulus* в Магадане в 2011-2012 годах

И.В.Дорогой

Игорь Викторович Дорогой. Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан, Россия.
E-mail: dor_1955@ibpn.ru

Поступила в редакцию 2 апреля 2012

Свиристель *Bombycilla garrulus* – один из самых симпатичных обитателей северо-восточных ландшафтов. Редкий в природной обстановке (Кречмар и др. 1978), данный вид в начале зимнего периода – довольно частый гость в населённых пунктах северо-востока Азии и, в частности, в Магадане (Наземные позвоночные… 2005).



Рис. 1. Свиристель *Bombycilla garrulus* кормится плодами рябины *Sorbus sibirica*. Магадан, 8 января 2012. Фото автора.

Как правило, свиристели в Магадане и его окрестностях держатся недолго. Так, в начале 2010 года они наблюдались в городе с 10 января по 3 марта, при этом основная масса птиц (до 500 особей ежедневно) встречалась в центральной части города в период с 16 по 18 января (Дорогой 2011). В конце 2010 года свиристели в городе наблюдались с 2 ноября по 8 декабря, при этом основная масса птиц (до 100-200 особей ежедневно) была встречена в период с 25 по 30 ноября. В начале весны 2011 года мы не видели в городе ни одного свиристеля, однако

25 марта встретили небольшую (около 20 особей) стайку этих птиц в тополево-чозениевом лесу в низовьях реки Ола на окраине одноимённого посёлка.



Рис. 2. Свиристели *Bombycilla garrulus* едят снег на крыше.
Магадан, 17 марта 2012. Фото А.В.Кондратьева.

Зимой 2011/12 года, по-видимому, одна и та же небольшая стайка свиристелей численностью от 20 до 26 особей (в среднем 23), регулярно наблюдалась нами в центральной части города Магадана в период с 17 декабря 2011 по 17 марта 2012, при этом с 18 декабря по 21 февраля – практически ежедневно. Птицы кормились плодами рябины *Sorbus sibirica* (рис. 1), а после кормления отдыхали на ветвях тополей *Populus squaveolens* и лиственниц *Larix cajanderi* и периодически наведывались на крыши зданий, где в небольших количествах глотали снег (рис. 2). Последний раз упомянутая группа свиристелей наблюдалась 17 марта 2012 на юго-западной окраине города (А.В.Кондратьев, устн. сообщ.). Таким образом, впервые за все годы наблюдений отмечена зимовка свиристелей в Магадане. Одной из возможных причин этого явления, возможно, послужила необычайно малоснежная зима 2011/12 года.

Выражаю искреннюю признательность А.В.Кондратьеву (ИБПС ДВО РАН, Магадан) за предоставленные сведения.

Литература

Дорогой И.В. 2011. Массовое появление свиристелей *Bombycilla garrulus* в Магадане зимой 2009/2010 года // *Рус. орнитол. журн.* **20** (709): 2390-2393.

Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.В. 1978. *Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР*. М.: 1-196.
Наземные позвоночные Северо-Востока России. 2005. Магадан: 1-316.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **745**: 783-784*

Залёты кедровки *Nucifraga caryocatactes* в Зайсанскую котловину и предгорья Западного Алтая

К.П.Прокопов

Константин Павлович Прокопов. Восточно-Казахстанский государственный университет имени Аманжолова. Усть-Каменогорск, Казахстан

Поступила в редакцию 17 марта 2012

Кедровка *Nucifraga caryocatactes* – типичный обитатель горной тайги Казахстанского Алтая, где предпочитает леса с участием сибирского кедра, ели, пихты и лиственницы. В неурожайные годы залетает в осенне-зимнее время в алтайские предгорья в долине Иртыша (Сушкин 1938; Гаврин 1974; Березовиков и др. 2007). Ещё реже появляется в Зайсанской котловине.

Так, в середине 1960-х годов залётная кедровка отмечена мной осенью в полупустынной зоне на востоке Зайсанской котловины, в селе Буран, расположенном на правом берегу Чёрного Иртыша. Птица сидела во дворе дома на плетне, позволяя приблизиться к ней для фотографирования. Более точную дату этой встречи привести невозможно из-за утраты дневника тех лет.

В сентябре 1988 года ещё одна залётная кедровка встречена мной на пустынной сопке Ашутас в 18 км восточнее села Буран, на правобережной окраине поймы Чёрного Иртыша.

Новый случай залёта кедровки в предгорья Западного Алтая отмечен мной 14 декабря 2011 в долине Иртыша в южных окрестностях города Усть-Каменогорска. Одиночная кедровка долго отдыхала на яблоне около кирпичного здания, потом стала прыгать по веткам и клевать плоды дички. Эта встреча документирована фотографиями. Неподалёку в кронах деревьев также держались сороки *Pica pica*, серые вороны *Corvus cornix*, чёрнозобые дрозды *Turdus atrogularis*, рябинники *Turdus pilaris*, поползни *Sitta europaea*, большие синицы *Parus major*, полевой воробей *Passer montanus* и белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos*.

