

## О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО АИСТА (*CICONIA BOYCIANA*)

С.В. Винтер

Рабочая группа по журавлям Евразии; Ziegelhuettenweg 58, Frankfurt am Main, 60598, Germany  
Crane Working Group of Eurasia; Ziegelhuettenweg 58, Frankfurt am Main, 60598, Germany  
✉ sergej.winter@onlinehome.de

Андрею Меженному посвящается

**About taxonomic status of the Oriental Stork (*Ciconia boyciana*). - S.V. Winter. - Berkut. 27 (2). 2018.** - Although the opinion about species independence of the Oriental Stork prevailed among ornithologists since early 1990s, the substantiation of this status were not published. We analysed own and literature data as well as museum collections in order to argue this point of view. We studied the Oriental Stork in the Middle Amur Area in 1974–1978. Collections of 21 museums were worked up. In the paper we described the history of research of the species, analysed data on morphology, breeding biology, behaviour, feeding of three forms of Eurasian white storks (*C. c. ciconia*, *C. c. asiatica* and *C. boyciana*), *C. maguari* and *C. nigra*. External morphological traits of these species were traced in ontogenesis. We analysed also the sexual dimorphism of storks, shapes and proportions of their bills, correlations between external morphological parameters, the size of full clutch, measurements of eggs and their geographical variations in different populations of the Oriental Stork. Peculiarities of signalling behaviour of White and Oriental Storks were described. Taking into account the difficulties is assessment of ancestral relationships of allopatric forms, we analysed the role of «good» species (White, Black and Maguari Storks) and problematic forms (White and Oriental Storks) in biocenoses. These roles were shown to be very similar in Black, Oriental and Maguari Storks, whereas considerably differed in the European White Stork. The analysis of the entire complex of morpho-biological traits allows us to confirm the existence of two subspecies of the White Stork (*C. c. ciconia* and *C. c. asiatica*), but insufficient knowledge of these traits in six subranges of the species does not rule out future description of its new forms. Nevertheless, superficial resemblance of adult White and Oriental Storks indicate their relatively old divergence from an ancestral form. The entire complex of their morpho-biological traits suggests that these forms are «good» species, *C. ciconia* (Linnaeus, 1758) and *C. boyciana*, Swinhoe, 1973. Possible reference to Amadon's superspecies concept (Amadon, 1966; Winter, 1986) makes no changes to unambiguity of the situation. [Russian].

**Key words:** Ciconiini, species, breeding range, morphology, ecology, breeding, feeding, role in ecosystems.

Хотя с начала 1990-х гг. среди орнитологов устоялось мнение о видовой самостоятельности дальневосточного аиста, обоснования этого статуса так и не предложено. Нами проведен анализ собственных и литературных данных, а также музейных коллекций, который позволяет аргументировать эту точку зрения. Наблюдения за дальневосточным аистом проводились автором в Среднем Приамурье в 1974–1978 гг. Обработаны коллекции 21 музея. В статье описана история исследования дальневосточного аиста, проанализированы данные по морфологии, биологии размножения, поведению, питанию трех форм евразийских белых аистов (*C. c. ciconia*, *C. c. asiatica*, *C. boyciana*), показаны различия видового уровня последней формы от двух первых. Поскольку эти формы аллопатричны, сопоставлены их роли (а также других, «хороших видов», трибы Ciconiini – *C. nigra* и *C. maguari*) в населяемых ими экосистемах. Показано, что белый и дальневосточный аисты играют разные роли в пищевых цепях. По доминантам питания эти 4 вида четко разделяются на две группы: 1) собирающие рыб и земноводных на мелководьях (черный, американский и дальневосточный аисты) и 2) преимущественно беспозвоночных, реже мелких позвоночных на сельскохозяйственных землях и влажных лугах (два подвида белого аиста). Совокупность имеющихся данных подтверждает видовую самостоятельность дальневосточного аиста.

**Ключевые слова:** Ciconiini, вид, ареал, морфология, экология, размножение, питание, роль в экосистеме.

### 1. Введение

#### 1.1. Описание и взгляды на таксономический статус дальневосточного аиста

К началу 1990-х гг. среди орнитологов устоялось мнение о видовой самостоятельности дальневосточного аиста (*Ciconia boyciana*) (Степанян, 1990, 2003; del Hoyo et al., 1992; Hancock et al., 1992; Sibley, Monroe, 1993; Collar, 2001; Коблик и др., 2006; Андронов, 2011; Грищенко, Галчёнков, 2011; Dickinson, Remsen, 2013; Коблик, Архипов, 2014; Gill, Donsker, 2014; Глушенко и др., 2016 и др.), однако кроме кратких тезисов к Орнитологическому конгрессу в Оттаве (Winter, 1986), а также сравнительных работ о поведении в питомниках белого (*C. ciconia*), дальневосточного (Archibald, Schmitt, 1991; Павлова, Панов, 2005), и американского (*C. maguari*) аистов (King, 1988) обоснований этого взгляда не предложено.

Дальневосточный аист был описан как самостоятельный вид британским натуралистом Робертом Свайно (R. Swinhoe) в 1873 г., и в последние 145 лет мнения орнитологов о его видовой самостоятельности изменялись дважды, причем без новых аргументов.

Первым дальневосточного аиста наблюдал в природе Н.М. Пржевальский, собравший в Приморье (в 1867–1869 гг.) интереснейшие данные о нем, но, вероятно, из-за низкого качества оптики не разглядевший отличий этой птицы от белых аистов из его родового имени в Смоленской губернии (Пржевальский, 1870). Подчеркнем, что тогда рассмотреть крупных и осторожных птиц не удалось не только этому офицеру русской армии. У польских биологов Б.И. Дыбовского и В.А. Годлевского, сосланных после восстания 1863–1864 гг. в Восточную Сибирь, существовали сходные проблемы. Так, они первыми отыскали в Приморье гнездо японского журавля (*Grus japonensis*), но полагали, что оно принадлежит стерху (*G. leucogeranus*), поскольку не смогли рассмотреть хозяев кладки (Dybowski, Parrex, 1868; Taczanowski, 1875, 1893). Значительно позднее Э. Хартерт (Hartert, 1921–1922) посчитал, что черные ноги у «стерха» – о которых они писали – означают, что это был японский журавль, а потому решил отнести данные о размерах яиц к *Megalornis japonensis*, в то время как отечественные специалисты (Шульпин, 1936; Судилова, 1951; Флинт, 1987) сочли эти данные безадресными.



Удивительно, но и описание дальневосточного аиста было связано с японским журавлем. По Р. Свайно (1873), до 1872 г. в саду английского посольства в Китае степенно прогуливалась пара общих любимцев, японских журавлей, но они неожиданно умерли. Тогда сотрудника, Р. Бойса (R.H. Boyse), послали в Японию (базар г. Йокогама) за новой парой, которую он благополучно доставил. Посетив позже посольство, Свайно изумился паре ручных, но не известных ему ... аистов, назвав новый вид по фамилии доставившего птиц сотрудника посольства. Через год было опубликовано и замечательное цветное изображение этой птицы (Sclater, 1874), выполненное Й. Г. Кёлемансом (J.G. Kulemans).

Осенью 1873 г. Дыбовский с Годлевским впервые наблюдали дальневосточного аиста на Среднем Амуре у г. Благовещенск, а весной следующего года в устье р. Усури добыли двух взрослых птиц и кладку из 3 яиц (Taczanowski, 1875).

С момента описания орнитологи были единодушны в признании видовой самостоятельности дальневосточного аиста (Taczanowski, 1875, 1887, 1893; David, Oustalet, 1877; Blakiston, Pryer, 1878, 1882; Stejneger, 1887; Campbell, 1892; Sharpe, 1898; Мензбир, 1904–1909).

В сводке о птицах Палеарктики Э. Хартерт (1912–1921), не обосновывая новой точки зрения, понизил ранг дальневосточного аиста до подвида белого: *Ciconia ciconia boyciiana*. Подавляющее большинство орнитологов, даже наблюдавших эту птицу в природе (подчеркнуты), согласилось с этим (Heinroth, Heinroth, 1928; Stegmann, 1930; Peters, 1931; La Touche, 1931–1934; Шульпин, 1936; Штегман, 1938; Wilder, Hubbard, 1938; Jahn, 1942; Witherby et al., 1945; Austin, 1948; Спангенберг, 1951; Hemmingsen, 1951; Austin, Kuroda, 1953; Воробьев, 1954; Cheng, 1955; Долгушин, 1960; Yamashina, 1961; Kobayashi, 1962; Иванов, Штегман, 1964; Спангенберг, 1965; Судиловская, 1965; Schönwetter, 1967). В работах о птицах Японии и Кореи, начиная с Г. Яна (Jahn, 1942), и вплоть до 1990-х гг. дальневосточного аиста считали подвигом белого (Austin, 1948; Austin, Kuroda, 1953; Yamashina, 1961, 1977; Kobayashi, 1962; Doguchi, Ushio, 1973; Yamashina, 1975a, 1975b; Higuchi, 1976; Fujimaki et al., 1990). С мнением Э. Хартерта не согласились N.G. Gee с коллегами (1926–1927), С.А. Бутурлин и Г.П. Дементьев (1935), хотя два последних вряд ли видели эту птицу в природе.

В следующей ревизии авифауны Палеарктики Ч. Вори (Vaurie, 1965) напомнил некоторые внешние черты дальневосточного аиста, известные из описания, и отметил, что «те наблюдатели, которые знают его в природе, предполагают..., что это, вероятно, отдельный вид». С позицией с Ч. Вори не согласились лишь единицы (Wop, 1963; Ali, Ripley, 1968; Hemmingsen, Guildal, 1968; Панов, 1973; Archibald, Schmitt, 1991), остальные авторы поддержали его точку зрения (Назаренко, 1971; Степанян, 1971, 1975, 1983; Иванов, 1976; Леонович, Николаевский, 1976; Панькин, Нейфельдт, 1976; Иванов, Штегман, 1978; Veromann, 1980; Fei, 1991; Fei et al., 1991; Li et al., 1991; Rozdina et al., 1991; Ильяшенко, Ильяшенко, 2000).

История взглядов на систематическое положение этого аиста показала действенность авторитарно-де-

кларативного подхода, без представления новых данных.

## 1.2. История исследований евразийских белых аистов

Синантропный европейский белый аист (*C. c. ciconia*) изучен на порядок полнее среднеазиатского (*C. c. asiatica*) и дальневосточного.

Сведения о последнем накапливались быстрее, чем об азиатском подвиде белого аиста (Дымин, Панькин, 1975; Винтер, 1976, 1978; Леонович, Николаевский, 1976; Панькин, Нейфельдт, 1976; Флинт, Смирнский, 1977; Росляков, 1981; Winter, 1982, 1986, 1991; Fujimaki et al., 1990; Fei, 1991; Fei et al., 1991 и др.).

Уже Р. Свайно, в описании указал на различия между белым и дальневосточным аистами в общих размерах тела, окраске клюва, радужины, неоперенных участков головы и ног взрослых птиц. Позднее Н. Курода (N. Kuroda, по: La Touche, 1931–1934) отметил разницу в размерах яиц этих форм, Кэмпфер (по: Stejneger, 1887) и Г. Ян (Jahn, 1942) писали об оседлости дальневосточного аиста в Японии, а А. Давид и Е. Устале (David, Oustalet, 1877) и позднее К.В. Кэмпбелл (Campbell, 1892) и Ля Туш (La Touche, 1931–1934) показали, что этот аист гнездится и зимует в пределах Кореи и Китая. Л. Шренк (Schrenk, 1860) и Б.И. Дыбовский (Taczanowski, 1893) впервые сообщили о питании его рыбой, Г. Ян (1942) – лягушками, брюхоногими моллюсками, рыбой и насекомыми, а О. Остин – змеями (Austin, 1948). Н.С. Панькин значительно расширил данные о спектре кормов этого аиста (Панькин, Нейфельдт, 1976), изучал питание вида и автор этой статьи (Винтер, 1978, 1983, 2017; Winter, 1982, 1991). Н.М. Пржевальский (1870) писал об осторожности птицы и о ее врагах (и собрал 3 кладки аиста), а Б.И. Дыбовский (Taczanowski, 1893) – о зимовках аиста в низовьях р. Усури.

Через 82 года после Дыбовского и Годлевского (Taczanowski, 1875) в 1956 г. гнезда этого вида в Среднем Приамурье описал Н.С. Панькин, с работ которого началось исследование этой формы в СССР (Дымин, Панькин, 1975; Панькин, Нейфельдт, 1976).

Миграции дальневосточного и белого аистов сравнили А. Хемингсен (Hemmingsen, 1951) и Д. Гвильдаль (Hemmingsen, Guildal, 1968), они же установили зимовки первого в Китае. Н.С. Панькин и И.А. Нейфельдт (1976) указали на некоторые различия во внешности пуховых птенцов между белым и дальневосточным аистами и расширили сведения о его гнездовании.

Пуховой птенец дальневосточного аиста описан автором (Винтер, 1978; Winter, 1982). К сожалению, птенцы азиатской формы пока не описаны, а детальность описания пуховичков белого, черного (*C. nigra*) и американского аистов позволяет лишь поверхностное сравнение эмбриональных нарядов этих птиц, поскольку не показывает границы птерилий и аптерий на поверхности их тела (Heinroth, Heinroth, 1928; Винтер, 1978; Thomas, 1979). Тогда же показаны возрастные особенности окраски некоторых партий ювенильного оперения молодых и дефинитивного – у взрослых птиц всех трех форм «белых аистов» (Винтер, 1978), обнаруженные при осмотре фото белого аиста



(K. Schulz-Waldmann, из Kaatz, 1970; J.V. and S. Bottomley, из Bottomley, 1972), а позднее в коллекциях и у других аистов (Bodenstein, 1982; Thiede, 1983), и позволяющие отличать молодых (ювенильный наряд) от взрослых птиц. У молодых особей малые кроющие сгиба крыла вокруг крылышка у всех белых аистов Евразии представлены чередованием белых и черных, белых и серых или только серых перьев, а у взрослых они белые (Винтер, 1978).

Впервые о голосе птенцов дальневосточного аиста упоминает Н.С. Панькин (Панькин, Нейфельдт, 1976), позднее звуки, издаваемые растущими птенцами, и их поведение детализованы, но лишь звукоподражательно, без магнитофона (Винтер, 1978).

Сравнение поведения на гнезде взрослых птиц дальневосточного и белого аистов, сопровождавшегося щелканьем клювов (Up-down display по Kahl, 1971, 1972), впервые проведено автором (Винтер, 1978; Winter, 1982), а позднее – К. Кинг (King, 1988), К. Арчибалд и Б. Шмиттом (Archibald, Schmitt, 1991). Е.Ю. Павлова и Е.Н. Панов (2005) пришли к заключению, что этот ритуал демонстрирует видовые различия между формами.

С 1970-х гг. проведены первые учеты численности и показано распределение дальневосточного аиста на Буреинско-Хинганской низменности Среднего Приамурья (Дымин, Панькин, 1975; Винтер, 1976, 1978, 1983; Панькин, Нейфельдт, 1976), началось уточнение ареала вида в Приамурье и Приморье (Шibaев и др., 1976; Шibaев, Литвиненко, 1977; Флинт, Смиренский, 1977; Росляков, 1981; Андронов, 1983, 1988; Глушенко, 1985).

За 150-летнюю историю изучения дальневосточного аиста (Н.М. Пржевальский, 1868–1869 гг.), в ней были недоразумения и ошибки. Так, Л.М. Шульпин (1936), а позже Е.П. Спангенберг (1951) без ссылок на источники писали, что в Японии эта птица начала гнездиться только 45–55 лет назад, с конца 1870-х гг. Напомню, что пара живых птиц, описанных как новый вид, была куплена на рынке в Йокогаме в 1873 г. (Swinhoe, 1873), а Л. Стэйнеджер (Stejneger, 1887) указал на данные Кэмпфера об оседлости этого вида в Японии в 1778 г. О.Л. Остин и Н. Курода (Austin, Kuroda, 1953) писали, что вид был обычной и почитаемой птицей этой страны в эпоху Токугава (XVII – первая половина XIX вв.), а упоминания об этом аисте известны от японского поэта Мацуо Басё (1644–1694 гг.; Японские трехстишия, 1973, в переводах В. Марковой): «Аиста гнездо на ветру. А под ним – за пределами бури – Вишен спокойный цвет».

Характеризуя окраску дальневосточного аиста, Е.П. Спангенберг (1951), вероятно вслед за С.А. Бутурлиным и Г.П. Дементьевым (1935), пишет, что у взрослых птиц глаз красный, хотя уже на первом изображении (Sclater, 1874) радужина глаза грязновато-белая. Возможный источник этой ошибки – очерк в книге Э. Хартерта (1912–1921), где указано: «Augenlied rot», что значит не «красная радужная оболочка», но участок голой кожи вокруг глаза («окологлазничное кольцо»). О других несоответствиях в описании внешности дальневосточного аиста недавно мной написано (Винтер, 2013).

В материалах орнитологического конгресса в Оттаве (Winter, 1986) кратко представлены таксономические

отношения белых аистов Евразии. Кроме того, часть материалов об этом виде была отправлена крупнейшему эксперту по аистам М.Ф. Калю (М.Р. Kahl) и опубликована в книге по аистам, ибисам и колпицам мира (Hancock et al., 1992; см. также Винтер, 2013).

Поскольку, в трибе Ciconiini представлены 4 формы «белых аистов» (Kahl, 1971, 1972), упомянем также содержательные работы Б.Т. Томас (Thomas, 1979, 1984, 1985, 1986, 1988) об американском аисте и К. Кинг (1988), сравнившей в питомниках и зоопарках демонстрации белого, дальневосточного и американского аистов.

Выделение трибы настоящих аистов (Ciconiini) включавшей 5 видов, предложено М.Ф. Калем (1971, 1972) и поддержано Э. Шюцем (Kahl, Schüz, 1972). Позже из вида белошейный аист (*C. episcopus*) выделен малайский шерстистошейный (штормов) аист (*C. stormi*) (Hancock et al., 1992), а из вида белый аист – дальневосточный (Winter, 1986; Hancock et al., 1992). К сожалению, о биологии белобрюхого (*C. abdimii*), белошейного и малайского шерстистошейного аистов известно очень мало, поэтому в этой статье рассматриваются только те виды и формы этой трибы, информация о которых позволяла их репрезентативное сравнение. Это черный, белый и американский аисты. Анализ морфо-экологических отношений этих трех «хороших» видов и трех форм белого аиста и посвящена данная работа.

## 2. Материал и методика

Наблюдения за дальневосточным аистом в течение 379 дней проведены на юге Архаринского района Амурской области России (Среднее Приамурье): 17.06–25.08.1974 г., 20.04–19.09.1975 г., 23.04–22.06.1976 г. и 21.05–23.08.1978 г. (рис. 1). Собраны данные о размножении, развитии птенцов, поведении и питании взрослых и птенцов (Винтер, 1976, 1978, 1983, 2017; Winter, 1982, 1986, 1991).

На низменном междуречье Буреи и Урила обследованы 66 гнезд, в 40 из которых было 120 яиц. Для контроля вылупления и развития птенцов ряд гнезд посещали неоднократно. Для извлечения их содержимого использовали Г-образно изогнутую жердь, на конце которой крепилось зеркальце, помогающее увидеть лоток, а ниже, к ее прямой части, перпендикулярно прикрепляли небольшой проволочный сачок. Конструкция верхней части позволяла изменять дистанцию и угол между зеркалом и сачком. Такое приспособление позволило извлечь и измерить 24 яйца из 9 гнезд, а позже контролировать развитие птенцов в них. Это было возможно и в нескольких гнездах, расположенных на деревьях с толстыми боковыми ветвями, позволявшими дотянуться до лотка. В большинстве случаев осмотр гнезда был возможен только с зеркалом. Обследованию содержимого гнезд нередко препятствовало состояние дерева: из-за высокой концентрации помета птенцов деревья с гнездами гибли быстрее, чем без них. Поэтому многие деревья с гнездами были неустойчивы и могли упасть вместе с наблюдателем.

В течение 3 сезонов у 5 гнезд из укрытия (палатка на каркасе из ветвей) на дереве поблизости хронометрировали поведение взрослых и птенцов (около 80 часов). Охва-

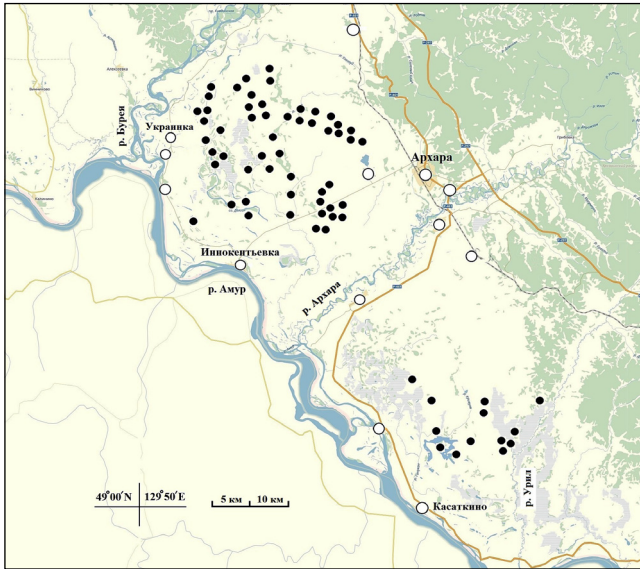


Рис. 1. Район наблюдений за дальневосточным аистом в Среднем Приамурье и расположение его гнезд в 1974–1976 и 1978 гг.

Fig. 1. Study area in the Middle Amur Area and location of nests of the Oriental Stork in 1974–1976 and 1978.

чен период 6.05–13.07 (от последней недели насиживания кладки до 66-дневного возраста птенцов).

Для выяснения особенностей питания и экологической ниши дальневосточного аиста на местах его кормления параллельно со сбором порций корма птенцов и их погадок (3280 пищевых объектов) проведены отловы позвоночных и беспозвоночных животных мелкоячеистыми (диаметр ячеи – 5,0 мм) и крупноячеистыми (30 × 35 мм) сетями. В общей сложности пойманы 1469 рыб (4 видов, общей массой 14 733 г) и 26 крупных водных жуков (общей

массой 57,25 г), использованные для оценки избирательности кормов этим аистом (Винтер, 1978, 1983, 2017; Winter, 1991).

Кроме того, 25.06 и 3.07.1975 г. в 7 гнездах, алюминиевыми кольцами Центра кольцевания СССР серии «В» окольцованы 19 крупных птенцов, позднее благополучно покинувших гнезда. Об их возвратах ничего не известно. Номера колец, по гнездам: 1) 35131, 35132, 35152; 2) 35153, 35162; 3) 35161, 35174, 35179; 4) 35171, 35173, 35175; 5) 35177, 35178, 35180; 6) 35141, 35146; 7) 35143, 35172, 35176.

В Зоологический институт РАН (далее ЗИН) в 1975–1978 гг. доставлены: несколько яиц («болтунов»), спиртовые препараты (2 однодневных, 2 – 25–30-дневных птенцов, голова и часть шеи взрослой птицы); коллекционная тушка 25-дневного птенца; скелеты взрослого самца (убитого браконьерами) и 4 птенцов (погибших при падении гнезд) в возрасте 45–65 дней.

Биометрический анализ проведен по общеизвестным методикам (Köhler et al., 1996; Zar, 2010). Проверка распределения данных на нормальность проводилась визуально по форме гистограмм и по критерию Колмогорова-Смирнова в программе Statistica-7. Нормальное распределение показателей предполагалось и для сравнения размеров яиц в тех случаях, когда в распоряжении имелись только средние значения и лимиты из различных публикаций. Такое предположение выглядит вполне правдоподобным по аналогии с размерами яиц *C. boyciana*, нормальность распределения которых проверялась по имеющимся размерам каждого яйца. Приближенное значение стандартного отклонения для яиц *C. nigra* (n = 338), *C. c. ciconia* (n = 757), *C. c. asiatica* и *C. maguari* посчитано как размах, деленный на 6 (Закс, 1976). Гипотеза о равенстве дисперсий измерений в двух сравниваемых выборках проверялась по F-критерию. После

Таблица 1

Обследованный материал по *C. boyciana* (количество экземпляров по месяцам)  
The material studied for *C. boyciana* (number of specimens by months)

Пол и возраст / Sex and age	М	І	ІІ	ІІІ	ІV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Всего / Total
<b>Взрослые / Adults</b>														<b>38</b>
Самцы / Males	a	1?	2	1	2	–	–	–	1	–	–	1	5	<b>13</b>
	b	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	<b>1</b>
Самки / Females	a	1?	1	–	1	3	–	–	–	3	–	1	2	<b>12</b>
Пол не определен / Sex not defined	a	7?	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	<b>8</b>
	b	3?	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	<b>4</b>
<b>Молодые / Young</b>														<b>27</b>
Самцы / Males	a	1	4	–	–	–	–	–	1	–	–	1	–	<b>7</b>
Самки / Females	a	–	3	–	–	–	–	–	–	1	1	–	1	<b>6</b>
Пол не определен / Sex not defined	a	2?	–	–	1	–	1	6	–	2	–	–	–	<b>12</b>
	b	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	–	<b>2</b>
<b>Всего / Total</b>		<b>15</b>	<b>10</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>8</b>	<b>65</b>

Примечания. М – материал: а – коллекционные шкурки, б – скелеты и спиртовые препараты; ? – дата добычи не известна.  
Remarks. M – material: a – collection skins, b – skeletons and alcohol preparations; ? – prey date is unknown.



Таблица 2

Обследованный материал по *C. c. asiatica* (количество экземпляров по месяцам)  
The material studied for *C. c. asiatica* (number of specimens by months)

Пол и возраст / Sex and age	М	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Всего / Total
<b>Взрослые / Adults</b>														<b>29</b>
Самцы / Males	a	1?	–	7	1	2	5	1	–	–	–	–	1	<b>18</b>
	b	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<b>1</b>
Самки / Females	a	–	–	2	1	2	2	–	1	–	1	–	–	<b>9</b>
Пол не определен / Sex not defined	a	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	<b>1</b>
<b>Молодые / Young</b>														<b>5</b>
Самцы / Males	a	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	<b>2</b>
Самки / Females	a	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	1	<b>2</b>
Пол не определен / Sex not defined	a	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	<b>1</b>
<b>Всего / Total</b>		<b>1</b>	<b>–</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>–</b>	<b>3</b>	<b>34</b>

Примечания. М – материал: а – коллекционные шкурки, б – скелеты и спиртовые препараты; ? – дата добычи не известна.  
Remarks. M – material: a – collection skins, b – skeletons and alcohol preparations; ? – prey date is unknown.

этого значения t-критерия вычислялись по одной из двух формул с учетом равенства или неравенства дисперсий (Закс, 1976; Zar, 2010).

В дополнение к данным по биологии обработаны коллекции ЗИН, Зоомузея МГУ и кафедры биогеографии МГУ, Института зоологии АН УССР, Киевского, Ташкентского, Дальневосточного, Харьковского, Львовского и Самаркандского университетов, Краеведческого музея им. В.К. Арсеньева (г. Владивосток), Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР, Музея кафедры зоологии Благовещенского пединститута, Орнитологического института Й. Ямашины (г. Токио, Япония), Высшей школы г. Йокогама (Япония), Музея естественной истории Смит-

соианского института (г. Вашингтон, США), Американского музея естественной истории (г. Нью-Йорк, США), Музея сравнительной зоологии Гарвардского университета (г. Кембридж, США), Музея естествознания университета Гумбольдта (г. Берлин, Германия), Британского музея (г. Тринг, Англия), коллекции Сихотэ-Алинского заповедника.

Промерены 135 коллекционных тушек: *C. c. ciconia* – 52, *C. c. asiatica* – 33 и *C. boyciana* – 50. С.М. Смиренским любезно промерены 7 живых птиц последней формы в Московском зоопарке. Число обследованных экземпляров разных форм отражено в таблицах 1–3. Проанализированы фотографии 27 разновозрастных птиц дальневосточного

Таблица 3

Обследованный материал по *C. c. ciconia* (количество экземпляров по месяцам)  
The material studied for *C. c. ciconia* (number of specimens by months)

Пол и возраст / Sex and age	М	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Всего / Total
<b>Взрослые / Adults</b>														<b>59</b>
Самцы / Males	a	1?	–	4	9	1	1	4	3	–	–	–	–	<b>23</b>
Самки / Females	a	–	1	–	5	1	4	2	3	–	–	–	1	<b>17</b>
Пол не определен / Sex not defined	a	2?	–	–	2	2	–	–	1	–	–	–	–	<b>7</b>
	b	12?	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<b>12</b>
<b>Молодые / Young</b>														<b>5</b>
Самцы / Males	a	–	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	<b>2</b>
Самки / Females	a	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	<b>2</b>
Пол не определен / Sex not defined	a	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	<b>1</b>
<b>Всего / Total</b>		<b>15</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>16</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>–</b>	<b>–</b>	<b>1</b>	<b>64</b>

Примечания. М – материал: а – коллекционные шкурки, б – скелеты и спиртовые препараты; ? – дата добычи не известна.  
Remarks. M – material: a – collection skins, b – skeletons and alcohol preparations; ? – prey date is unknown.

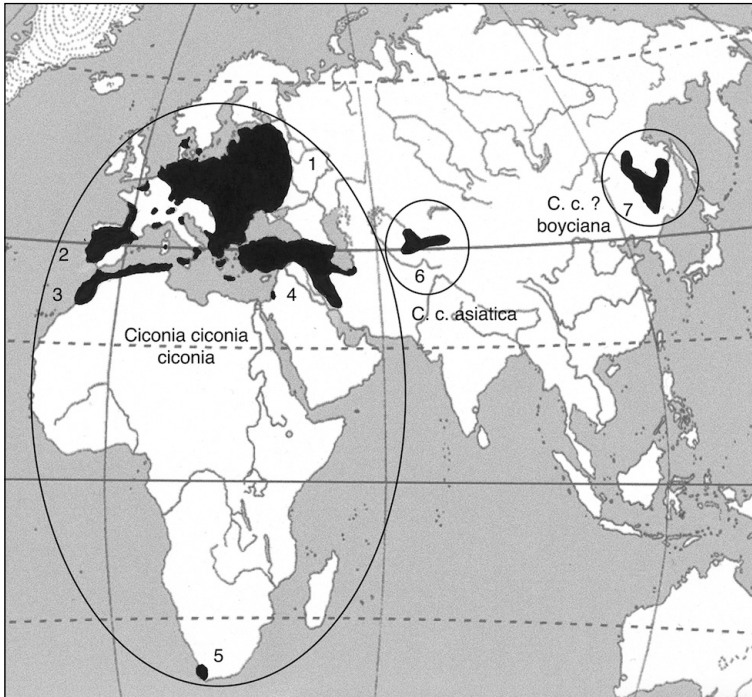


Рис. 2. Ареалы трех форм аистов (по Андронов, 2011; Грищенко, Галчѐнков, 2011; ). Субареалы *C. c. ciconia* (1–5), *C. c. asiatica* (6) и *C. boyciana* (7).

Fig. 2. Breeding ranges of three forms of storks (according to Andronov, 2011; Grishchenko, Galchenkov, 2011). Subareals of *C. c. ciconia* (1–5), *C. c. asiatica* (6) and *C. boyciana* (7).

аиста, предоставленные Ю.Б. Шибневым, С.М. Смиренским, Н.Н. Семенченко, Д.А. Баниным и Н.Д. Поярковым, а также более 100 – авторских.

### 3. Результаты и обсуждение

#### 3.1. Репродуктивные ареалы настоящих аистов (*Ciconiini*)

Среди настоящих аистов самым большим гнездовым ареалом обладает черный, населяющий средние широты Евразии, а с начала 1960-х гг. – и значительную часть Южной Африки; за ним следует белошейный аист, распространенный в приэкваториальной Африке и Юго-Восточной Азии, затем – американский аист, заселивший почти весь Южноамериканский материк (Hancock et al., 1992). Белый и белобрюхий аисты имеют сходные по размерам ареалы: первый распространен в Северной и Южной Европе, Северной и Южной Африке и Малой и Средней Азии, а второй широкой полосой населяет Африку севернее экватора. Значительно меньший ареал имеет малайский шерстистошейный аист, живущий на о. Калимантан, востоке о. Суматра и вдоль западной кромки Молуккского п-ова (Hancock et al., 1992). Наконец, дальневосточный аист населяет лишь небольшую зону влажных степей и ее границы с лесной зоной в Среднем и Нижнем Приамурье, Южном Приморье и Северо-Восточном Китае (Андронов, 2011). Среди представителей семейства *Ciconiidae* (19) меньший ареал имеет лишь индийский марабу (*Leptoptilos dubius*) (Hancock et al., 1992).

#### 3.2. Ареалы евразийских белых аистов

Не вдаваясь в детали распространения белого аиста (Schüz, 1963, 1965; Schüz, Gehlhoff, 1967; Creutz, 1988; Hancock et al., 1992; Грищенко, Галчѐнков, 2011 и др.), отметим, что ареал его разделен на 6 в разной степени изолированных частей – субареалов (рис. 2). Форма *C. c. ciconia*: 1) самый большой по площади средне-восточно-европейский; 2) меньший испанско-португальский, отделенный от Средней и Северной Европы территориями Франции, Голландии, Бельгии и Италии, где этого аиста почти нет; 3) столь же небольшой и вытянутый по длине северо-западно-африканский, изолированный проливом Гибралтар и западом Средиземного моря; 4) второй по площади малоазиатский, изолированный от 1) Эгейским, Мраморным и Черным морями, и расположенный южнее Черного и Каспийского морей; 5) недавно возникший на местах зимовки маленький южноафриканский, отделенный от 3) 7 тысячами километров (Schüz, 1963; Broekhuysen, 1965, 1971; Broekhuysen, Uys, 1966). Форма *C. c. asiatica*: 6) маленький среднеазиатский, оторванный от 4) пустынями Туркмении (Schüz, Gehlhoff, 1967; Грищенко, Галчѐнков, 2011).

Из-за малого количества экземпляров этого вида в европейских коллекциях его географическая изменчивость на ареале почти не известна.

Исходя из того, что азиатская форма крупнее европейской, предположим, что размеры белых аистов медленно увеличиваются с запада на восток. Это подтверждают таблицы 4 и 5, но ситуация не однозначна. Промеренные нами коллекционные экземпляры *C. c. asiatica* добыты между 1866 и 1936 гг. Каково положение с потоком генов от малоазиатских популяций (субареал 4) в Среднюю Азию (субареал 6), сказать трудно. Подчеркнем, что белый аист в последние десятилетия расширил гнездовой ареал на восток и северо-восток (Хохлов, 1988; Бичеров, Скиба, 1990; Лапшин, 1997, 2000; Бакка и др., 2000; Бородин, 2000; Дылюк, Галчѐнков, 2000; Комлев, 2000; Лапшин, Лысенков, 2000; Мнацкканов, 2000; Пискунов, Беляченко, 2000; Сотников, 2000; Фролов и др., 2000; Чернобай, 2000; Атемасова, Атемасов, 2001; Хохлов и др., 2001; Грищенко, 2004, 2005; Голубев, 2009; Грищенко, Галчѐнков, 2011; Артемьев, 2015). Малоазиатская популяция (4) продвигается на северо-восток, с юго-восточного побережья Каспия (Белоусов, 1990).

При достоверных морфологических различиях европейской и азиатской форм (табл. 4, 5) бросилось в глаза «выпадение» размеров некоторых экземпляров из общей совокупности. Так, взрослая самка, от 5.04.1914 г. из Северного Кавказа (Азербайджан, окрестности г. Орджоникидзе, ныне Bāyūk-Daxna; коллекция ЗИН, № 136679), несомненно принадлежит к форме *asiatica*, о чем свидетельствуют размеры птицы и интенсивность белого цвета на второстепенных маховых. Однако это был единственный экземпляр из субареала 4, а из 3 – мы не видели ни одной птицы. Поэтому наше сравнение



Внешние морфологические параметры взрослых самок трех форм аистов (мм)  
External morphological parameters of adult females of three forms of storks (mm)

Параметры / Parameters	1. <i>C. c. ciconia</i>	2. <i>C. c. asiatica</i>	3. <i>C. boyciana</i>
Длина крыла, без выпрямления (малая хорда) / Wing length without straightening (small chord)			
M ± se (lim)	559,1 ± 3,2 (543,0 – 587,0)	577,2 ± 5,9 (548,0 – 596,0)	611,3 ± 9,6 (553,0 – 655,0)
Cv, % (n) p	2,3 (17) 2**, 3***	2,9 (9) 1**, 3***	5,0 (10) 1***, 2**
Длина центральных рулевых / Length of central tail feathers			
M ± se (lim)	226,8 ± 10,1 (210,0 – 256,0)	–	250,4 ± 7,5 (216,0 – 284,0)
Cv, % (n) p	8,9 (4)	–	9,0 (9)
Плюсна / Tarsus			
M ± se (lim)	197,3 ± 1,8 (183,5 – 211,0)	220,0 ± 2,8 (210,7 – 234,3)	249,3 ± 4,6 (215,0 – 280,0)
Cv, % (n) p	3,8 (17) 2***, 3***	3,6 (9) 1***, 3***	6,7 (13) 1***, 2***
Длина клюва до оперения лба / Beak length to the plumage of the forehead			
M ± se (lim)	164,3 ± 1,7 (155,0 – 180,2)	186,6 ± 2,1 (178,0 – 196,0)	226,1 ± 3,9 (207,0 – 254,0)
Cv, % (n) p	4,2 (17) 2***, 3***	3,1 (9) 1***, 3***	6,2 (13) 1***, 2***
Высота клюва на уровне проксимального края отверстия ноздри / Beak height at the level of the proximal edge of the nostril hole			
M ± se (lim)	31,7 ± 0,3 (29,6 – 33,5)	35,2 ± 0,5 (32,8 – 37,1)	39,6 ± 0,8 (37,0 – 43,0)
Cv, % (n) p	4,2 (16) 2***, 3***	4,2 (9) 1***, 3***	5,8 (8) 1***, 2***
Ширина клюва на уровне проксимального края отверстия ноздри / Beak width at the level of the proximal edge of the nostril hole			
M ± se (lim)	24,9 ± 0,3 (22,4 – 26,5)	26,2 ± 0,3 (24,1 – 27,1)	30,9 ± 1,1 (28,7 – 32,0)
Cv, % (n) p	4,9 (13) 2**, 3***	3,7 (9) 1**, 3***	6,2 (3) 1***, 2***
Высота нижней челюсти на том же уровне / Mandible height at the same level			
M ± se (lim)	13,3 ± 0,2 (12,0 – 14,8)	14,9 ± 0,4 (13,6 – 16,1)	17,2 ± 0,7 (15,0 – 19,6)
Cv, % (n) p	5,7 (12) 2***, 3***	5,7 (9) 1***, 3**	9,5 (5) 1***, 2**
Длина симфиза нижней челюсти / Mandible symphysis length			
M ± se (lim)	89,1 ± 1,6 (80,0 – 100,0)	95,9 ± 2,2 (90,0 – 111,0)	130,5 ± 1,0 (129,0 – 132,5)
Cv, % (n) p	7,3 (16) 2*, 3***	6,4 (9) 1*, 3***	1,4 (3) 1***, 2***

Уровень достоверности различий между формами (обозначены номером): \* – p < 0,05, \*\* – p < 0,01, \*\*\* – p < 0,001.  
Significance level of differences between forms (marked by the number): \* – p < 0.05, \*\* – p < 0.01, \*\*\* – p < 0.001.

проведено между двумя наиболее удаленными по долготе субареалами – 1 и 6, что и дало «четкое различие» между подвидами, в то время как очень вероятно, что мы имеем дело лишь с клинальной изменчивостью, показывающей увеличение размеров особей белого аиста с запада на восток (табл. 4, 5).

Размеры птиц азиатской формы известны пока только из Ферганской долины (табл. 4, 5), а небольшая выборка яиц отсюда (Сагитов, Гулмурадов, 1972) подтверждает: эти птицы заметно крупнее особей из Европы (субареал 1). Однако малая выборка яиц из Зеравшана показывает, что снесшие эти яйца птицы даже мельче средневропейских (Третьяков, 1974, 1990; Мамашукуров и др., 1998). По опыту изучения яиц крупных птиц – серого (*Grus grus*) и канадского (*G. canadensis*) журавлей, красавки (*Anthropoides virgo*) и серого гуся (*Anser anser*) заметим, что из-за большого размаха вариации выборки из 20–30 яиц обычно сильно смещены по сравнению с нормальным распределением и для реальной оценки параметров их надо увеличить хотя бы до 50 (Винтер, 2002, 2007, 2008, 2009; Винтер и др., 2011, 2012; Винтер, Горлов, 2014; Винтер, Постельных, 2014). Увеличение выборки яиц из Зеравшана

на и Ферганской долины даст основания для сравнений. Пока же размеры птиц и яиц белого аиста свидетельствуют об увеличении особей с запада на восток.