Литература

Березовиков Н.Н., Самусев И.Ф., Хроков В.В., Егоров В.А. 2007. Воробьиные птицы поймы Иртыша и предгорий Алтая. Часть 2 // *Рус. орнитол. журн.* **16** (372): 1063-1094.

Гаврин В.Ф. 1974. Семейство Вороновые – Corvidae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **5**: 41-121.

Сушкин П.П. 1938. *Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии*. М.; Л., **2**: 1-436.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **745**: 784*

О летних нахождениях большого скального поползня *Sitta tephronota* в горах Турайгыр

Н.Н.Березовиков, О.В.Белялов, Ф.Ф.Карпов

*Второе издание. Первая публикация в 2002**

Будучи довольно обычной гнездящейся птицей в западных отрогах Джунгарского Алатау (Малайсары, Архарлы, Чулак, Матай, Катутау, Калканы), большой скальный поползень *Sitta tephronota* совершенно отсутствовал на левобережье реки Или в опустыненных горах Богуты, Сюгаты и Турайгыр (северо-восточные отроги Заилийского Алатау, Северный Тянь-Шань), хотя здесь имеются благоприятные условия для его обитания. Этот орнитологический феномен до сих пор остаётся не объяснённым.

Нами большой скальный поползень впервые встречен 8 июля 1996 в Красном каньоне Чарына. Это была самостоятельная молодая птица, что позволило предположить возможность гнездования этого вида в примыкающих восточных отрогах Турайгыра. В 2001 году в этих же местах, в 3 км восточнее ущелья Аласы, 17 июля наблюдали двух взрослых поползней, беспокойно державшихся в скалах. Не исключено, что в последнее десятилетие большой скальный поползень появился на гнездовании в этих горах.

* Березовиков Н.Н., Белялов О.В., Карпов Ф.Ф. 2002.О летних нахождениях большого скалистого поползня в горах Турайгыр // *Каз. орнитол. бюл. 2002:* 115.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **745**: 785-787*

Гнездование домового *Athene noctua* и мохноногого *Aegolius funereus* сычей в Наурзуме

Е.А.Брагин, А.Е.Брагин

Евгений Александрович Брагин. Наурзумский государственный заповедник, ул. Тарана, д. 165, кв. 12, Кустанай, 110000 Казахстан. E-mail naurzum@mail.ru
Александр Евгеньевич Брагин. Ростовский государственный биосферный заповедник, Россия

Поступила в редакцию 26 марта 2012

Северная граница ареала домового сыча *Athene noctua* в Казахстане известна в самых общих чертах: распространён от восточного побережья Каспийского моря и долины Урала до восточной окраины Балхаш-Алакольской впадины (Гаврилов 1999). Ближайшие к Наурзуму места гнездования зарегистрированы в городе Челкар и посёлке Иргиз в Северном Приаралье (Осмоловская 1953; Гаврин 1962). В Кустанайской же области, включая южный Тургай, до недавнего времени не было известно даже встреч этой совы (Сушкин 1908; Рябов 1982).

Впервые в районе Наурзумского заповедника домовый сыч отмечен в посёлке Докучаевка (ныне Караменды) в 1994 году, когда в начале апреля наблюдался самец, в течение недели токовавший в углу складского здания. В месте, где он сидел, вывалилось несколько кирпичей, и обнажилась торцевая часть перекрытия с отверстием внутренней полости. Обстоятельства позволяли предполагать возможность гнездования, но сыч исчез и больше не появлялся.

Второй раз домовый сыч отмечен в этом посёлке 19 сентября 2006 финскими орнитологами. Взрослая птица сидела у ниши в верхней части заброшенного здания. В таких же условиях состоялась и третья встреча 24 марта 2008 (Тимошенко 2009).

В начале июля 2009 года домового сыча, сидевшего на перекрытии частично разобранного дома северо-западнее посёлка, наблюдали несколько вечеров подряд. Вечером 14 июля на краю наружной стены сидели три птицы – как оказалось, взрослый домовый сыч и два оперённых птенца, которые скрылись в отверстии перекрытия. Вечером 16 июля все трое опять сидели на стене, но вслед за взрослым слетел и один из молодых, а второй птенец опять укрылся в отверстии, где и был пойман. Гнездо оказалось в 50-60 см от края отверстия, дальше труба была забита цементным раствором. Довольно толстая выстилка состояла из сухой травы, перьев и шерсти. Вокруг входа лежали надкрылья жуков-навозников, перья перепела *Coturnix coturnix* и мелкой воробьиной птицы. Последний раз одного сыча, скрывшегося в плите

при приближении, видели 26 сентября 2009. Затем ни в 2010, ни в 2011 году домовых сычей на этом месте не оказалось, не нашли их и в других развалинах, подходящих для устройства гнезда.