Западнее г. Джамбул и восточнее оз. Балхаш азиатский белый аист не гнездится. На 3500 км восточнее появляется форма *boyciana*, не только более крупная, но и существенно отличная по многим параметрам.

### 3.3. Гнездовой ареал дальневосточного аиста

Мировая популяция дальневосточного аиста составляет около 2500–3000 особей (Williams et al., 1991; Глущенко и др., 1995; Coulter, 1995; Wang, Coulter, 1995; Глущенко, Мрикоп, 2000; Дарман и др., 2000а, 2000б, 2000в; Сурмач, Шибяев, 2000; Андронов, 2001; Collar, 2001; Мрикоп, 2002; Пукинский, 2003; Волковская-Курдюкова, 2005, 2011; Коробов, Глущенко, 2008; Андронов, 2011); российские эксперты в конце XX в. насчитывали на гнездовании максимум 1300 особей (Андронов, 2011).

В недавнем очерке о дальневосточном аисте (Андронов, 2011), показано, что вид распространен в России вдоль долины р. Амур от нижнего течения р. Зея на западе Амурской области (граница между Верхним и Средним



Таблица 5

Внешние морфологические параметры взрослых самцов трех форм аистов (мм)  
External morphological parameters of adult males of three forms of storks (mm)

Параметры / Parameters	1. <i>C. c. ciconia</i>	2. <i>C. c. asiatica</i>	3. <i>C. boyciana</i>
Длина крыла, без выпрямления (малая хорда) / Wing length without straightening (small chord)			
M ± se (lim)	577,2 ± 2,6 (556,0 – 598,0)	596,4 ± 2,3 (581,0 – 615,0)	656,6 ± 6,8 (616,0 – 690,0)
Cv, % (n) p	2,1 (22) 2***, 3***	1,6 (18) 1***, 3***	3,1 (9) 1***, 2***
Длина центральных рулевых / Length of central tail feathers			
M ± se (lim)	247,4 ± 9,2 (91,2 – 229,7)	–	267,2 ± 7,8 (240,0 – 307,0)
Cv, % (n) p	8,3 (5)	–	8,8 (9)
Плюсна / Tarsus			
M ± se (lim)	213,7 ± 2,0 (191,2 – 229,7)	234,1 ± 2,2 (213,0 – 247,0)	281,6 ± 4,5 (252,0 – 305,0)
Cv, % (n) p	4,5 (23) 2***, 3***	3,9 (18) 1***, 3***	5,7 (13) 1***, 2***
Длина клюва до оперения лба / Beak length to the plumage of the forehead			
M ± se (lim)	178,8 ± 2,3 (157,0 – 198,0)	204,4 ± 2,3 (187,5 – 223,3)	255,4 ± 4,6 (235,0 – 279,4)
Cv, % (n) p	6,3 (23) 2***, 3***	4,8 (18) 1***, 3***	6,2 (12) 1***, 2***
Высота клюва на уровне проксимального края отверстия ноздри / Beak height at the level of the proximal edge of the nostril hole			
M ± se (lim)	33,8 ± 0,5 (28,8 – 37,1)	37,1 ± 0,3 (34,8 – 39,5)	45,6 ± 0,5 (43,5 – 48,5)
Cv, % (n) p	5,7 (18) 2***, 3***	3,6 (18) 1***, 3***	3,1 (8) 1***, 2***
Ширина клюва на уровне проксимального края отверстия ноздри / Beak width at the level of the proximal edge of the nostril hole			
M ± se (lim)	25,8 ± 0,3 (22,4 – 27,2)	28,1 ± 0,3 (26,7 – 30,0)	35,0 ± 1,0 (32,4 – 37,0)
Cv, % (n) p	5,0 (18) 2***, 3***	3,8 (18) 1***, 3***	5,5 (4) 1***, 2***
Высота нижней челюсти на том же уровне / Mandible height at the same level			
M ± se (lim)	14,4 ± 0,2 (13,1 – 15,7)	15,8 ± 0,1 (14,8 – 16,3)	19,6 ± 0,4 (18,1 – 21,0)
Cv, % (n) p	5,2 (17) 2***, 3***	3,1 (18) 1***, 3**	5,1 (6) 1***, 2**
Длина симфиза нижней челюсти / Mandible symphysis length			
M ± se (lim)	96,8 ± 1,5 (85,0 – 106,0)	100,4 ± 1,2 (90,0 – 106,0)	143,3 ± 3,2 (137,0 – 147,0)
Cv, % (n) p	6,7 (19) 3***	4,9 (18) 3***	3,8 (3) 1***, 2***

Уровень достоверности различий между формами (обозначены номером): \* – p < 0,05, \*\* – p < 0,01, \*\*\* – p < 0,001.  
Significance level of differences between forms (marked by the number): \* – p < 0.05, \*\* – p < 0.01, \*\*\* – p < 0.001.

Приамурьем) до озер Дальжа, Орель и Чля в Хабаровском крае (низовья р. Амур) на востоке, на юг от долины р. Амур по р. Уссур, низовьям ее притоков, рек Бикин, Иман (Большая Уссурка) и на Приханкайской низменности (рис. 2). В КНР аист распространен в провинции Хэйлуцзян (Heilongjiang) в пойме р. Сунгари (Sanjiang), в провинциях Гири (Jilin) и Внутренней Монголии (Jiangying) (Lu et al., 1995). К началу 1970-х гг. исчезли последние естественные поселения вида на островке у о-ва Хонсю (Yamashina, 1975a, 1977) и на п-ове Корея (Coulter, 1995).

### 3.4. Репродуктивная изоляция «белых» аистов

В природе случаи гибридизации между 4 настоящими белыми аистами пока неизвестны. Более того, между белым и дальневосточным аистами, а также между ними обоими и американским аистом она и невозможна из-за удаленности репродуктивных ареалов.

В зоопарках и питомниках отмечена гибридизация между самцом дальневосточного и самкой белого аистов, от которых в зоопарке г. Кобе (Кобе, о. Хонсю, Япония) в 1971 г. получены один, а в 1972 г. – 6 птенцов (Kamel, 1971; Int. Zoo Yearbook, 1973, 1974). Известны и гибриды

между черным и белым аистами в зоопарках Германии, Швейцарии и Эстонии (Wendnagel, 1937; Hick, 1962; Schergalin, 1990). В зоопарке г. Тель-Авив (Израиль) в 1971 г. пару образовали самец черного и самка белого аистов, но судьба птенцов неизвестна (Int. Zoo Yearbook, 1974; McCarthy, 2006).

### 3.5. Внешние морфологические особенности некоторых настоящих аистов

Онтогенетические особенности черного и «белых» аистов отражены в таблице 6. Эмбриональный наряд едва вылупившегося птенца известен лишь для формы *boyciana* (рис. 3, Винтер, 1978): границы пуховых птерилий (и длина эмбрионального пуха на них) и аптерий на поверхности тела недавно вылупившегося птенца у *ciconia*, *asiatica*, *maguari* и *nigra* не описаны. Сейчас, при цифровой оптике, достаточно детально отснять суточного птенца этих аистов, при хорошем освещении, оставив его в гнезде.

Окраска эмбрионального пуха, клюва, неоперенных участков головы и ног в онтогенезе пока свидетельствуют о четырех качественно различных хиатусах (отчетливый

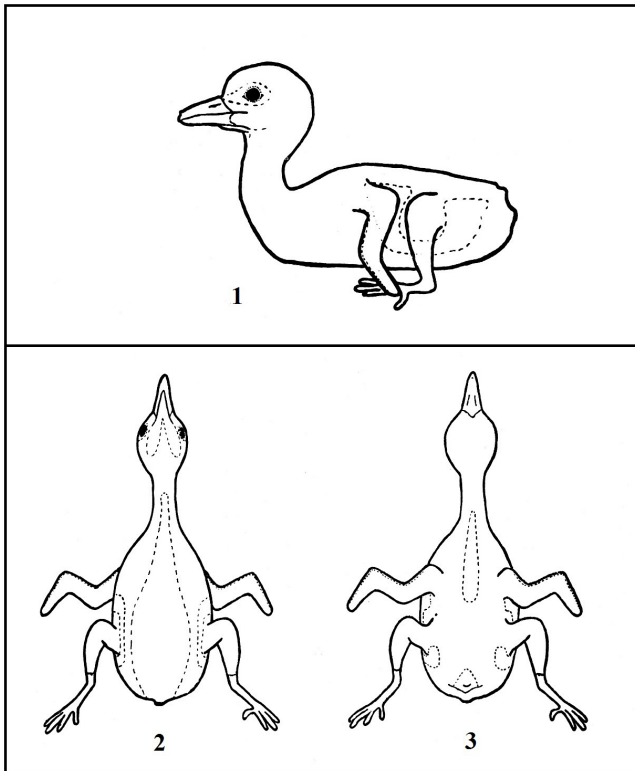


Рис. 3. Распределение пуховых птерилий и аптерий (обведены пунктиром) на теле едва вылупившегося птенца дальневосточного аиста.

1 – вид сбоку; 2 – снизу; 3 – сверху.

Fig. 3. Distribution of downy pteryllae and apteries (circled with a dotted line) on the body of a barely hatched nestling of Oriental Stork.

1 – side view; 2 – bottom view; 3 – top view.

разрыв в системе признаков – Любищев, 1971) для *nigra*, *ciconia*, *boyciana* и *maguari*. Позже недельного возраста начинает развиваться мезоптильный пух – светлый у трех первых, но черный у последнего. Ювенильное оперение птенцов трех первых форм очень сходно окраской с нарядом взрослых, а у американского аиста оно почти полностью черное, за исключением двухцветных черно-

белых рулевых. Особенности эмбрионального наряда и окраски голых участков кожи и клюва черного аиста сходны с изменчивостью птенцов *ciconia* и *boyciana*. В день вылупления масса тела пуховичка *ciconia* из Македонии 65,0–80,0, в среднем (n = 4) – 71,0 г (Jovetic, 1963), *maguari* – 76, 78, 83, 88, 90, в среднем (n = 5) – 83,0 г (Thomas, 1984), а *boyciana* – в Среднем Приамурье и Северо-Восточном Китае – 82,0–100,0 (82,0; 84,4; 88,0; 98,0; 100,0 и 95,0; наши данные; Li et al., 1991), в среднем (n = 6) – 91,2 г.

При сходстве окраски оперения взрослых особей трех последних форм изменения ее на неоперенных участках в онтогенезе не сходны, а идут разными путями. Из этого сравнения снова выпадает американский аист с удвоенным числом рулевых перьев (их 24), которые у него не белые, а двухцветные, черно-белые. Для формы *ciconia* отмечены черные или частично черные рулевые (Bodenstein, 1982), а для *boyciana* – также 13 рулевых перьев (С.В. Елсуков, личн. сообщ.).

Изменения окраски разных участков тела в онтогенезе у 4 самых близких форм аистов (табл. 6) не показывают гомологических рядов изменчивости, но происходят у каждого аиста своим путем.

По размерам взрослых птиц самая мелкая форма – *ciconia*, *asiatica* и *maguari* – несколько массивнее, а *boyciana* – самая крупная (табл. 7). Между взрослыми *ciconia* и *asiatica* заметны различия в контрастности окраски внутренних опахал первостепенных (ПМ) и второстепенных маховых, расположенных проксимальнее 6–7 ПМ: внутренняя часть опахал черная, а внешняя светло-серая. Белизна внешних опахал у *asiatica* заметно интенсивнее, чем у *ciconia*. У *boyciana* перья, проксимальнее 6–7 ПМ, окрашены еще контрастнее, они черно-белые (рис. 4).

Неоперенный участок вокруг глаза, продолжающийся к основанию клюва, черный у *ciconia*\* и красный у *boyciana*, имеет у *maguari* иную форму, продолжаясь к клюву значительно более широкой полосой, а не узкой линией, как у

\* В Белоруссии И.Э. Самусенко (личн. сообщ.) сфотографировала взрослую размножающуюся птицу с красным окологлазничным участком и нормально окрашенным клювом.

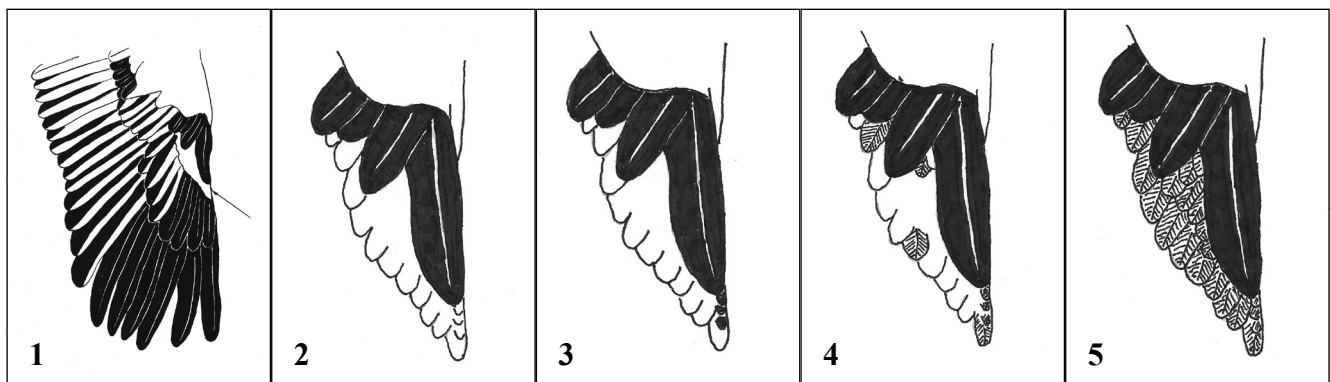


Рис. 4. Кроющие сгиба крыла под «крылышком» у взрослых (1, 2), молодых и годовиков (3, 4, 5) *C. c. ciconia*, *C. c. asiatica* и *C. boyciana*.

Fig. 4. Coverts of the wing fold under the alula in adults (1, 2), young and first years (3, 4, 5) of *C. c. ciconia*, *C. c. asiatica* and *C. boyciana*.



Таблица 6

Изменения окраски некоторых участков тела в онтогенезе и окраска эмбрионального пуха птенцов в возрасте до недели  
Changes in colour of some body parts in the ontogenesis and colour of the embryonic down of chicks till the age of one week

Возраст / Age	<i>C. nigra</i>	<i>C. maguari</i>	<i>C. c. ciconia</i>	<i>C. boyciana</i>
	<b>1. Клюв / Beak</b>			
a) pull	Светло-желтый до 38 дня. Light yellow up to 38th day.	Серый. Grey.	Темно-серый, с коричневым концом. Dark grey with a brown end.	Желтовато-белый, цвета слоновой кости. Yellowish-white, ivory colour.
b) juv	От 38 до 46 дней жизни основание клюва становится желтовато-зеленым, а после 56 дня весь клюв серовато-желтый. From 38 to 46 days of life, the base of the beak becomes yellowish-green, and after the 56th day the entire beak becomes greyish-yellow.	С недельного возраста и до подъема на крыло черный. From a week old to the rise to the wing is black.	Коричневато-красный или бледно-красный, с потемнением на вершине. Brownish-red or pale red, with darkening on the top.	Светло-серый с желтовато-коричневой вершиной, значительно массивнее, чем у <i>C. c. ciconia</i> . Light grey with a yellowish-brown top, the beak is significantly more massive than in <i>C. c. ciconia</i> .
c) ad	Коричневато-красный до темно-карминно-красного, в гнездовое время – ярко-красный. Прямой или слегка изогнутый. Brownish-red to dark carmine red, in nesting time - bright red. Straight or slightly curved.	Двухцветный. Голубовато-серый у основания, с красно-коричневой или темно-серой вершиной. Прямой или слегка изогнутый. Two-tone. Bluish-grey at the base, with a reddish-brown or dark grey top. Straight or slightly curved.	Красный. Прямой. Red. Straight.	Черный. Прямой у самок и слегка или заметно загнут вверх у самцов. На 20–30 мм длиннее, чем у <i>C. c. ciconia</i> . Black. Straight in females and slightly or markedly bent upwards in males. 20-30 mm longer than in <i>C. c. ciconia</i> .
<b>2. Окологлазничное кольцо и уздечка / Eye-ring and eye-stripe</b>				
a) pull	Темно-серые. Dark grey.	Черные. Black.	Черные. Black.	Светло-розовато-оранжевые, с коричневым колечком по векам. Light pinkish-orange, with a brown ring over the eyelids.
b) juv	Слегка зеленовато-голубовато-серые после 62 дня жизни. Slightly greenish bluish grey after the 62nd day of life.	С недельного возраста и до подъема на крыло черные. From a week old till fledge are black.	Черно-серые. Black grey.	Оранжево-красные. Orange red.
c) ad	Ярко-красные, но бледнее клюва. Bright red but paler than the beak.	От оранжево-красных до темно-красных. From orange red to dark red.	Черные. Black.	Красные. Red.
<b>3. Голые участки у основания клюва / Bare parts at the base of the beak</b>				
a) pull	Темно-серые. Dark grey.	Желтовато-белые. Yellowish-white.	Черные. Black.	Светло-розовато-оранжевые. Light pinkish-orange.
b) juv	Слегка зеленовато-голубовато-серые после 62 дня жизни. Slightly greenish bluish grey after the 62nd day of life.	С недельного возраста до подъема на крыло приобретают больше оранжевого. From a week old till fledge become more orange	Черно-серые. Black grey.	Оранжево-красные. Orange red.
c) ad	Красные, бледнее клюва. Red, paler than the beak.	Красные. Red.	На подбородке черные, далее назад – красные, с четкой, но неправильной границей. On the chin are black, further back are red, with a clear but irregular border.	Красные. Red.
<b>4. Радужная оболочка глаза / Iris</b>				
a) pull	Светло-серая. Light grey.	Темная. Dark.	Серая или темно-коричневая? Grey or dark brown?	Темно-коричневая. Dark brown.



Окончание таблицы 6

End of the Table 6

Возраст / Age	<i>C. nigra</i>	<i>C. maguari</i>	<i>C. c. ciconia</i>	<i>C. boyciana</i>
<b>4. Радужная оболочка глаза / Iris</b>				
b) juv	С возрастом темнеет до коричнево-серой. With age darkens to brown-grey.	Темная. Dark.	Серая или темно-коричневая? Grey or dark brown?	Постепенно светлеет, и перед вылетом (в 50–60-дневном возрасте) желтовато-серая. Gradually brightens and before fledge (at 50–60 days of age) is yellowish-grey.
c) ad	Серая или светло-коричневая. Grey or light brown.	Светло-желтая. Light yellow.	Коричневая, как исключение, серая. Brown, as an exception, grey.	Грязновато-белая. Dirty white.
<b>5. Ноги и пальцы / Legs and fingers</b>				
a) pull	Светло-розовые. Light pink.	Розовато-серые. Pinkish-grey.	Пальцы и плюсна после вылупления розово-телесные, через несколько дней – черно-коричневые. Fingers and tarsus after hatching are pink-bodily, after a few days – black-brown.	Пальцы светло-телесные, плюсна серовато-телесная; через неделю светлеют. Fingers are light-bodily, tarsus is grayish-bodily; brighten in a week.
b) juv	Светло-серые с 21 дня жизни, с 62-го – бледно-серо-зеленые; с февраля начинают краснеть. Light grey from the 21st day of life, from the 62nd – pale grey-green; since February begin to redden.	С недельного возраста до подъема на крыло черные, у некоторых розовые. From a week old till fledge are black, pink in some birds.	Коричнево-красные, с неправильным желто-белым рисунком в виде пятен. Brown-red, with the irregular yellow-white pattern like spots.	Оранжево-красные, «морковные». Orange red, with carrot colour.
c) ad	Темно-красные при размножении, осенью и зимой – коричневые, с посветлением на пальцах и суставах. Dark red during reproduction, in autumn and winter – brown, with lightening on the fingers and joints.	Красные. Red.	Светло-оранжевые. Light orange.	Темно-красные. Dark red.
<b>6. Окраска эмбрионального пуха в первую неделю жизни / Colour of the embryonic down in the first week of life</b>				
a) pull	Белый или желтовато-белый. White or yellowish-white.	Белый. White.	Грязновато-белый. Dirty white.	Грязновато-белый. Dirty white.
Источники / Sources	Heinroth, Heinroth, 1928; Schröder, Burmeister, 1974; Приклонский, 2011	Kahl, 1971, 1972; Blake, 1977; Thomas, 1984; King, 1988	Jovetic, 1963; Kahl, 1972; Cramp, Simmons, 1977; Schröpel, 1984; Archibald, Schmitt, 1991	Винтер, 1978; Winter, 1982

двух первых. Кроме того, у *ciconia* и *boyciana* поверхность кожи окологлазничного кольца гладкая, а у *maguari* – «пупырчатая», с бородавчатыми «островками» (King, 1988).

### 3.6. Контуры оперенного «язычка» в основании мандибул

На голом участке у основания мандибул всех белых аистов есть острый, покрытый мелким пером «язычок», направленный вперед, к вершине подклювья (рис. 5). У молодых и взрослых птиц *ciconia*, *asiatica* и взрослого *maguari* кончик язычка не достигает передней границы оперения боковых частей мандибул, имея чаще «отрицательное» значение (табл. 8). У молодых и взрослых *boyciana* язычок выходит вперед, за границы оперения мандибул («положительное» значение). При этом у 6 особей последнего нижние пределы признака не перекрываются с показателем его верхнего предела для 16

*ciconia* и 20 *asiatica*. Глубина боковых вырезов слева и справа от язычка у двух последних форм определенно увеличивается с возрастом (табл. 8), а у взрослых особей трех евразийских форм средние глубины вырезов сходны.

### 3.7. Половой диморфизм евразийских белых аистов

Некоторые особенности внешней морфологии взрослых европейского и азиатского белых и дальневосточного аистов отражены в таблицах 4–5. У всех форм существует половой диморфизм в размерах. Сравнение малых выборок особей одного пола этих форм показывает высокую достоверность различий между ними.

Разрыв в пределах изменчивости между *ciconia* и *asiatica*, с одной стороны, и *boyciana* – с другой демонстрирует случаи неперекрывания даже крайних значений признаков третьей и двух первых форм.

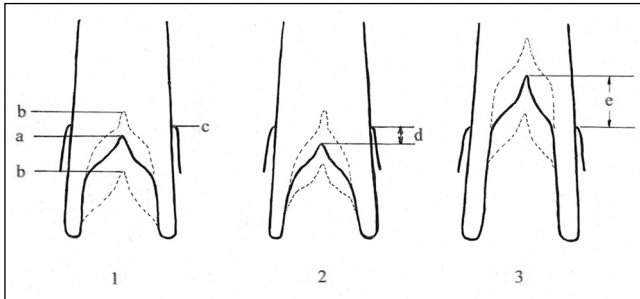


Рис. 5. Основание клюва (снизу) и положение «язычка» оперения на голом участке кожи между мандибулами у белых аистов.

1 – *C. ciconia*, 2 – *C. asiatica*, 3 – *C. boyciana*; а) усредненная позиция вершины «язычка», б) крайние варианты вершины «язычка», с) передняя граница оперения по бокам подклювья, d) «язычок» короче передней кромки оперения боков подклювья (отрицательное значение признака), е) «язычок» длиннее передней кромки оперения боков подклювья (положительное значение признака).

Fig. 5. The base of the beak (from below) and the position of the plumage «tongue» on the bare skin between the mandibles of white storks:

1 – *C. ciconia*, 2 – *C. asiatica*, 3 – *C. boyciana*; а) the average position of the «tongue» top, б) extreme variants of the top «tongue», с) the front border of the plumage on the sides of the mandibles, d) the «tongue» is shorter than the front edge of the plumage of the mandible sides (negative sign value) e) the «tongue» is longer than the front edge of the plumage of the mandible sides (positive sign value).

В таблице 9 показан половой диморфизм 8 морфологических параметров трех форм евразийских белых аистов. Относительные размеры у самцов *ciconia* и *asiatica* сходны – 107,1% и 105,4% размеров самок, а у *boyciana* разница между самками и самцами оказалась больше (111,5%) и достоверно различалась от двух первых форм ( $p < 0,01$ ).

Коэффициенты различия (CD: Майр, 1971) этих параметров трех форм белых аистов сравнены в таблицах 10 и 11. Параметры взрослых самок и самцов двух форм (*ciconia* и *asiatica*) не перекрываются на 84–85,0% (то есть, выборки из средне-восточно-европейской (1) и средне-азиатской (6) частей ареала показывают различия уровня классических подвидов), а с параметрами *boyciana* они не перекрываются на 95% – и более, значительно превосходя условную границу (CD = 1,34) подвидовых различий (их CD был – 1,72–2,82).

### 3.8. Особенности формы и пропорций клювов аистов

Из рисунка 6, видно, что у европейского и азиатского белых аистов клюв короче, чем у дальневосточного, и иначе ориентирован к продольной оси черепа. Если приложить линейку к нижней кромке загылочного отверстия и перпендикулярю от середины отверстия ноздри на нижнюю кромку верхней челюсти, окажется, что у *ciconia* и *asiatica* надклювье «скошено» вниз, а у *boyciana* – поднято над этой линией (рис. 7).

Кроме того, линейка, приложенная к крыше черепа и коньку клюва этих форм, показывает (рис. 7), что у *ciconia* клюв прямой (или чуть «провисает» у вершины и у основания). У части же особей *boyciana* он прямой (самки) или – загнут вверх (самцы), сходно с некоторыми особями *nigra* и *maguari*, что отмечено Ф.Я. Дзержинским (1997). Кроме того, на черепах у части особей *boyciana* заметна щель между над- и подклювьем, достигающая ширины 0,7–0,8 мм (рис. 6).

Эту неоднородность в форме клюва *boyciana* (из японских и корейских питомников) объяснили К. Мурата и С. Хеонг с соавторами: у самцов клюв выше, шире и резче загнут вверх, чем у самок (Murata et al., 1988; Cheong et al., 2007), у которых он ниже и более прямой. У самцов *ciconia* и *asiatica* клюв длиннее (108,8% и 109,5%) и выше

Таблица 7

Масса тела некоторых взрослых настоящих аистов трибы Ciconiini (г)  
Body mass of some adult true storks of the tribe Ciconiini (g)

Параметры	♀♀	♂♂	Все ad	Источники
<b><i>C. nigra</i></b>				
M ± se	2900	3010,7 ± 23,7	2976,3 ± 46,9	Niethammer, 1938; Федюшин, Долбик, 1967; Ali, Ripley, 1968; F. Patrick из Hancock et al., 1992; F. Müller из Janssen et al., 2004.
Lim (n)	– (1)	2800–3200 (9)	2250–3620 (23)	
♀/♂, %	100	103,8	–	
<b><i>C. ciconia</i></b>				
M ± se	3387,9 ± 47,4	3673,2 ± 40,8	3551,8 ± 35,1	Heinroth, 1922; Bauer, Glutz von Blotzheim, 1966; Hornberger, 1967.
Lim (n)	2700–3900 (40)	2900–4400 (54)	2700–4400 (94)	
♀/♂, %	100	108,4	–	
<b><i>C. maguari</i></b>				
M ± se	3700,0 ± 65,5	4200,0 ± 20,4	4025,0 ± 53,1	Thomas, 1985; King, 1988.
Lim (n)	3400–3800 (7)	4000–4350 (13)	3400–4350 (20)	
♀/♂, %	100	113,5	–	
<b><i>C. boyciana</i></b>				
M ± se	4216,7 ± 111,9	5156,5 ± 60,6	4802,1 ± 63,8	K. Murata, Archibald, King из Hancock et al., 1992; Андронов, 2011
Lim (n)	3700–5000 (15)	4500–5500 (17)	3600–5900 (52)	
♀/♂, %	100	122,3	–	



Особенности положения «язычка» оперения на голом участке основания подклювья у четырех форм аистов  
Peculiarities of the position of plumage «tongue» on the bare site of the mandible base in four forms of storks

Параметры	<i>C. c. ciconia</i> (n = 16)	<i>C. c. asiatica</i> (n = 20)	<i>C. boyciana</i> (n = 6)	<i>C. maguari</i> (n = 1)
<b>Расстояние от кончика «язычка» до пересечения с передней границей оперения по бокам подклювья / Distance from the tip of «tongue» to the intersection with the front border of plumage on sides of the mandible</b>				
<b>Молодые / Young</b>	<b>n = 3</b>	<b>n = 4</b>	<b>n = 2</b>	–
M ± se	-1,83 ± 0,17	-3,50 ± 2,02	15,0	–
CV, %	16,2	115,5	–	–
Lim	-1,5 – -2,0	-7,0 – 0,0	4,0 – 26,0	–
<b>Взрослые / Adults</b>	<b>n = 13</b>	<b>n = 16</b>	<b>n = 4</b>	<b>n = 1</b>
M ± se	-3,77 ± 1,73 ***	-6,94 ± 1,55 ***	15,0 ± 4,6	-10,0
CV, %	163,7	90,1	54,6	–
Lim	-20,5 – 4,0	-17,0 – 5,0	9,0 – 30,0	–
<b>Глубина вырезки от боковых оснований «язычка» до передней границы оперения подклювья / Depth of the cut from the lateral bases of «tongue» to the front border of the mandible plumage</b>				
<b>Молодые / Young</b>	<b>n = 3</b>	<b>n = 4</b>	<b>n = 2</b>	–
M ± se	18,7 ± 4,2	14,3 ± 4,4	33,5	–
CV, %	38,7	61,3	–	–
Lim	14,0 – 27,0	7,0 – 27,0	32,0 – 35,0	–
<b>Взрослые / Adults</b>	<b>n = 13</b>	<b>n = 16</b>	<b>n = 4</b>	<b>n = 1</b>
M ± se	27,8 ± 3,5	24,8 ± 2,5	27,7 ± 5,2	38,0
CV, %	39,5	40,2	54,6	–
Lim	11,0 – 41,5	10,0 – 43,0	19,0 – 37,0	–

Примечание. \*\*\* –  $p < 0,001$  с *C. boyciana*.

(106,7% и 103,9%), чем у самок, но его форма у разных полов почти одинакова при несколько различающихся подклювьях, более загнутых вверх у самцов (Baueg, Glutz von Blozheim, 1966; Creutz, 1988). У настоящих аистов загнутый вверх клюв имеют оба пола рыбоядных

азиатского (*Ephippiorhynchus asiaticus*), африканского (*E. senegalensis*) и бразильского (*Jabiru mycteria*) ябиру.

Соотношение объемов мозгового черепа и клюва у белых аистов Евразии показывают разницу в их пропорциях. Если объем мозгового черепа у *boyciana* составил 131%

Таблица 9

Относительные размеры средних внешне-морфологических параметров взрослых самок (100,0%) и самцов белых аистов Евразии (по табл. 4 и 5)

Relative sizes of the average external morphological parameters of adult females (100.0%) and males of Eurasian white storks (according to Tables 4 and 5)

Параметры / Parameters	<i>C. c. ciconia</i>	<i>C. c. asiatica</i>	<i>C. boyciana</i>
Длина крыла / Wing length	103,24	102,86	107,41
Длина хвоста / Tail length	109,08	–	106,71
Плюсна / Tarsus	108,20	106,85	112,96
Длина клюва до оперения лба / Beak length to the plumage of the forehead	108,83	109,49	112,91
Высота клюва на уровне проксимального края отверстия ноздри / Beak height at the level of the proximal edge of the nostril	106,70	103,89	115,04
Ширина клюва на том же уровне / Beak width at the same level	103,58	106,92	113,37
Высота нижней челюсти на том же уровне / Mandible height at the same level	108,53	105,21	113,40
Длина симфиза нижней челюсти / Mandible symphysis length	108,65	102,56	109,81
<b>M ± se</b>	<b>107,10 ± 0,85 **</b>	<b>105,40 ± 0,95 **</b>	<b>111,45 ± 1,09</b>

Примечание. \*\* –  $p < 0,01$  с *C. boyciana*.



Таблица 10

Коэффициенты различия (CD) взрослых самок трех форм белых аистов  
Coefficients of difference (CD) of adult females of three forms of White Storks

Параметры / Parameters	I – II	II – III	I – III
n	4 – 17	9	3 – 13
1. Длина крыла / Wing length	0,61	0,73	1,21
2. Длина хвоста / Tail length	–	–	0,55
3. Плюсна / Tarsus	1,48	1,19	2,15
4. Клюв до лба / Beak to the forehead	1,74	1,99	2,95
5. Высота клюва / Beak height	1,24	1,19	2,20
6. Ширина клюва / Beak width	0,62	1,62	1,93
7. Высота мандибул / Mandible height	1,05	0,93	1,67
8. Длина симфиза нижней челюсти / Mandible symphysis length	0,54	4,36	4,99
<b>M ± se</b>	<b>1,04 ± 0,18</b>	<b>1,72 ± 0,47</b>	<b>2,21 ± 0,47</b>

**Примечание к таблицам 10 и 11.** Коэффициент различия двух выборок а и б (где б имеет большее значение средней) представлен формулой  $CD = (M_b - M_a) / (SD_a + SD_b)$ , где М – среднее значение, SD – среднее квадратическое отклонение. Согласно «правилу 75%», популяция признается самостоятельным подвидом ( $CD = 1,28$ ; распределения отделяют 90% выборок), а при значении  $CD > 1,34$  – велика вероятность принадлежности выборок разным видам (Майр, 1971).

The coefficient of difference of two samples a and b (where b has a larger average value) is represented by the formula  $CD = (M_b - M_a) / (SD_a + SD_b)$ , where M is mean value, SD is the standard deviation. According to the «75% rule», the population is recognized as an independent subspecies ( $CD = 1,28$ ; distributions separate 90% of samples), and with a value of  $CD > 1,34$  it is highly likely that samples belong to different species (Mayr, 1971).

Сравниваемые формы (compared forms): **I** – *C. c. ciconia*, **II** – *C. c. asiatica*, **III** – *C. boyciiana*.

такового у *ciconia* (100%), то объем его клюва оказался непропорционально больше, составив 238,5%, в то время как у *asiatica* – только 135% объема клюва *ciconia* (табл. 12). Резкое увеличение объема клюва у дальневосточного аиста связано с его значительным удлинением, уплощением с боков и заметно большей высотой по всей длине. У *ciconia* и *asiatica* клюв имеет форму почти правильного конуса (у которого высота больше ширины), медленно расширяющегося от вершины к основанию.

Увеличение общей высоты клюва у дальневосточного аиста повлекло за собой и изменения в форме подклювья, значительно более высокого и резче загнутого вверх у обоих полов, чем у двух упомянутых (рис. 6). При этом имеется еще одно структурное изменение подклювья: значительное удлинение симфиза (сросшейся части) мандибул (рис. 8) в сравнении с двумя другими формами

белого аиста (табл. 4 и 5). Эти изменения определенно связаны со специализацией дальневосточного аиста к ловле и удержанию более крупной и сильной добычи (рыбы).

### 3.9. Корреляции внешних морфологических параметров

Рассмотрим связь некоторых внешних морфологических параметров у взрослых птиц трех форм аистов. Для каждой формы отмечены достоверные коэффициенты корреляции между длиной крыла и плюсны ( $p < 0,01 - 0,001$ ), крыла и клюва ( $p < 0,01 - 0,001$ ), плюсны и клюва ( $p < 0,05 - 0,001$ ), длиной и высотой клюва ( $p < 0,001$ ). Длина клюва и симфиза мандибул имеет высокие и достоверные коэффициенты корреляции только у *ciconia* и *boyciiana* ( $p < 0,001$ ), но недостоверные у *asiatica*, что, возможно, связано с несрастанием рамфотеки его под-

Таблица 11

Коэффициенты различия (CD) взрослых самцов трех форм белых аистов  
Coefficients of difference (CD) of adult males of three forms of White Storks

Параметры / Parameters	I – II	II – III	I – III
n	5 – 23	18	3 – 13
1. Длина крыла / Wing length	0,88	2,00	2,43
2. Длина хвоста / Tail length	–	–	0,45
3. Плюсна / Tarsus	1,10	1,89	2,66
4. Клюв до лба / Beak to the forehead	1,58	1,98	3,46
5. Высота клюва / Beak height	1,02	3,09	3,53
6. Ширина клюва / Beak width	0,97	2,32	3,23
7. Высота мандибул / Mandible height	1,11	2,55	2,94
8. Длина симфиза нижней челюсти / Mandible symphysis length	0,32	4,13	3,88
<b>M ± se</b>	<b>1,00 ± 0,14</b>	<b>2,57 ± 0,31</b>	<b>2,82 ± 0,38</b>

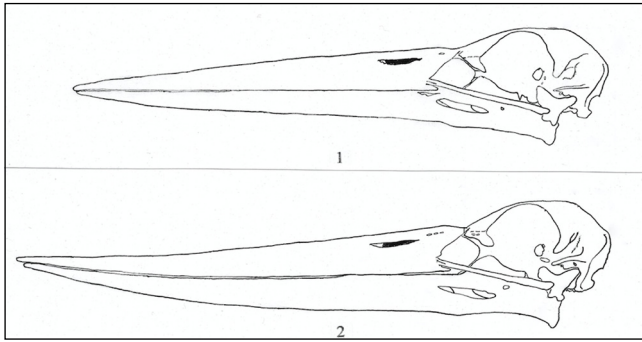


Рис. 6. Черепа белого (оба пола, 1) и самца дальневосточного (2) аистов при одинаковой длине черепной коробки.

Fig. 6. Skulls of the White Stork (both sexes, 1) and Oriental Stork (male, 2) with the same brainpan length.

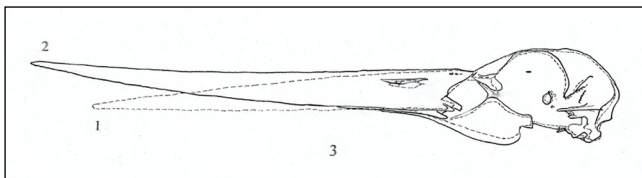


Рис. 7. Мозговая часть черепов белого (1) и дальневосточного (2) аистов, расположенных на одной оси, при одинаковой длине черепных коробок.

Fig. 7. Cerebral part of the skulls of the White Stork (1) and Oriental Stork (2) located on the same axis, with the same brainpan length.

клювья в онтогенезе, в проксимальной части симфиза нередко образующей щель длиной более сантиметра. Высота надклювья и мандибул на уровне проксимального края отверстия ноздри имела недостоверные и небольшие коэффициенты корреляции у всех форм, а связь длины крыла и хвоста у *ciconia* и *boyciana* оказалась гораздо более слабой, чем у других параметров. Коэффициенты корреляции длины клюва и симфиза мандибул, длины и высоты клюва у *boyciana* были выше, чем у двух других форм (табл. 13).

В работе о различении полов у *ciconia* по внешне-морфологическим параметрам П. Цwertня с коллегами (Cwiertnia et al., 2006) показано, что самые высокие коэф-

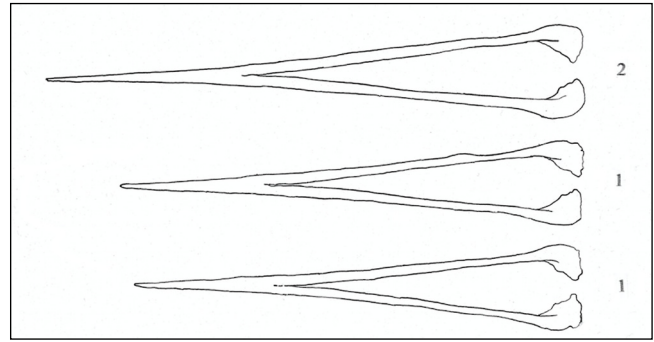


Рис. 8. Симфиз мандибул белого (1) и дальневосточного аистов (2), при одинаковой длине черепной коробки (вид снизу).

Fig. 8. Symphysis of the mandibles of the White Stork (1) and Oriental Stork (2), with the same brainpan length (bottom view).

фициенты корреляции отмечены между длиной клюва и плюсны (0,70), клюва и крыла (0,69). Из таблицы 13 видно, что в нашей случае для обоих полов *ciconia* эти коэффициенты также были самыми высокими (соответственно 0,68 и 0,66), но между ними располагался еще и коэффициент корреляции длины клюва и симфиза мандибул (0,67), который польские коллеги не измеряли. Кроме того, у *asiatica* самые высокие коэффициенты корреляции отмечены для длины клюва и плюсны (0,64), а также для длины и высоты клюва (0,61); а у *boyciana* – для длины клюва и симфиза мандибул (0,79), длины и высоты клюва (0,79).

**3.10. Размеры яиц**

Сравним 5 форм, как близкородственных (*ciconia*, *asiatica*, *boyciana*), так и достигших видového уровня (*nigra*, *maguari*), как симпатричных (*nigra – ciconia*, *nigra – asiatica*), имеющих видовой статус, так и аллопатричных (*ciconia – asiatica*), но еще относящихся к одному виду или принадлежащих к разным видам (*nigra*, *ciconia*, *maguari*).