Гнездование мохноногого сыча *Aegolius funereus* в Казахстане ограничено районами Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау и Алтая, известны также гнездовые находки в ленточных борах Прииртышья и борах Кокчетавского нагорья (Гаврин 1962; Гаврилов 1999). Для территории современной Кустанайской области П.П.Сушкин (1908) по материалам А.Н.Зарудного и П.С.Назарова сообщал о залётах мохноногого сыча в область островных лесов в период осенних и зимних кочёвок. Несколько залётов в 1970-1980-е годы известно и в Наурзуме, а чучело мохноногого сыча, добытого в первой половине 1970-х годов, демонстрировалось в музее заповедника.

Первое гнездо мохноногого сыча в Наурзумском бору было обнаружено 7 мая 2010 при чистке гнездовых ящиков, развешенных для кобчиков. В нем находилось 5 птенцов и наклюнутое яйцо размерами 32.1×26.8 мм. Два старших птенца, величиной со скворца, были в пеньках перьев по всему телу, у двух самых младших ещё не открылись глаза. В лотке лежала голова полёвки. Гнездовой ящик представлял собой увеличенный скворечник размерами 25×25×35 см с круглым летком и располагался в нижней части кроны старой сосны на высоте около 4.5 м от земли. При повторной проверке 21 мая в гнезде было 4 птенца: два оперяющихся тёмно-бурых, третий чуть меньше, а четвёртый в пуху с полуоткрытыми глазами. Из остатков добычи лежали ноги и хвост емуранчика *Scirtopoda telum*. Вылетевшая из гнезда самка на этот раз села на ветку в 7-8 м и позволила хорошо рассмотреть себя и сфотографировать. 16 июня молодые сычи уже покинули гнездо.

В 2011 году мохноногие сычи заняли ящик в 300-350 м от места гнездования в прошлом году. При первой проверке 18 мая в гнезде обнаружены 6 разновозрастных птенцов, старший в пеньках перьев на спине и крыльях, младший – ещё слепой, не старше 2-3 дней. К 31 мая в гнезде оставался только один птенец в кисточках. Из остатков добычи отмечены свежие голова и хвост емуранчика и плечевой пояс мелкой птицы.

Участок бора, где гнездились мохноногие сычи, расположен в восточной части массива, граничащей со степью и системой озера Аксуат. Лес состоит здесь из мозаики старовозрастных сосняков и больших остепнённых полян и луговых западин с зарослями кустарников по краям. Развешенные гнездовые ящики были двух типов: с круглым летком и прямым вырезом верхней половины передней стенки. Они размещались в 2009 году в приопушечной полосе глубиной до 500 м для привлечения кобчиков *Falco vespertinus*.

Литература

Гаврилов Э.И. 1999. *Фауна и распространение птиц Казахстана*. Алматы: 1-198.

Гаврин В.Ф. 1962. Отряд Совы – Striges // *Птицы Казахстана*. Алма- Ата, **2**: 708-778.

Осмоловская В.И. 1953. Географическое распределение хищных птиц равнинного Казахстана и их значение в истреблении вредителей // *Тр. Ин- та геогр. АН СССР* **54**: 42-50.

Рябов В.Ф. 1982. *Авифауна степей Северного Казахстана*. М.: 1-176.

Сушкин П.П. 1908. Птицы Средней Киргизской степи (Тургайская область и восточная часть Уральской) // *Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи*. Отд. зоол. **8**: 1-803.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск **745**: 787*

О гнездовании белоспинного дятла *Dendrocopos leucotos* в столбе линии электропередачи в Калбинском нагорье

Б.В.Щербаков

Второе издание. Первая публикация в 2007[*]

Известно, что белоспинные дятлы *Dendrocopos leucotos* гнездятся в лиственных деревьях, выдалбливая свои дупла преимущественно в гнилых берёзах на высоте 2-4 м (Гаврин 1970). В широкой остепнённой долине в 4 км от горы Медведка и в 5-7 км от села Бестерек на речке Урунхай, на линии электропередачи, ведущей к кошарам крестьянского хозяйства, 24 мая 2007 у вершины деревянного столба на высоте более 6 м замечено два дупла, выдолбленных в 60-70 см друг от друга. В верхнем дупле находились птенцы белоспинного дятла. Это было установлено путём наблюдений за взрослыми птицами, носящими в гнездо корм.

Литература

Гаврин В.Ф. 1970. Отряд Дятлы – Picariae // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, **3**: 89-129.

[*] Щербаков Б.В. 2007. О необычном гнездовании белоспинного дятла в Калбинском нагорье // *Каз. орнитол. бюл. 2007:* 149.