В таблице 14 попарно сравнены средние значения длины и максимального диаметра яиц 5 форм и видов. Лишь в одном случае – у сходных размерами *asiatica* и *maguari* разница средних максимального диаметра яиц не достоверна. Параметры яиц самых близких форм, *ciconia*

Таблица 12

Соотношение объемов черепа и клюва (с рамфотекой) у белых аистов  
Ratio of the volume of the skull and beak (with rhamphotheca) in white storks

Форма / Form	Объем черепа / Skull volume		Объем клюва / Beak volume	
	абс., см <sup>3</sup> / abs., cm <sup>3</sup>	в % от объема черепа <i>C. c. ciconia</i> / in % of the skull volume in <i>C. c. ciconia</i>	абс., см <sup>3</sup> (в % от объема у <i>C. c. ciconia</i> ) / abs., cm <sup>3</sup> (in % of the volume in <i>C. c. ciconia</i> )	в % от объема черепа этой формы / in % of the skull volume of this form
<i>C. c. ciconia</i> (n = 10)	61,25	100,00	23,66 (100,00)	38,63
<i>C. c. asiatica</i> (n = 1)	71,52	116,77	31,99 (134,98)	44,72
<i>C. maguari</i> (n = 3)	73,36	119,77	35,06 (148,18)	47,79
<i>C. boyciana</i> (n = 5)	80,16	130,87	56,52 (238,48)	70,51



Таблица 13

Коэффициенты корреляции внешних морфологических признаков у взрослых евразийских белых аистов  
Coefficients of correlation of external morphological parameters in adult Eurasian white storks

Параметры / Parameters	<i>C. c. ciconia</i>	<i>C. c. asiatica</i>	<i>C. boyciana</i>
Длина крыла и плюсны / Length of the wing and the tarsus	0,62 *** (n = 45)	0,56 ** (n = 27)	0,60 *** (n = 28)
Длина крыла и хвоста / Length of the wing and the tail	-0,15 (n = 11)	–	0,035 (n = 19)
Длина крыла и клюва / Length of the wing and the beak	0,66 *** (n = 45)	0,48 ** (n = 27)	0,54 ** (n = 27)
Длина плюсны и клюва / Length of the tarsus and the beak	0,68 *** (n = 45)	0,64 *** (n = 27)	0,42 * (n = 31)
Длина клюва и симфиза мандибул / Length of the beak and mandible symphysis	0,67 *** (n = 40)	0,26 (n = 28)	0,79 *** (n = 13)
Длина и высота клюва / Length and height of the beak	0,63 *** (n = 39)	0,61 *** (n = 28)	0,79 *** (n = 24)
Высота надклювья и мандибул (на уровне начала ноздри) / Height of bite and mandibles (at the level of the nostril beginning)	0,35 (n = 27)	0,41 (n = 20)	0,16 (n = 14)

Уровень достоверности различий (significance level): \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Таблица 14

Попарное сравнение длины и максимального диаметра яиц пяти форм настоящих аистов ( $t$ -критерий)  
Pairwise comparisons of length and maximal diameter of eggs of five genuine storks ( $t$ -test)

Группа 1 / Group 1			Группа 2 / Group 2			p
Форма / Form	n	M ± se	Форма / Form	n	M ± se	
<b>Длина, мм / Length, mm</b>						
<i>C. nigra</i>	338	66,03 ± 0,16	<i>C. c. ciconia</i>	757	72,75 ± 0,16	< 0,001
<i>C. nigra</i>	338	66,03 ± 0,16	<i>C. c. asiatica</i>	54	73,59 ± 0,18	< 0,001
<i>C. nigra</i>	338	66,03 ± 0,16	<i>C. maguari</i>	78	75,10 ± 0,30	< 0,001
<i>C. nigra</i>	338	66,03 ± 0,16	<i>C. boyciana</i>	102	76,25 ± 0,24	< 0,001
<i>C. c. ciconia</i>	757	72,75 ± 0,16	<i>C. c. asiatica</i>	54	73,59 ± 0,18	< 0,001
<i>C. c. ciconia</i>	757	72,75 ± 0,16	<i>C. maguari</i>	78	75,10 ± 0,30	< 0,001
<i>C. c. ciconia</i>	757	72,75 ± 0,16	<i>C. boyciana</i>	102	76,25 ± 0,24	< 0,001
<i>C. c. asiatica</i>	54	73,59 ± 0,18	<i>C. maguari</i>	78	75,10 ± 0,30	< 0,001
<i>C. c. asiatica</i>	54	73,59 ± 0,18	<i>C. boyciana</i>	102	76,25 ± 0,24	< 0,001
<i>C. maguari</i>	78	75,10 ± 0,30	<i>C. boyciana</i>	102	76,25 ± 0,24	< 0,005
<b>Максимальный диаметр, мм / Maximum diameter, mm</b>						
<i>C. nigra</i>	338	48,67 ± 0,07	<i>C. c. ciconia</i>	757	52,20 ± 0,05	< 0,001
<i>C. nigra</i>	338	48,67 ± 0,07	<i>C. c. asiatica</i>	54	53,02 ± 0,14	< 0,001
<i>C. nigra</i>	338	48,67 ± 0,07	<i>C. maguari</i>	78	52,81 ± 0,21	< 0,001
<i>C. nigra</i>	338	48,67 ± 0,07	<i>C. boyciana</i>	102	55,87 ± 0,19	< 0,001
<i>C. c. ciconia</i>	757	52,20 ± 0,05	<i>C. c. asiatica</i>	54	53,02 ± 0,14	< 0,001
<i>C. c. ciconia</i>	757	52,20 ± 0,05	<i>C. maguari</i>	78	52,81 ± 0,21	< 0,01
<i>C. c. ciconia</i>	757	52,20 ± 0,05	<i>C. boyciana</i>	102	55,87 ± 0,19	< 0,001
<i>C. c. asiatica</i>	54	53,02 ± 0,14	<i>C. maguari</i>	78	52,81 ± 0,21	–
<i>C. c. asiatica</i>	54	53,02 ± 0,14	<i>C. boyciana</i>	102	55,87 ± 0,19	< 0,001
<i>C. maguari</i>	78	52,81 ± 0,21	<i>C. boyciana</i>	102	55,87 ± 0,19	< 0,001

Источники (sources):

***C. nigra***: Rey, 1905 (n = 23); Skovgaard, 1932 (40); Спангенберг, 1951 (11); Лебедева, 1959 (2); Bauer, Glutz von Blotzheim, 1966 (84); Makatsch, 1974 (25); Schröder, Burmeister, 1974 (12); Ивановский, 1990 (17); Afanasyev, Belik, 1993 (2); Keller, Profus, 1992 (88); Czuchnowski, 1995 (16); Нумеров и др., 1995 (9); A. Nottorf, pers. com. (7: из Janssen et al., 2004); Пекло, 2016 (2).

***C. c. ciconia***: Witherby et al., 1945 (103); Mell, 1951 (37); Bauer, Glutz von Blotzheim, 1966 (80); Schönwetter, 1967 (150); Hudec, Серпу, 1972 (53); Никифоров и др., 1989 (65); Profus, 1991 (125 + 42); Адамян, 1992 (102).

***C. c. asiatica***: Сагитов, Гулмурадов, 1972 (29); Третьяков, 1990 (6); Мамашукуров и др., 1998 (19).

***C. maguari***: Gibson, 1880 (1); Gibson, 1919 (1); Schönwetter, 1967 (18); Naedo-Rossi, 1969 (2); Kahl, 1971 (2); Thomas, 1984 (54).

***C. boyciana***: Н.М. Пржевальский (n = 9; coll. ЗИН); Taczanowski, 1893 (3); Г.Ф. Гёбель (1; coll. ЗИН); Леонович, Николаевский, 1976 (4); Панькин, Нейфельдт, 1976 (4); Винтер, 1978 (24); Li et al., 1991 (17); Fei et al., 1991 (4); Глушенко и др., 2006 (19); Дугинцов, 2008 (2); Ю.Н. Глушенко (9: личн. сообщ.); В.Н. Сотников, В.В. Гричик (7: личн. сообщ.).



Таблица 15

и *asiatica*, имели значительные различия ( $p < 0,001$ ), а у *boyuciana* они отличались от двух последних еще больше ( $p < 0,001$ ).

Оказалось, что дальневосточный аист в Среднем Приамурье откладывал более крупные яйца, чем в Южном Приморье (табл. 15). Расстояние между пунктами проведения исследований (от с. Касаткино у низовьев р. Буря на Амуре (юг Архаринского района Амурской области) на юго-юго-восток до г. Спасск-Дальний в Приморском крае) около 530 км. Учитывая возможную связь массы яиц с массой тела сносящих их самок (Винтер, Кашенцева, 2016), заметим, что, вероятно, приморские аисты мельче приамурских. Сходная ситуация отмечена и для яиц формы *ciconia*: у птиц из Северной Африки и Южной Европы они несколько мельче, чем в Северной и Восточной Европе (Profus, 1986).

### 3.11. Величина завершенной кладки евразийских белых аистов

По средней величине полной кладки дальневосточный аист уступает азиатской и в меньшей степени – номинативной форме белого аиста, но несколько превосходит американского аиста (табл. 16). Однако имеющиеся в нашем распоряжении выборки кладок азиатской формы белого и американского аистов очень малы для таких сравнений, поэтому окончательные выводы сделать пока нельзя.

Частоты полных кладок разной величины у белого и дальневосточного аистов представлены в таблице 17. У первого – наиболее часты кладки из 3–5 яиц (95,3%), а у второго они составляют лишь 84,9%, зато кладки из 1–2 яиц найдены в 4,2 раза чаще, чем у европейской формы (их частота достоверно выше при  $p < 0,001$ , а из 3 яиц – достоверно ниже при  $p < 0,05$ ). И в целом, распределения частот полных кладок у этих форм были достоверно различны (по методу «лямбда» Колмогорова и Смирнова:  $\lambda = 1,54$ ,  $p < 0,05$ ).

Размеры яиц *C. boyuciana* из двух участков гнездового ареала  
Measurements of *C. boyuciana* eggs from two areas of breeding range

Параметры / Parameters	Среднее Приамурье (n = 33) / Middle Amur Area	Южное Приморье (n = 48) South Primorye
<b>Длина, мм / Length, mm</b>		
M ± se	77,11 ± 0,36 **	75,53 ± 0,37 **
Lim	72,0 – 81,0	69,2 – 80,1
<b>Максимальный диаметр, мм / Maximum diameter, mm</b>		
M ± se	56,48 ± 0,30 ***	55,14 ± 0,26 ***
Lim	51,5 – 59,7	51,1 – 58,3

Уровень достоверности различий (significance level): \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Таблица 16

Величина полной кладки разных форм белых аистов  
Size of the full clutch in different forms of white storks

Форма / Form	Число кладок / Number of clutches	Число яиц / Number of eggs	M ± se
<i>C. boyuciana</i>	213	759	3,564 ± 0,065
<i>C. c. ciconia</i>	2067	7745	3,747 ± 0,019 **
<i>C. c. asiatica</i>	28	121	4,321 ± 0,090 ***
<i>C. maguari</i>	55	171	3,109 ± 0,083 ***

Сравнение величины кладки у *C. boyuciana* с другими формами по *t*-критерию, уровень достоверности различий: \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Comparison of the clutch size in *C. boyuciana* with other forms by *t*-test, significance level: \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

Источники (sources), число кладок : число яиц (number of clutches : number of eggs):

*C. c. ciconia*: Сомов, 1897 (1 : 3); Герхнер, 1928 (2 : 5); Haverschmidt, 1949 (80 : 315); Makatsch, 1950 (19 : 82); Голодушко, 1958 (236 : 840); Jovetic, 1963 (268 : 926); Аверин и др., 1971 (453 : 1862); Mrugasiewicz, 1972 (837 : 3006); Makatsch, 1974 (23 : 101); Вероман, 1976 (36 : 140); Profus, 1986 (90 : 363); Адамян, 1992 (22 : 102).

*C. c. asiatica*: Сагитов, Гулмурадов, 1972 (24 : 102); Мамашукуров и др., 1998 (4 : 19).

*C. boyuciana*: Н.М. Пржевальский (1868–1869, дневники: 3 кладки по 4 яйца); Taczanowski, 1875 (1 : 3); Леонович, Николаевский, 1976 (2 : 8); Панькин, Нейфельдт, 1976 (18 : 44); Винтер, 1978 (31 : 102); Винтер (неопубл. данные 1978 г.; 5 : 16); Fei et al., 1991 (3 : 11); Li et al., 1991 (4 : 17); Глушенко и др., 2006; Глушенно Ю.Н., личн. сообщ., 2015 (15 : 55); Дугинцов, 2008 (9 : 38); Росляков, 1981 (5 : 17); Андронов, 2011 (2 : 11); М.П. Париков, личн. сообщ., 2015 (112 : 417); В.Н. Сотников, В.В. Гричик, личн. сообщ., 2016 (2 : 7).

*C. maguari*: Thomas, 1984 (55 : 171).

Таблица 17

Встречаемость полных кладок с различным числом яиц у двух форм белых аистов, %

Frequency of full clutches with the different number of eggs in two forms of white storks, %

<i>C. c. ciconia</i> (n = 1780)							
1	2	3	4	5	6	7	8
0,1 ***	3,4 ***	31,4 *	49,3	14,6	0,9	0,2	< 0,1
<i>C. boyuciana</i> (n = 211)							
2,8 ***	11,8 ***	23,2 *	50,8	10,9	0,5	–	–

Уровень достоверности различий между частотами по критерию  $\phi$  (significance level,  $\phi$ -test): \* –  $p < 0,05$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ .

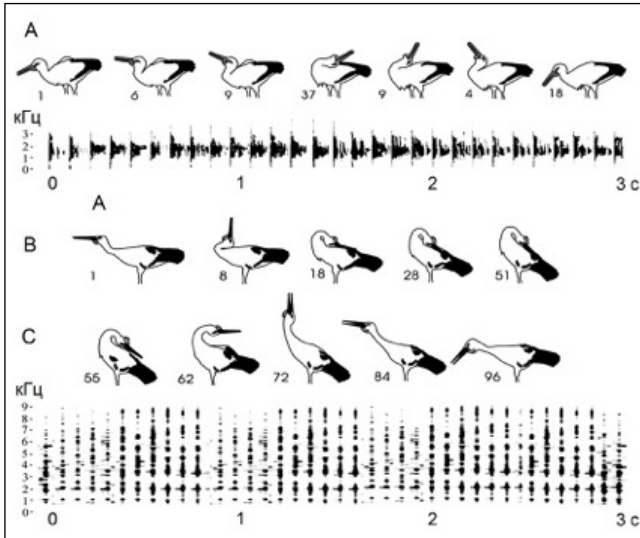


Рис. 9. Гомологичные демонстрации «вверх-вниз» (Up-down display, Kahl, 1971) европейского белого (A) и дальневосточного (B, C) аистов (Cramp, Simmons, 1977; Павлова, Панов, 2005).

Fig. 9. Homologous «up-down» demonstrations (Up-down display, Kahl, 1971) of the White (A) and Oriental (B, C) Storks (Cramp, Simmons, 1977; Pavlova, Panov, 2005).

### 3.12. Сигнальное поведение у *C. c. ciconia* и *C. boyciana*

Из репертуара поведенческих демонстраций белых аистов остановимся на особенностях выполняемой на гнезде птенцами (уже на 3–5-й дни жизни) и взрослыми обычной демонстрации, названной Ф.М. Калем «вверх-вниз» (Up-down display; Kahl, 1971). Она давно описана для европейского белого аиста (Schütz, 1942; Bauer, Glutz

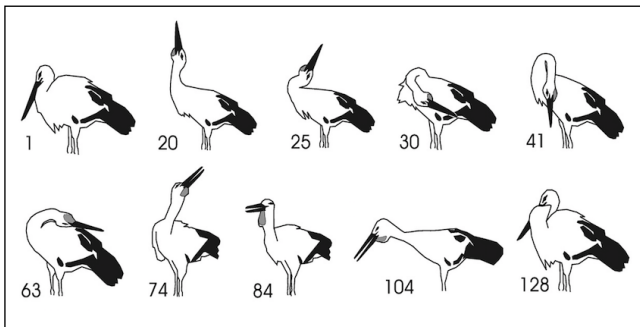


Рис. 10. Демонстрация дальневосточного аиста «голова на боку – клюв вниз»: вторая половина демонстрации «вверх – вниз» (Up-down display, Kahl, 1971). Между кадрами 30–63 трещания клюва нет, а с 74-го по 104-й – оно возобновляется, на 128 – демонстрация закончена, птица прячет клюв в распушенное оперение груди (Павлова, Панов, 2005).  
Fig. 10. Demonstration of the Oriental Stork «the head on its side – the beak down»: the second half of the demonstration «up-down» (Up-down display, Kahl, 1971). Between the frames 30–63 there is no beak creaking, but it resumes from the 74<sup>th</sup> to 104<sup>th</sup> frames, at the 128<sup>th</sup> frame the demonstration is over, the bird hides its beak into the fluffy breast plumage (Pavlova, Panov, 2005).

von Blotzheim, 1966; Kahl, 1971; Cramp, Simmons, 1977) и позднее – для дальневосточного (Винтер, 1978, 1983; Winter, 1982; King, 1988; Archibald, Schmitt, 1991; Павлова, Панов, 2005) и американского (King, 1988) аистов.

У двух первых – это шелканье клювом при запрокидывании головы на спину. Одна такая секвенция продолжается 3 сек и может повторяться. У дальневосточного аиста имеется секундная пауза в шелкании клювом после запрокидывания головы на спину и соприкосновения с ней клюва (Винтер, 1978). У европейской формы такой паузы нет, и шелканье сопровождает всю секвенцию. К. Арчибалд и Б. Шмит (1991) заметили, что при шелкании во второй фазе секвенции дальневосточный аист водит клювом влево-вправо и при этом переступает ногами, а европейский – не водит клювом и его ноги неподвижны. Е.Ю. Павлова и Е.Н. Панов (2005), используя видеозаписи, обратили внимание на значительную разницу в амплитуде забрасывания головы у этих форм (рис. 9). А также на то, что у дальневосточного аиста после соприкосновения клюва со спиной наступает пауза в трещании, и голова чаще «сползает» на бок, при опущенном вертикально вниз клюве, после чего шелканье возобновляется, следует подъем клюва вверх и поведение им из стороны в сторону, а в финале секвенции – укладывание его среди поднятого оперения белой «манишки», в основании шеи (рис. 10). Этой детали демонстрации «голова на боку...» и паузы в трещании у европейской формы нет. Вывод этой работы: «Этологические различия между белым и дальневосточным аистами настолько существенны, что выделение второй из этих форм в качестве самостоятельного вида становится достаточно аргументированным» (Павлова, Панов, 2005, с. 42).

### 3.13. Отношение к человеку белого и дальневосточного аистов

После катастрофы на Чернобыльской АЭС, вызвавшей эвакуацию жителей на значительных территориях и прекращение сельскохозяйственной деятельности, численность гнездящихся там белых аистов существенно снизилась (Самусенко, 2013), что подчеркивает их синантропность. Этот аист нередко размещает гнезда в населенных пунктах – на деревьях, крышах или столбах на высоте 6–8 м от земли. О его высоком пороге возбудимости свидетельствует колониальное гнездование в Армении, Испании и Марокко (Schüz, Gehlhoff, 1967; Chozas, 1986; Ruthke, 1986; Адамян, 1990, 1992; Schulz, 1996; Vergara, Aguirre, 2006; Ramo et al., 2013; Si Bachir et al., 2013).

По наблюдениям за дальневосточным аистом в питомниках, он легко возбудим, более агрессивен и осторожен по сравнению с белым аистом (Archibald, Schmitt, 1991). Так, обычная дистанция между гнездами дальневосточной формы – 500–700 м. Осторожность и дикость дальневосточного аиста у оз. Ханка отметил еще Н.М. Пржевальский (1870), а на Буреинско-Хинганской низменности (в 1974–1976 и 1978 гг.) гнезда этого вида ближе 4,5–5,5 км от поселков не обнаружены (Винтер, 1978; рис. 1).

### 3.14. Погадки аистов

В работах о питании аистов наиболее обычен анализ состава погадок (Schenk, 1907; Skovgaard, 1920;



Таблица 18

Haverschmidt, 1949; Dolderer, 1953, 1956; Sziji, Sziji, 1955; Лебедева, 1958, 1959, 1960; Schierer, 1962, 1967; Baudoin, 1973; Rekasi, 1975; Смогоржевский, 1979; Grimm, 1986; Lazaro, 1986; Sackl, 1987, 1989; Pinowska et al., 1991; Марисова и др., 1992; Dziewiaty, 1992; Mužinic, Rašajski, 1992; Самусенко, 1994, 2013; Boukhamza et al., 1995; Николаев, 2000; Miltshev et al., 2000; Samusenko, 2000; Fellag, 2006).

Количество остатков беспозвоночных в погадке у белого аиста больше, чем у дальневосточного, для которого этот показатель изменчив в сезоны разной влагообеспеченности (Winter, 1991; Винтер, 2017). Одна погадка (разновозрастных птенцов) в Среднем Приамурье во влажных 1975–1976 гг. (n = 110) в среднем содержала лишь 1,3 экземпляра преимущественно беспозвоночных, а в более сухой 1978 г. (n = 97) – их было в 13,7 раза больше (17,8), что по трем сезонам составило 9,0 экз. на погадку (n = 207). А в одной погадке белых аистов во влажных стациях долины р. Припять в Белоруссии (март – июль; n = 448) было 17,1 (Самусенко 1994; Samusenko, 2000), в Тюрингии (Grimm, 1986; n = 71) – 16,5, а Австрии (Sackl, 1987; n = 108) – 48,7 и Алжире (Boukhamza et al., 1995; март – июль; n = 100) – 46,1 особей беспозвоночных. В двух последних точках в погадке было в 5,4 и 5,1 раз больше беспозвоночных, чем у дальневосточного аиста.

Эти данные свидетельствуют о частях объектов, не усваиваемых аистами, что показано автором (табл. 18; Винтер, 1978, 2017; Winter, 1982, 1991). Доля позвоночных животных в 1427 погадках белого аиста из Дании, Венгрии, Голландии, ГДР, Франции, Бельгии и Испании колебалась от 0,3% до 0,9%, что было в 17,5–52,6 раза меньше, чем в корме этого вида, отобранном у птенцов или обнаруженном в зобах и желудках недавно кормившихся взрослых птиц (Lazaro, 1986).

### 3.15. Об усвоении позвоночных животных дальневосточным аистом

В пище дальневосточного аиста отмечены 15 видов позвоночных – рыбы, земноводные, птицы и млекопитающие – и более 100 видов беспозвоночных – пиявки, паукообразные, насекомые и брюхоногие моллюски (Винтер,

Соотношение объектов питания в пробах (n = 12) корма птенцов и их погадках (n = 37) в одном гнезде дальневосточного аиста (меньший компонент принят за 1,0)

Ratio of food objects in the samples (n = 12) of the food of chicks and their pellets (n = 37) in one nest of the Oriental White Stork (the smaller component is taken as 1,0)

Группы объектов питания / Dietary object groups	Число объектов, % от общего / Object number, % of the total		Встречаемость / Occurrence	
	пробы корма / feed samples	погадки / pellets	пробы корма / feed samples	погадки / pellets
Vertebrata	10,5	1,0	2,8	1,0
Pisces, Cypriniformes	112,1	1,0	18,5	1,0
Amphibia, Anura, Ranidae	1,6	1,0	2,4	1,0
Mammalia, Rodentia	1,0	11,7	1,0	1,3
Invertebrata	1,0	19,1	1,0	1,1
Arachnoidea, Aranei	1,0	2,3	2,1	1,0
Insecta	1,0	38,2	1,0	1,1
Coleoptera	1,0	87,4	1,0	2,4
Carabidae	1,0	208,1	1,0	8,4
Dytiscidae	1,0	54,0	1,0	5,0
Hydrophilidae	1,0	35,0	1,0	4,0
<b>Всего объектов / Total objects</b>	<b>736</b>	<b>254</b>	<b>12</b>	<b>37</b>

Абсолютные показатели даны в таблицах 3 и 6 (Винтер, 2017).

Absolute parameters are presented in tables 3 and 6 (Winter, 2017).

1978, 1983, 2017; Winter, 1982, 1991). В какой мере приносимые взрослыми на гнездо порции корма, содержащее погадок и желудков характеризуют состав и частоту потребляемых им кормов? Рыба и лягушки (основные объекты питания птенцов и взрослых птиц) быстро и почти без остатков перевариваются в желудке (то же показано и для белого аиста: Lazaro, 1986) и могут быть обнаружены лишь у недавно кормившихся особей. А остатки растительной ветоши (захватываемой взрослыми при поимке добычи или для подновления выстилки гнезда, либо птенцами, при собирании отрыгнутого взрослыми на гнездо корма), кутикула насекомых, кости и шерсть млекопитающих выбрасываются с очередной погадкой. При этом, анализ состава погадок существенно расширяет спектр питания, свидетельствуя о больших интервалах времени кормления.

О реальном питании и составе погадок дальневосточного аиста свидетельствует то, что последние содержали в 112 раз меньше рыб и в 1,62 раза – лягушек, чем порции корма, приносимого их птенцам, и содержащее желудка взрослой птицы. Число насекомых в погадках в 38,2, а млекопитающих – в 11,7 раз больше, чем в порциях корма (табл. 18; Винтер, 1983, 2017; Winter, 1991).

### 3.16. Кормовые станции в местах гнездования евразийских аистов

О симпатричных в Европе и Западной Азии белом и черном аистах заметим, что первый предпочитает разнообразные и относительно сухие антропогенные ландшафты, а второй связан с более увлажненными, облесенными и менее населенными человеком стациями (Hornberger, 1957; Kozulin, 1996; Фээнко и др., 2012). Авторы послед-



ней европейской сводки называют черного аиста «членом экосистемы ручьев» (Janssen et al., 2004).

В Амуро-Маньчжурской лесостепной зоне Дальнего Востока (Приамурье и Южное Приморье) и в округе смешанных и широколиственных лесов Охотско-Маньчжурской провинции (нижнее течение р. Бикин; Курнаев, 1973) ареалы черного и дальневосточного аистов перекрываются (Шибнев, 1976; Михайлов и др., 1998; Mikhailov, Shibnev, 1998; Пукинский, 2003; Винтер и др., 2015). В населенной дальневосточным аистом влажной лесостепи Среднего Приамурья (низменное междуречье Буреи и Урилы) черный аист почти уничтожен браконьерством ко второй половине 1970-х гг. (Дымин, Панькин, 1975; Винтер, 1983). Учитывая обилие мелководных водоемов, прежде кормовые станции этих видов здесь совпадали.

### 3.17. Спектры питания аистов

Сравним роли аистов в экосистемах, где они размножаются.

Из-за широких спектров кормов этих аистов относят к полифагам, ловящим мелких беспозвоночных и по-

звоночных животных в сухих и увлажненных стациях и на мелководье пресных водоемов. Поскольку масса их тела – 2,5–5,5 кг (табл. 7), стратегия пищевой специализации, вероятно, заключается в поимке наиболее крупной добычи для экономии времени и энергии кормодобывания. Однако антропогенные преобразования их биоценозов не позволяют следовать этой стратегии (Грищенко, Галченок, 2011).

При анализе спектра кормов 4 аистов по возможности использовали работы, где объекты питания были и подсчитаны, и взвешены. По белому аисту взяты выборки из 11 точек ареала: Восточной (Белоруссия: 52.42 N и 23.50 E, 54.46 N и 28.19 E, 56.26 N и 30.59 E; Польша: 50.31 N и 18.18 E; Крапівны, 1957; Самусенко, 1978; Kosicki et al., 2006), Западной (Германия: 53.06 N и 11.06 E, 53.23 N и 10.35 E, 48.00 N и 10.11 E; Австрия: 46–47 N и 15–16 E; Sackl, 1987; Dziewiaty, 1992; Thomsen, Struwe, 1994 [2 точки!]; Lakeberg, 1995) и Южной (Балканы, Греция: 38–41 N и 20–26 E, Tsachalidis, Goutner, 2002) Европы, а также Северной Африки (Алжир: 36.08 N и 4.03 E, Boukhamza et al., 1995). Из них в 7 точках ареала собраны данные о числе и

Таблица 19

Доминанты питания некоторых настоящих аистов в Европе, Северной Африке, Северо-Восточной Азии и Южной Америке

Food dominants of some stork species in Europe, North Africa, North-East Asia and South America

Объекты питания / Food items	<i>Ciconia c. ciconia</i>		<i>C. boyciana</i>		<i>C. maguari</i>	<i>C. nigra</i>	
	a*	b*	a	b	a	a	b
<b>I. Vertebrata</b>	15,8	56,4	80,4	96,6	88,3	86,4	96,5
1. Pisces	3,8	5,9	74,2	87,0	43,9	54,0	58,0
2. Amphibia	6,6	12,2	6,0	7,1	32,8	31,6	36,8
3. Mammalia	3,1	33,7	+	–	11,6	–	–
<b>II. Invertebrata</b>	84,2	43,6	19,6	+	11,7	11,4	+
4. Arthropoda, Decapoda, Potamonidae	+	+	–	–	7,6	–	+
5. Insecta	44,6	19,5	18,0	+	+	7,3	+
6. Coleoptera	13,9	7,3	6,0	+	–	5,0	+
7. Dytiscidae, Hydrophilidae (imago, larvae)	+	+	5,8	+	–	+	+
8. Orthoptera, Acrididae	20,6	11,5	11,6	+	–	+	+
9. Annelida, Oligochaeta	19,1	15,0	–	–	+	+	+
Всего: экз. / Total: specimens **	84131(10)	145283,3 (8)	1263 (1)		344 (1)	8771 (9)	
Всего: масса, г / Total: mass, g **	62521 (7)	117254,3 (7)		7330,6 (1)		6658 (4)	47578,1 (4)
Ср. число доминирующих групп в выборке Average number of dominant groups in sample	3,55	3,75	4,00	2,00	4,00	2,67	2,25
Σ % доминирующих объектов / Σ % of dominant objects	60,2	85,6	97,8	94,1	95,9	96,8	96,4
Средняя масса одного объекта питания, г Average mass of one food item, g	–	1,808 ± 0,002	–	5,804	–	–	7,146
Пределы средних массы одного объекта питания в разных выборках, г Limits of the average mass of one food item in different samples, g	1,34 – 3,00		–	–	–	2,89 – 10,25	

#### Примечания (Notes).

\* a – доля от общего числа, %; b – доля от массы кормов, %.

a – proportion from the total number, %; b – proportion from the mass of food, %.

\*\* в скобках – количество выборок (number of samples is in brackets).



Таблица 20

массе объектов питания, в 3 – только об относительном числе, а в 1 – о биомассе, но без подсчета объектов. Проанализированы 84131 объектов пищи, общей массой 145,3 кг (табл. 19).

По черному аисту взяты 9 выборок из 7 точек ареала в Европе (Рязанская область России: 54.45 N и 40.45 E, Приклонский, 1958; Белоруссия: 52.42 N и 23.50 E, 54.46 N и 28.19 E, Крапивный, 1957; Лебедева, 1959; Самусенко, 1978; Центральная и Восточная Польша: 52.19 N и 20.34 E, 51.43 N и 23.58 E, Zawadzka et al., 1990; Keller, Profus, 1992; Owczarek, 2007, 2014; Чехия: Hampl et al., 2007; Греция: 41.08 N и 26.13 E, Alexandrou, 2011). В 4 выборках объекты были и подсчитаны, и взвешены, а в 5 – только подсчитаны; их число – 8771, общая масса 47,6 кг (табл. 19).

Данные о питании американского аиста взяты из работы Б.Т. Томас (Thomas, 1984; 344 экз.), а по дальневосточному аисту – наши, 3280 экз.: 1263 экз., массой 7,3 кг (31 проба корма), плюс – 2017 экз. из 207 погадок (Винтер, 1978, 2017; Winter, 1982, 1991; табл. 20).

Полные спектры кормов этих птиц, определенных до вида или рода, нередко представлены очень длинными списками (Winter, 1991; Boukhamza et al., 1995), которые для анализа надо редуцировать. Родственные животные в корме аистов нередко отличаются друг от друга по массе, но, вероятно, часто сходны по калорийности. Кроме того, мы оцениваем их роль в питании не только по числу особей, но и по массе. Следовательно, значительную часть кормов можно распределить в таблицах в их семейства и отряды, конечно с потерей видового или родового определения. В этом сравнении не столь важно, какой из видов полевок, мышей или лягушек ловит аист, важнее относительная масса этих объектов в его корме.

Западная (*ciconia*) и восточная (*asiatica*) формы белого аиста собирают корм в сухих и влажных, обычно сильно преобразованных человеком стациях, активно контролируя его деятельность на них, следуют за плугом или косилкой травы вместе с врановыми (Corvidae), чайковыми (Laridae), скворцами (*Sturnus vulgaris*) и

Корм птенцов дальневосточного аиста (5.05 – 28.07.1974 г., 1975 и 1978 гг.; 29 проб на гнездах и 2 желудка; Винтер, 1978, 2017; Winter, 1991; с сокращениями)

Food of chicks of the Oriental Stork (5.05 – 28.07.1974, 1975 and 1978; 29 samples on nests and 2 stomachs; Winter, 1978, 2017; Winter, 1991; with reducing)

Объекты питания / Food items	Экземпляры / Specimens		Встречаемость, % Occurrence, %	Биомасса, г Biomass, g	
	n	%		n	%
<b>I. Vertebrata</b>	1016	80,4	96,8	7082,7	96,62
1. Pisces, Cypriniformes	937	74,2	96,8	6375,8	86,97
2. Amphibia, Anura, Ranidae	76	6,0	41,9	523,1	7,14
3. Mammalia, Rodentia, Cricetidae	3	0,2	9,7	183,8	2,51
<b>II. Invertebrata</b>	247	19,6	71,0	247,9	3,38
4. Insecta	227	18,0	58,1	231,5	3,16
5. Coleoptera	76	6,0	54,8	165,9	2,26
6. Dytiscidae, Hydrophilidae (imago, larvae)	73	5,8	38,7	161,7	2,20
7. Carabidae	3	0,2	9,7	4,2	0,06
8. Orthoptera	146	11,6	12,9	54,8	0,75
9. Odonata	4	0,3	9,7	3,9	0,05
10. Lepidoptera (larvae)	1	0,1	3,2	6,9	0,09
11. Mollusca, Gastropoda	6	0,5	19,4	2,2	0,03
12. Hirudinea, Euhirudinea, Gnathobdellae	5	0,4	12,9	9,7	0,13
13. Arachnoidea, Aranei	9	0,7	12,9	4,5	0,06
<b>Итого / Total:</b>	<b>1263</b>	<b>100,0</b>		<b>7330,6</b>	<b>100,0</b>

пустельгой (*Falco tinnunculus*), что автор неоднократно наблюдал у озер севернее Берлина. Черный и дальневосточный аисты не используют сельскохозяйственную активность человека для сбора корма. В Европе черный аист посещает рыбопродуктивные пруды (Janssen et al., 2004 и др.). В Украине пролетных и летующих птиц встречали даже на степных речушках и лиманах в густонаселенной местности (Андрющенко, Попенко, 2017; Грищенко, Яблоновська-Грищенко, 2017).

Белый аист – неспециализированный полифаг, который быстро перестраивается на новые, неожиданно появившиеся корма. Так, в их спектре грызуны нередко играют незначительную роль (Dolderer, 1953; Szijj, Szijj, 1955; Крапиўны, 1957; Лебедева, 1958, 1960; Silvestri, 1977; Самусенко, 1978; Pinowska, Pinowski, 1989; Rekasi, 1989; Sackl, 1989; Struwe, Thomsen, 1991; Dziewiaty, 1992; Mužinic, Rašajski, 1992; Самусенко, 1994; Boukhamza et al., 1995; Грищенко, 2004; Грищенко, Галчёнков, 2011), однако при вспышках численности аист быстро переключается на питание ими (Tryjanowski, Kuźniak, 2002).

Таблица 19 ограничена доминирующими группами, превосходящими пятипроцентный барьер по относительной численности или биомассе, а для более редких – поставлен плюс (если они отмечены) или прочерк (если их не было). Спектры питания черного, дальневосточного и американского аистов очень сходны составом доминантов. Эти аисты более специализированы. Они предпочитают ловлю рыб и амфибий на мелководьях, но при изменениях кормовой базы переходят на другие массовые корма в более сухих стациях, например, на прямокрылых дальневосточным (Winter, 1991) и черным аистами (табл. 19, 20).



Число доминирующих в корме групп 22 выборок у 4 аистов колебалось от 2,7 до 4,0 – по относительной численности, и от 2,0 до 3,8 – по биомассе. Это свидетельствует, что эти аисты все же олигофаги, и используют набор из нескольких, самых обильных и доступных в данном месте и времени объектов питания, составлявших от 60,2 до 97,8% числа особей и от 85,6 до 96,4% их биомассы (табл. 19).

Относительное число беспозвоночных в спектрах доминировало на 11 участках белого аиста, составив в среднем – 84,2%, но у остальных аистов их было в 4,3–7,4 раз меньше (11,4% – черный, 11,7% – американский, 19,6% – дальневосточный: табл. 19).

Самое низкое относительное число доминирующих объектов отмечено для белого аиста (средняя сумма показателей – 60,2%), у остальных они были выше 95,9%. Это можно объяснить большей шириной спектра питания белого аиста и числа доминирующих групп за счет разнообразия мелких беспозвоночных. Об этом же свидетельствует и соотношение в корме относительного числа позвоночных и беспозвоночных, составившее у белого аиста 15,8 к 84,2%, а у трех других аистов оно было обратным (табл. 19). А по относительной массе у первого позвоночные составили 56,4%, а беспозвоночные – 43,6%, у черного – 96,5% и 1,7%, дальневосточного – 96,6% и 3,4%. Для американского аиста это не известно, но по относительной численности позвоночных (88,3%) и беспозвоночных (11,7%) определенно сходно с двумя последними.

Средняя масса одного объекта питания белого аиста была 1,34–3,00, в среднем –  $1,808 \pm 0,002$  г (по 6 выборкам), а для дальневосточного – в 3,2 (5,80 г), для черного – в 3,95 раза больше (7,15 г; 3 выборки; табл. 19).

Сравнение спектров питания 4 аистов показывает, что у хороших видов, черного и американского аистов, с одной стороны и белого аиста – с другой, они очень различаются соотношением позвоночных и беспозвоночных, а главное – смещением доминантов питания от сухих и влажных стадий (белый аист) на мелководные водоемы (черный и американский аисты). Форма с сомнительным статусом, дальневосточный аист, занимает трофическую нишу двух последних (табл. 20) и поэтому может претендовать на статус хорошего вида по отношению к белому аисту, играющему в его экосистемах иную роль.

#### 4. Заключение

При объективных трудностях сравнения степени близости между симпатрическими и аллопатрическими формами евразийских белых аистов, учитывая изоляцию форм *C. c. ciconia* и *C. c. asiatica*, морфологические различия между которыми сводятся к разным размерам, а спектры кормов характеризуют лишь географические различия кормовых стадий, автор поддерживает точку зрения о подвидовом статусе этих форм, подчеркивая необходимость изучения и географической изменчивости вида.

Четкие морфологические отличия *C. boyciana* от *C. c. ciconia* и *C. c. asiatica* на всех стадиях онтогенеза, вклю-

чая взрослых особей, а также – своеобразный половой диморфизм (различная форма клювов самцов и самок, пока не известная для других аистов), характер питания (обуславливающий разные роли в биогеоценозах), сигнальное поведение и указанные выше черты биологии позволяют считать дальневосточного аиста самостоятельным видом – *Ciconia boyciana* Swinhoe, 1873.

#### Благодарности

Автор искренне благодарен А.А. Меженному, без которого эти исследования были бы на порядок беднее, кураторам орнитологических коллекций и помощникам в полевой работе: Е.П. Соколову, Н.Л. Орлову, В.А. Нечаеву, Р.Н. Мекленбурцеву, В.М. Лоскоту, А.М. Судиловской, И.В. Марисовой, А.М. Пекло, М.А. Есилевской, Ю.Н. Назарову, М.А. Омелько, Л.В. Корабельникову, Н.И. Сребродольской, А.К. Сагитову, Н.С. Панькину, С.В. Елсукову, Й. Ямашине (Y. Yamashina), А. Сасагаве (A. Sasagawa), Й. Хигачи (J. Higachi), Б. Штефану (B. Stephan), Дж. Ватсону (G.E. Watson), В. Ланьону (W.E. Lanyon); а также К.А. Юдину и Ф.Я. Дзержинскому, за помощь в анализе данных, Б.А. Коротяеву, Г.Ф. Барышникову, В.Г. Захаренко, А.В. Горохову, за определение корма дальневосточного аиста, С.М. Смиренскому, Ю.Б. Шибневу, Н.Н. Семенченко, Д.А. Банину и Н.Д. Пояркову – за предоставленные фото. Особую благодарность я выражаю С.М. Смиренскому, любезно промерившему аистов Московского зоопарка и Н.С. Шингареву за помощь в сборе материалов питания дальневосточного аиста. Я сердечно благодарю также Ю.Н. Глущенко, М.П. Парилова, В.В. Гричика и В.Н. Сотникова за предоставленные ими неопубликованные данные, П.И. Горлова за помощь в графическом оформлении статьи и переводы подписей к рисункам и таблицам, и проверке выборок промеров аистов на нормальность распределения, В.Н. Грищенко, Д. Едрозко-Дабровску (D. Jędraszko-Dąbrowska), М. Зиловску (M. Żyłowska) и З. Косинского (Z. Kosinski), за помощь с литературой, а А.Б. Поповкину – за перевод на английский язык резюме этой работы. Автор искренне благодарен Б.А. Коротяеву и В.Н. Грищенко – за критическое прочтение и редактирование статьи, а В.Г. Высоцкому – за любезную помощь в статистической обработке данных и их трактовке.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аверин Ю.В., Ганя И.М., Успенский Г.А. (1971): Птицы Молдавии. Кишинев: Штиинца. 2: 1-236.
- Адамян М.С. (1990): Численность и некоторые особенности популяции белого аиста в Армении. - Аисты: распротр., экол., охрана. Мн.: Наука і тэхніка. 46-51.
- Адамян М.С. (1992): Биология белого аиста в Армении. - Соврем. орнитология. 1991. М.: Наука. 22-30.
- Андронов В.А. (1983): Состояние популяций журавлей и аистов в Хинганском заповеднике в 1982 г. - Охрана жив. природы. М. 8-10.
- Андронов В.А. (1988): Численность и распространение дальневосточного аиста – *Ciconia boyciana* Swin. – в Амурской области. - Редкие птицы Дальнего Востока и их охрана. Владивосток. 60-61.
- Андронов В.А. (2001): Дальневосточный аист *Ciconia boyciana* Swinhoe, 1873. - Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: Астрель. 388-389.
- Андронов В.А. (2011): Дальневосточный аист *Ciconia boyciana* Swinhoe, 1873. - Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные. Аистообразные. Фламингообразные. М.: КМК. 416-429.



- Андрющенко Ю.О., Попенко В.М. (2017): Чорний лелека на півдні Лівобережної України. - Наук. зап. Держ. природозн. музею. Львів. 33: 11-22.
- Артемьев А.В. (2015): Второй случай гнездования белого аиста *Ciconia ciconia* в Карелии. - Рус. орн. журн. 24 (1222): 4376-4378.
- Атемасова Т.А., Атемасов А.А. (2001): Белый аист *Ciconia ciconia* на северо-востоке Украины: динамика ареала и смена традиционных мест гнездования. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат.-лы междунар. конфер. (XI орнитологич. конфер.). Казань: Матбугат йорты. 53-54.
- Бакка С.В., Бакка А.И., Киселева Н.Ю. (2000): Белый аист в Нижегородской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 110-111.
- Белоусов Е.М. (1990): Материалы о новых гнездящихся видах птиц низовьев р. Атрек (Юго-Восточный Прикаспий). - Орнитология. М.: МГУ. 24: 103-107.
- Бичеров А.П., Скиба С.А. (1990): Заметки по редким и малоизученным птицам Ставрополя. - Малоизуч. птицы Сев. Кавказа. Ставрополь. 160-163.
- Бородин О.В. (2000): Белый аист (*Ciconia ciconia*) в Ульяновской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 179-180.
- Буторин С.А., Деметьев Г.П. (1935): Полный определитель птиц СССР. М.-Л.: КОИЗ. 2: 1-278.
- Верман Х. (1976): Некоторые данные по экологии белого аиста в Эстонии. - Мат.-лы 9-й Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс. 48-50.
- Винтер С.В. (1976): О биологии черноклювого белого аиста (*Ciconia boyciana* Swinh.) в Среднем Приамурье. - Проблемы зоологии. Л. 21-23.
- Винтер С.В. (1978): Гнездование черноклювого белого аиста, *Ciconia boyciana* Swinhoe, в Среднем Приамурье. - Систематика и биология редких и малоизученных птиц. Тр. ЗИН АН СССР. 76: 9-23.
- Винтер С.В. (1983): Птицы Буреинско-Хинганской низменности и вопросы охраны редких видов. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1-22.
- Винтер С.В. (2002): Структура популяции, население, гнезда, кладки и фенология размножения канадского журавля на Северо-Западной Чукотке. - Журавли Евразии (распределение, численность, биология). М. 1: 191-215.
- Винтер С.В. (2007): Индивидуальная, межсезонная и географическая изменчивость окраски яиц серого журавля: предложение новой методики. Сообщение 1. - Бранта. 10: 17-37.
- Винтер С.В. (2008): Масса яиц серого журавля и ее использование в изучении экологии вида. - Журавли Евразии. М. 3: 20-50.
- Винтер С.В. (2009): Индивидуальная, межсезонная и географическая изменчивость окраски яиц серого журавля: предложение новой методики. Сообщение 2. - Бранта. 12: 127-148.
- Винтер С.В. (2013): Об аистах и их исследователях. Рецензия на видовые очерки об аистах в книге «Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные, аистообразные, фламингообразные» (ред. С.Г. Приклонский, В.А. Зубакин, Е.А. Коблик). М., 2011. 602 с., 16 цв. вкл. - Орнитология. М.: МГУ. 38: 128-138.
- Винтер С.В. (2017): Питание дальневосточного аиста *Ciconia boyciana* в Среднем Приамурье, морфометрические особенности рыб, лягушек и водных жуков в его корме и стациях, а также роль растительной веточки. - Рус. орн. журн. 26 (1434): 1603-1626.
- Винтер С.В., Андрющенко Ю.А., Горлов П.И., Шибнев Ю.Б. (2015): Экология и поведение размножающихся черных журавлей в Северо-Западном Приморье. - Журавли Евразии (биология, распространение, разведение). М. 5: 33-67.
- Винтер С.В., Андрющенко Ю.А., Горошко О.А. (2012): Размеры яиц и географическая изменчивость журавля-красавки. - Орнитология. М.: МГУ. 37: 84-99.
- Винтер С.В., Горлов П.И. (2014): О размножении кряквы и серого гуся в стациях серого журавля на Левобережной Украине. - Птицы бас. Сев. Донца. Харьков. 12: 105-142.
- Винтер С.В., Кашенцева Т.А. (2016): О разделении японского журавля на два подвида. - Орнитология. М.: МГУ. 40: 5-25.
- Винтер С.В., Маркин Ю.М., Мевес В. (2011): Географическая изменчивость размеров яиц и некоторых параметров внешней морфологии серого журавля. - Журавли Евразии. М. 4: 41-77.
- Винтер С.В., Постельных К.А. (2014): Об ово- и эмбриогенезе журавля-красавки в природе и питомнике. - Стрепет. 12 (1-2): 37-57.
- Волковская-Курдюкова Е.А. (2005): Дальневосточный аист (*Ciconia boyciana* Swinhoe) в заповеднике «Ханкайский» в 2004 г. (данные по численности и размещению). - Состояние особо охраняемых природных территорий. Владивосток. 47-49.
- Волковская-Курдюкова Е.А. (2011): Дальневосточный аист в среднем течении р. Илия (Лифу) – первые свидетельства восстановления прежнего ареала. - Состояние дальневосточного аиста и других редких птиц водно-болотных комплексов бассейна Амура. Владивосток. 127-130.
- Воробьев К.А. (1954): Птицы Уссурийского края. М.: АН СССР. 1-359.
- Герхнер В.Ю. (1928): Матеріали до вивчення птахів Поділля. - Зб. праць Зоол. музею. 5: 151-192.
- Глуценко Ю.Н. (1985): Проблемы охраны и привлечения дальневосточного аиста на Приханкайской низменности. - Редкие птицы Дальнего Востока. Владивосток. 138-139.
- Глуценко Ю.Н., Мриот К.Н. (2000): Динамика популяции дальневосточного аиста в российском секторе Приханкайской низменности. - Дальневосточный аист в России. Владивосток. 77-85.
- Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А. (2016): Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: КМК. 1-523.
- Глуценко Ю.Н., Шибаев Ю.В., Лебяжинская И.П. (1995): Современное состояние популяций некоторых редких видов птиц Приханкайской низменности. - Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: Озеро Ханка (Тр. междунар. научно-практ. конф.). Спасск-Дальний. 45-50.
- Глуценко Ю.Н., Шибнев Ю.Б., Волковская-Курдюкова Е.А. (2006): Птицы. - Позвоночные животные заповедника «Ханкайский» и Приханкайской низменности. Владивосток. 77-233.
- Голодушко Б.З. (1958): К биологии белого аиста. - Тр. заповедно-охотн. хоз-ва Беловежская пуша. 1: 110-119.
- Голубев С.В. (2009): История расселения, динамика численности и пути охраны белого аиста на территории Ярославской области. - Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. М.: СОПР. 171-176.
- Грищенко В.Н. (2004): Динамика численности белого аиста в Украине в 1994-2003 гг. - Беркут. 13 (1): 38-61.
- Грищенко В.М. (2005): Чарівний світ білого лелеки. Чернівці: Золоті литаври. 1-160.
- Грищенко В.Н., Галченок Ю.Д. (2011): Белый аист *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758). - Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные. Аистообразные. Фламингообразные. М.: КМК. 384-416.
- Грищенко В.М., Яблоновська-Грищенко Є.Д. (2017): Авіфаунистичні спостереження у Правобережній Україні у 2014-2017 рр. - Беркут. 26 (2): 149-151.
- Дарман Ю.А., Андронов В.А., Париков М.П., Хигучи Х., Нагендран М., Кириченко Ю.И. (2000а): Авиачет редких видов птиц на Средне-Амурской низменности. - Дальневосточный аист в России. Владивосток. 13-19.
- Дарман Ю.А., Андронов В.А., Париков М.П., Хигучи Х., Нагендран М., Кириченко Ю.И. (2000б): Состояние популяции дальневосточного аиста в Амурской области. - Дальневосточный аист в России. Владивосток. 20-25.
- Дарман Ю.А., Шибаев Ю.В., Сурмач С.Г. (2000в): Результаты учета дальневосточного аиста в России в 1998-2000 гг. - Дальневосточный аист в России. Владивосток. 107-109.
- Держинский Ф.Я. (1997): Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц). - Бюл. МОИП. Отд. Биол. 102 (3): 5-12.
- Долгушин И.А. (1960): Птицы Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР. 1: 1-469.
- Дугинцов В.А. (2008): Дальневосточный аист и пути его сохранения. Благовещенск. 1-95.
- Дылок С.А., Галченок Ю.Д. (2000): История расселения белого аиста в России. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 21-41.
- Дымин В.А., Панькин Н.С. (1975): О гнездовании и пролете аистов – *Ciconiidae* и журавлей – *Gruidae* в Верхнем Приамурье. - Тр. Биол.-почв. ин-та Дальневост. науч. центра АН СССР. Нов. сер. Владивосток. 29 (132): 263-267.
- Закс Л. (1976): Статистическое оценивание. М.: Статистика. 1-598.
- Иванов А.И. (1976): Каталог птиц СССР. Л.: Наука. 1-276.
- Иванов А.И., Штегман Б.К. (1964): Краткий определитель птиц СССР. М.-Л.: Наука. 1-528.
- Иванов А.И., Штегман Б.К. (1978): Краткий определитель птиц СССР. Изд. 2-е. Л.: Наука. 1-559.
- Ивановский В.В. (1990): Состояние черного аиста в окрестностях Витебска в 1983-1989 гг. - Аисты: распростр., экология, охрана. Минск: Наука і тэхніка. 210-215.
- Ильясенко В.Ю., Ильясенко Е.И. (2000): Красная книга России: правовые акты. М. 1- 34.



- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. (2014): Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов. - Зоологич. исследов. 14. М.: КМК. 1-171.
- Коблик Е.А., Редькин Я.Ф., Архипов В.Ю. (2006): Список птиц Российской Федерации. М.: КМК. 1-256.
- Комлев Е.П. (2000): Гнездование белого аиста в Костромской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 99.
- Коробов Д.В., Глушенко Ю.Н. (2008): Новые сведения о некоторых редких аистообразных (*Ciconiiformes*) заповедника «Ханкайский» и Приханкайской низменности. - Чистый Амур – долгая жизнь. Мат-лы межд. научн. конф. Хабаровск. 106-111.
- Крапивный А.П. (1957): К экологии черного аиста (*Ciconia nigra* L.). - Бюл. Ин-та биологии АН БССР. 1956. Мн. 2: 242-249.
- Крапіўны А.П. (1957): Харчаванне птушанят белага бусла ў Белавежскай пушчы. - Весці АН БССР. Сер. біял. навук. Мінск. 1: 91-98.
- Курнаев С.Ф. (1973): Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука. 1-203.
- Лапшин Н.В. (1997): Белый аист *Ciconia ciconia* в Карелии. - Рус. орн. журн. 6 (6): 3-4.
- Лапшин Н.В. (2000): Встречи и статус белого аиста в Карелии. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 61-62.
- Лапшин Н.В., Лысенков У.В. (2000): Белый аист в Мордовии. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 176-177.
- Лебедева М.И. (1958): Белый аист в Азербайджанской ССР. - Природа. 9: 104-105.
- Лебедева М.И. (1959): К биологии черного аиста в Беловежской пушче. - Орнитология. М.: МГУ. 2: 138-142.
- Лебедева М.И. (1960): Материалы по питанию белого аиста. - Охрана природы и озеленение. М. 4: 111-116.
- Леонович В.В., Николаевский Л.А. (1976): Заметки о гнездовании дальневосточного белого аиста. - Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. Тр. Окск. гос. зап-ка. 13: 17-19.
- Любищев А.А. (1971): О критериях реальности в таксономии. - Информ. вопросы систематики, лингвистики и автоматического перевода. М.: ВИНТИ. 1: 67-81.
- Майр Э. (1971): Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 1-454.
- Мамашукуров А.У., Джаббаров А.Р., Фундукчиев С.Э. (1998): Оологическая характеристика яиц туркестанского белого аиста (*Ciconia c. asiatica*). - Мат-лы 2-й Межд. конф. стран СНГ «Актуальные проблемы оологии». Липецк. 67.
- Марисова И.В., Самофалов М.В., Сердюк В.А. (1992): О питании белого аиста в Черниговской области. - Аисты: распротр., экология, охрана. Мн.: Наука і тэхніка. 111-114.
- Маркова В. (перев.). (1973): Хокку. Японские трехстишия. М. Худ. лит-ра. 1-343.
- Мензбир М.А. (1904–1909): Птицы. СПб. 1-1231.
- Михайлов К.Е., Шибнев Ю.Б., Коблик Е.А. (1998): Гнездящиеся птицы бассейна Бикина (аннотированный список видов). - Рус. орн. журн. 7 (46): 3-19.
- Мнацеканов Р.А. (2000): К гнездованию белого аиста в Краснодарском крае. - Кавказ. орн. вестн. 12: 146-147.
- Мриот К.Н. (2002): Размещение и численность дальневосточного аиста в заповеднике «Ханкайский» и на сопредельных территориях в 2001 г. - Животн. и растит. мир Дальнего Востока. Уссурийск. 6: 117-120.
- Назаренко А.А. (1971): Краткий обзор птиц заповедника «Кедровая падь». - Орнитол. исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток. 12-51.
- Никифоров М.Е., Яминский Б.В., Шкляров Л.П. (1989): Птицы Белоруссии. Справочник-определитель гнезд и яиц. Мн: Вышэйшая школа. 1-480.
- Николаев В.И. (2000): Расселение белого аиста в Тверской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 95-98.
- Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Ю.В. Котоков, Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. (1995): Кладки и размеры яиц птиц юго-востока Мещерской низменности (Труды Окского государственного биосферного заповедника, вып. 18). М.: ЦНИЛ охотничьего хоз-ва и заповедников. 1-169.
- Павлова Е.Ю., Панов Е.Н. (2005): Новые данные о поведении дальневосточного аиста *Ciconia boyciana*. - Научные исследования в зоол. парках. М. 18: 39-42.
- Панов Е.Н. (1973): Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение). Новосибирск: Наука. 1-376.
- Панькин Н.С., Нейфельдт И.А. (1976): Дальневосточный белый аист в Амурской области. - Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. Тр. Окск. гос. зап-ка. 13: 19-31.
- Пекло А.М. (2016): Каталог зоологических коллекций Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Птицы. Оологическая коллекция. Вып. 1. Неворобьинообразные – Non-Passeriformes. К.: Зоомузей ННПМ НАН Украины. 1-214.
- Пискунов В.В., Беляченко А.В. (2000): Статус белого аиста в Саратовской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 182.
- Пржевальский Н. (1870): Путешествие в Уссурийском крае в 1867–1869 гг. СПб.: Тип. Н. Неклюдова. 1-297.
- Приклонский С.Г. (1958): Материалы по экологии черного аиста в Окском заповеднике. - Тр. Окск. зап-ка. М. 2: 102-115.
- Приклонский С.Г. (2011): Черный аист *Ciconia nigra* (Linnaeus, 1758). Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные. Аистообразные. Фламингообразные. М.: КМК. 369-384.
- Пукинский Ю.Б. (2003): Гнездовая жизнь птиц бассейна реки Бикин. - Тр. С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Сер. 4. СПб. 86: 1-267.
- Росляков Г.Е. (1981): Дальневосточный аист – *Ciconia boyciana* Swinh. в Нижнем Приамурье. - Редкие птицы Дальнего Востока. Владивосток. 97-99.
- Сагитов А.К., Гулмурадов С. (1972): К биологии размножения белого аиста – *Ciconia ciconia asiatica* Sev. на Заравшане. - Тр. Самарканд. ун-та. Нов. сер. Самарканд. 211: 1-7.
- Самусенко И.Э. (1994): Питание белого аиста (*Ciconia ciconia*) в Беларуси. - Тез. докл. 7-й зоол. конф. Мн. 312-314.
- Самусенко И.Э. (2013): Современное состояние, распространение и биология белого аиста *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758) на территории Беларуси. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мн. 1-29.
- Самусенко Э.Г. (1978): Сравнительная характеристика питания белого и черного аистов. - Вопросы естествознания. Мн.: Минский гос. пед. ин-т. 58-59.
- Смогоржевский Л.О. (1979): Фауна Украины. 5. Птахи. К.: Наукова думка. 1: 1-188.
- Сомов Н.Н. (1897): Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков: Тип. А. Дарре. 1-680.
- Сотников В.Н. (2000): Белый аист в Кировской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 112-114.
- Спангенберг Е.П. (1951): Семейство Аистов *Ciconiidae*. - Птицы Сов. Союза. М.: Сов. наука. 2: 376-393.
- Спангенберг Е.П. (1965): Птицы бассейна реки Имана. - Исследования по фауне Советского Союза (Птицы). Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М. 9: 98-202.
- Степанян Л.С. (1971): Систематический список видов птиц фауны СССР. - Итоги науки: Зоология позвоночных. 1969. М.: ВИНТИ. 136-175.
- Степанян Л.С. (1975): Состав и распределение птиц фауны СССР: Неворобьиные Non-Passeriformes. М.: Наука. 1-372.
- Степанян Л.С. (1983): Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. М.: Наука. 1-293.
- Степанян Л.С. (1990): Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 1-727.
- Степанян Л.С. (2003): Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: Наука. 1-808.
- Судиловская А.М. (1951): Маньчжурский журавль, *Grus japonensis*. - Птицы Сов. Союза. М.: Сов. наука. 2: 128-131.
- Судиловская А.М. (1965): Интересные поступления последних лет Орнитологического отдела Зоологического музея Московского университета. - Исследования по фауне Советского Союза (Птицы). Сб. трудов Зоол. музея МГУ. М. 9: 203-213.
- Сурмач С.Г., Шибаев Ю.В. (2000): Дальневосточный аист в российской части бассейна р. Усури в 1999–2000 гг. - Дальневосточный аист в России. Владивосток. 61-76.
- Третьяков Г.П. (1974): Зимовки белого аиста в Ферганской долине. - Мат-лы VI Всесоюз. орнитол. конф. М.: МГУ. 2: 145-146.
- Третьяков Г.П. (1990): Белый аист в Ферганской долине. - Редкие и малоизуч. птицы Ср. Азии. Бухара. 74-77.
- Федюшин А.В., Долбик М.С. (1967): Птицы Белоруссии. Мн.: Наука и техника. 1-520.



- Флинт В.Е. (1987): Японский журавль – *Grus japonensis* (Müller, 1776). - Птицы СССР. Курообразные. Журавлеобразные. Л.: Наука. 280-289.
- Флинт В.Е., Смирнский С.М. (1977): Новые данные о распространении японского журавля (*Grus japonensis*) и дальневосточного аиста (*Ciconia boyciana*). - Мат-лы 7-й Всесоюз. орнитол. конф. К.: Наук. думка. 2: 251.
- Фролов В.В., Муравьев И.В., Коркина С.А., Фролов А.В. (2000): Белый аист в Пензенской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 181.
- Фээнко Г.В., Калюжная М.О., Хоменко С.В. (2012): Влияние климатических и топографических факторов на распространение черного аиста (*Ciconia nigra* (Linnaeus, 1758)) в Украине. - Бранта. 15: 7-29.
- Хохлов А.Н. (1988): Аисты на Ставрополье в период сезонных перемещений и гнездования. - Сез. перемещ. и структура популяций наземн. позв. животн. М. 33-37.
- Хохлов А.Н., Мамабаева В.Ф., Джамирзоев Г.С., Ильяхов М.П. (2001): О гнездовании белого аиста в Дагестане. - Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат-лы междунар. конфер. (XI орнитологич. конфер.). Казань: Матбугат йорты. 620.
- Чернобай В.Ф. (2000): Белый аист в Волгоградской области. - Белый аист в России: дальше на восток. Калуга: Центр «Кадастр». 183.
- Шиббаев Ю.В., Литвиненко Н.М. (1977): Предварительные итоги работы в плане советско-японской Конвенции об охране перелетных птиц, находящихся под угрозой исчезновения. - Тез. докл. 7-й Всесоюз. орнитол. конфер. К.: Наук. думка. 2: 251-252.
- Шиббаев Ю.В., Семенченко Н.Г., Лимин В.А. (1976): Гнездовья белого аиста на правобережье Усури. - Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток. 190-191.
- Шибнев Б.К. (1976): Краткие сообщения о дальневосточном аисте. - Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР. Тр. Окск. гос. зап.-ка. Рязань. 13: 33-34.
- Штерман Б.К. (1938): Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М.-Л.: АН СССР. 1-156.
- Шульпин Л.М. (1936): Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья. Владивосток. 1-436.
- Afanasyev V.I., Belik V.P. (1993): On the distribution and ecology of the Black Stork in both the Sumi Polesye and the Brjansk region. - 1-st Intern. Black Stork Conserv. and Ecology Symp. Program. Abstracts. Partisipants. Jurmala, 19-23 Apr. 1993. 24.
- Alexandrou O.G. (2011): The ecology of the Black Stork (*Ciconia nigra* L. 1758) in Dadia forest. - Thesis von Dadia university. 1-121.
- Ali S., Ripley S.D. (1968): Handbook of the birds of India and Pakistan. London: Oxford Univ. Press. 1: 1-380.
- Archibald K., Schmitt B. (1991): Comparison between the Oriental White Stork *Ciconia c. boyciana* and the European White Stork *Ciconia c. ciconia*. - Biology and conservation of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*. Savannah Riv. Ecol. Lab., Aiken. S. Carolina. USA. 3-17.
- Austin O.L. Jr. (1948): The birds of Korea. - Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll., Cambridge, Mass. 101 (1): 1-303.
- Austin O.L. Jr., Kuroda N. (1953): The birds of Japan, their status and distribution. - Bull. Mus. Compar. Zool. Cambridge. Mass. USA. 109 (4): 1-637.
- Baudoin G. (1973): Analyse de pelotes de rejection des Cigognes (*Ciconia ciconia*) a Hanchgy en 1972. - Aves. 10 (2): 113-121.
- Bauer K.M., Glutz von Blotzheim U.N. (eds.) (1966): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Frankfurt am Main. 1: 1-483.
- Blake E.R. (1977): Manual of Neotropical Birds. Chicago: Univ Chicago Press. 1: 1-724.
- Blakiston T., Pryer H. (1878): A catalogue of the birds of Japan. - Ibis. Fourth series. 7 (2): 207-250.
- Blakiston T.W., Pryer H. (1882): Birds of Japan. - The transactions of the Asiatic Society of Japan. 10 (1): 84-186.
- Bodenstein G. (1982): Das Jugendkleid des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*). - Orn. Mitt. Göttingen. 34: 159-162.
- Bottomley J.B. (1972): Danish White Storks in south-west England. - Brit. Birds. 65 (1): 4-5.
- Boukhamza M., Righi M., Doumandji S., Hamdine W. (1995): Le regime alimentaire de la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* dans une region de Kabylie (Algerie). - Alauda. 63 (3): 199-207.
- Broekhuysen G. (1965): Nesting of the White Stork (*Ciconia ciconia* (L.)) in South Africa. - Vogelwarte. 23 (1): 5-11.
- Broekhuysen G. (1971): White Storks breeding in the Bredasdorp District, most southern Part of the Wintering Quarters. - Vogelwarte. 26 (2): 164-169.
- Broekhuysen G., Uys D. (1966): Über das Brüten des Weißstorchs in Südafrika in der Brutzeit 1965 / 66. - Vogelwarte. 23 (4): 235.
- Campbell C.W. (1892): A list of birds collected in Corea. - Ibis. 4: 230-248.
- Cheng Tso-Hsin (1955): A distributional list of Chinese birds. I. Non-Passeriformes. Peking. 1-329.
- Cheong S., Sung H.-C., Park S.-R. (2007): A new method for sexing Oriental White Storks. - J. Field Orn. 78 (3): 329-333.
- Chozas P. (1986): Fortpflanzungs-Parameter des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*) in verschiedenen Zonen Spaniens. - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 221-234.
- Collar N.J. (ed.) (2001): Threatened Birds of Asia. The BirdLife International Red Data Book. BirdLife International, Cambridge, UK, 1-3038.
- Coulter M.C. (1995): Ecology and status of the Oriental White Stork. - Cranes and storks of the Amur river. M. Arts Literature Publishers. 86-87.
- Cramp S., Simmons K.E.L. (Eds.) (1977): The birds of the Western Palearctic. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Oxford Univ. Press. 1-722.
- Creutz G. (1988): Der Weißstorch. Neue Brehm-Bücherei. 375. Wittenberg Lutherstadt. 1-236.
- Cwiertnia P., Kwiecinski Z., Kwiecinska H., Wysocki A., Tryjanowski P., Ollson O. (2006): Sexing of White storks *Ciconia ciconia* based on biometric measurements. - White stork study in Poland: biology, ecology and conservation. Poznań: Bogucki Wyd. Naukowe. 123-129.
- Czuchnowski R. (1995): Bocian czarny *Ciconia nigra* w województwie krakowskim. - Chronimy Przyrodę Ojczystą. 51 (2): 113-115.
- David A., Oustalet E. (1877): Les Oiseaux de la Chine. Paris. 1-573.
- del Hoyo J., Elliott A., Sargatal J. (eds.) (1992): Handbook of the Birds of the World. Barcelona. 1: 1-696.
- Dickinson E.C., Remsen J.V. Jr (Eds.) (2013): The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. 4th Edition, Vol. 1 Non-Passerines. Aves Press, Eastbourne, U.K. 1-461.
- Doguchi M., Ushio F. (1973): [Residues of PCB and chlororganic pesticides in white stork (*C. c. boyciana*), flown to Japan]. - Misc. Repts. Yamashina Inst. Ornithol. 7 (2): 202-206 (in Japanese).
- Dolderer P. (1953): Zur Nahrungsbiologie des Weissen Storchs. - Naturwiss. Monats. 61: 292-295.
- Dolderer P. (1956): Käfer und andere Beutetiere als Zeugen für das Jagdrevier des Weissen Storchs. - Naturwiss. Monats. 64: 21-27.
- Dybowski B., Parrex A. (1868): Verzeichniss der während der Jahre 1866 und 1867 im Gebiete der Mineralwässer von Darasun in Daurien beobachteten Vögel. - J. Orn. 16 (1): 330-339.
- Dziewiaty K. (1992): Feeding ecology of the White Stork *Ciconia ciconia* in the Dannenberger Elbmarsch (Lower Saxony). - Vogelwelt. 113 (3): 133-144.
- Fei D. (1991): The breeding of one pair of Oriental White Stork in the outskirts of Qiqihar, Heilongjiang province. - Biology and conservation of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*. Savannah Riv. Ecol. Lab., Aiken. S. Carolina. USA. 59-63.
- Fei D., Ping W., Wu G., Wu T., Xiu T. (1991): Observations on the breeding biology of the Oriental White Stork (*Ciconia boyciana*) near Qiqihar, Heilongjiang province, China. - Biology and conservation of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*. Savannah Riv. Ecol. Lab., Aiken. S. Carolina. USA. 21-30.
- Fellag M. (2006): Theme Ecologie trophique des poussins de la Cigogne blanche *Ciconia ciconia* (Linne, 1758) dans la vallee du Sebaou, en Kabylie (Algerie). - Inst. Nat. Agronom. El Harrach, Thes. Dipl. Magister Scien. 1-179.
- Fujimaki Y., Fujita T., Yunoki O. et al. (1990): Breeding ecology of the Oriental White Stork *Ciconia ciconia boyciana* in the Bikin-Alchan Mar in the Far East of the USSR. - Strix. 9: 139-157.
- Gee N.G., Moffett L.I., Wilder G.D. (1926-1927): A tentative list of Chinese birds. - Peking Nat. Hist. Bull. 1: I-XII, 1-370, 1-8.
- Gibson E. (1880): Ornithological notes from the neighborhood of Cape San Antonio, Buenos Ayres. - Ibis. (ser. 4). 4: 153-169.
- Gibson E. (1919): Further ornithological notes from the neighbourhood of Cape San Antonio, Province of Buenos Ayres. Part II: Trochilidae – Plataleidae. - Ibis (ser. 11). 1: 495-537.
- Gill F., Donsker D. (eds.) (2014): IOC World Bird List (v 4.4). - www.worldbirdnames.org.



- Grimm H. (1986): Zur Ernährung des Weißstorches (*Ciconia ciconia*) im Thüringer Becken und im Helme-Unstrut-Gebiet. - Acta ornithocol. Jena 1 (2): 185-194.
- Haedo-Rossi J.A. (1969): Notas ornitológicas y observaciones sobre la Cigüena *Euxenura maguari* (Gmelin). - Acta Zool. Lilloana. 25: 19-42.
- Hampfl R., Beran V., Dolata P.T. (2007): Potrava mlád'at čápa černého (*Ciconia nigra*) v České republice av Polsku. - Sylvia. 43: 165-172.
- Hancock J., Kushlan J., Kahl M.P. (1992): Storks, Ibises and Spoonbills of the world. London – Toronto: Academic Press. 1-385.
- Hartert E. (1912–1921): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. Berlin: R. Friedländer & Sohn. 2: 833-1764.
- Hartert E. (1921–1922): Die Vögel der paläarktischen Fauna. Systematische Übersicht der in Europa, Nord-Asien und der Mittelmeerregion vorkommenden Vögel. Berlin: R. Friedländer & Sohn. 2: 1765-2328.
- Haverschmidt F. (1949): The live of the White Stork. Leiden. 1-96.
- Heinroth O. (1922): Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer. - J. Orn. 70 (2-3): 172-285.
- Heinroth O., Heinroth M. (1928): Die Vögel Mitteleuropas. Berlin. 2: 1-160.
- Hemmingsen A.M. (1951): Observations on birds in North Eastern China. I. General Part. - Spolia zool. Mus. haun. 11: 1-227.
- Hemmingsen A.M., Guildal J.A. (1968): Observation on birds in North Eastern China. II. Special Part. - Spolia zool. Mus. haun. 28: 1-325.
- Hick U. (1962): Ein Bastard zwischen Schwarz- und Weißstorch. - Freunde des Kölner Zoo. 5 (3): 71.
- Higuchi Y.A. (1976): Japanese White Stork *Ciconia ciconia boyciana* obtained in Mie Prefecture. - Misc. Repts. Yamashina Inst. Ornithol. 8 (2): 213-215.
- Hornberger F. (1957): Der Weisse Storch in seinem Nahrungsrevier. - Mitt. Ver. Naturwiss. Math. Ulm. 25: 373-410.
- Hornberger F.W. (1967): Der Weißstorch. Die Neue Brehm-Bücherei. 375. Wittenberg Lutherstadt. 1-156.
- Hudec K., Černý W. (eds.) (1972): Fauna ČSSR. T. 19. Ptáci, Aves. Pt. 1. Praha. 1-536.
- International Zoo Yearbook. (1973): The offspring of male *Ciconia c. boyciana* and female *C. ciconia* ssp. in 1971 at the zoo in Kobo (Japan), breeding male *C. nigra* and female *C. ciconia* at the zoo in Tel Aviv (Israel). 13: 290.
- International Zoo Yearbook. (1974): The offspring of male *Ciconia c. boyciana* and female *C. ciconia* ssp. in 1972 at the zoo in Kobo (Japan). 14: 336.
- Jahn H. (1942): Zur Oekologie und Biologie der Vögel Japans. - J. Orn. 90 (1-2): 1-302.
- Janssen G., Hormann M., Rohde C. (2004): Der Schwarzstorch *Ciconia nigra*. Neue Brehm-Bücherei. 468. Hohenwartsleben. 1-401.
- Jovetic R. (1963): Vom Leben des Weißstorchs in Macedonien. - Larus. 15: 28-99.
- Kaatz C. (1970): Der Bau von Horstunterlagen für den Weißstorch. - Falke. 3: 96-99.
- Kahl M.P. (1971): Social behavior and taxonomic relationships of the Storks. - Living Bird. 10: 151-170.
- Kahl M.P. (1972): Comparative ethology of the Ciconiidae. Part 4. The «typical» storks (genera *Ciconia*, *Sphenorhynchus*, *Dissoura* and *Euxenura*). - Z. Tierpsychol. 30 (3): 225-252.
- Kahl M.P., Schüz E. (1972): Zur Benennung und zur taxonomischen Gruppierung der 17 Arten Storche (Ciconiidae). - Vogelwarte. 26: 277-280.
- Kamel I. (1971): Hybrid between Japanese Stork and European White Stork. - Animals and Zoos. 23 (11): 370.
- Keller M., Profus P. (1992): Present situation, reproduction and food of the black stork in Poland. - Les Cicognes d'Europe. Metz: Inst. Européen d'Écologie. 227–236.
- King C.E. (1988): An ethological comparison of three storks: *Ciconia boyciana*, *C. ciconia*, and *C. maguari*. - M.S. Thesis, Oklahoma State Univ., Stillwater, Oklahoma. 1-205.
- Kobayashi K. (1962): Birds of Japan in natural colours. (*C. c. boyciana*). Osaka. Japan. 1-204.
- Kosicki J., Profus P., Dolata P.T., Tobolka M. (2006): Food composition and energy demand of the White Stork *Ciconia ciconia* breeding population. Literature survey and preliminary result from Poland. - The White Stork in Poland: studies in biology, ecology and conservation. Poznań: Bogucki Wyd. Naukowe. 169-183.
- Kozuliń A.V. (1996): Nahrungsverhalten des Schwarzstorches *Ciconia nigra*. - Orn. Mitt. 48 (7): 170-172.
- Köhler W., Schachtel G., Voleske P. (1996): Biostatistik. Einführung in die Biometrie für Biologen und Agrarwissenschaftler. Zweite Auflage. Berlin – Heidelberg. 1-285.
- Lakeberg H. (1995): Zur Nahrungsökologie des Weißstorchs *Ciconia ciconia* in Oberschwaben (S-Deutschland): Raum-Zeit-Nutzungsmuster Nestlingsentwicklung und Territorialverhalten. - Ökol. Vogel 17 (Sonderheft): 1-87.
- La Touche J.D.D. (1931–1934): A handbook of the birds of Eastern China. London. 2: 1-566.
- Lazaro E. (1986): Beitrag zur Ernährungsbiologie des Weisstorchs in Spanien. - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 235-242.
- Li W., Zhao H., Luan X. (1991): Reproductive ecology of the Oriental White Stork (*Ciconia boyciana*) with information on feeding and development of the chicks. - Biology and conservation of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*. Savannah Riv. Ecol. Lab., Aiken. S. Carolina. USA. 47-58.
- Lu Ch., Hang F., Chang J. (1995): Distribution of the White and Black Storks in China. - Cranes and storks of the Amur river. M. Arts Literature Publishers. 92-99.
- Makatsch W. (1950): Die Vogelwelt Macedoniens. Leipzig. 1-452.
- Makatsch W. (1974): Die Eier der Vögel Europas. Radebeul. 1: 1-468.
- McCarthy E. M. (2006): Handbook of avian hybrids of the world. New York: Oxford University Press. 1- 585.
- Mell R. (1951): Der Storch. Neue Brehm-Bücherei. 35. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt. 1-44.
- Mikhailov K. E., Shibnev Yu. B. (1998): The threatened and near-threatened birds of northern Ussuriland, south-east Russia, and the role of the Bikin River basin in their conservation. - Bird Conserv. Intern. 8 (2): 141-171.
- Miltshev B., Kodshabashev N., Tschobanov D. (2000): Zur Nahrung des Schwarzstorchs *Ciconia nigra* nach der Brutzeit in Südost-Bulgarien. - Vogelwelt. 121 (1): 51-53.
- Mrugasiewicz A. (1972): White Stork, *Ciconia ciconia* (L.), over the district of Milicz in the years 1959–1968. - Acta Orn. 13 (2): 243-278.
- Murata K., Miyashita M., Nagase K., Komiya T., Matsushima K. (1988): Sex determination in the Eastern White Stork, *Ciconia c. boyciana*, by bill measurements and discriminant analysis. - J. Jpn. Assoc. Zoos Aquariums. 30: 43-47.
- Mužinic J., Rašajski J. (1992): On Food and feeding habits in the White Stork, *Ciconia c. ciconia*, in the central Balkans. - Ecol. Birds 14: 211-223.
- Niethammer G. (1938): Handbuch der Deutschen Vogelkunde. Leipzig. 2: 1-545.
- Owczarek Z. (2007): Pokarm piskląt bociana czarnego *Ciconia nigra* w Kampinoskim Parku Narodowym. - Praca magisterska na kierunku Biologia w zakresie Biologia Środowiskowa. Uniwersytet Warszawski, Wydział Biologii, Warszawa. 1-31.
- Owczarek Z. (2014): Pokarm piskląt bociana czarnego *Ciconia nigra* w Kampinoskim Parku Narodowym. - Chrońmy Przyrodę Ojczystą. 70 (4): 322-333.
- Peters J.L. (1931): Check-list of birds of the world. Cambridge: Harvard University Press. 1: 1-345.
- Pinowska B., Buchholz L., Grobelny S., et al. (1991): Skipjacks Elateridae, weevils Curculionidae, orthopterans Orthoptera, earwigs Dermaptera in the food of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) from the Masurian Lake-land. - Population of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Part II. Some aspects of the biology and ecology of White Stork. Kraków. 87-106.
- Pinowska B., Pinowski J. (1989): Feeding ecology and diet of the White Stork *Ciconia ciconia* in Poland. - Weißstorch – White Stork. Proc. I Int. Stork Conserv. Symposium. Schriftenreihe des DDA 10: 381-396.
- Profus P. (1986): Zur Brutbiologie und Bioenergetik des Weißstorchs in Polen. - Artenschutzsymposium Weißstorch. Beih. Veröff. Landschaftspflege Baden-Württemberg, Karlsruhe. 43: 205-220.
- Profus P. (1991): The breeding biology of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in the selected area of Southern Poland. - Population of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Part II. Some aspects of the biology and ecology of White Stork. Kraków. 11-57.
- Ramo C., Aguilera E., Figuerola J., Manez M., Green A.J. (2013): Long-term population trends of colonial wading birds breeding in Doñana (SW Spain) in relation to environmental and anthropogenic factors. - Ardeola. 60 (2): 305-326.
- Rekasi J. (1975): Analyse der in Weißstorchnestern (*Ciconia ciconia*) gesammelten Gewölle. - Aquila. 80-81: 282-283.



- Rekasi J. (1989): Nahrungsbiologische Untersuchungen am Weißstorch in Rheinwald. - Weißstorch – White Stork. Proc. I Int. Stork Conserv. Symposium. Schriftenreihe des DDA 10: 397-402.
- Rey E. (1905): Schwarzer Storch, *Ciconia nigra*. - Die Eier der Vögel Mitteleuropas. 437-439.
- Rozdina O.I., Sotnikova E.I., Skakunova E.N. (1991): Notes on Oriental White Storks, *Ciconia boyciana*, in the Moscow Zoo, 1985–88. - Biology and conservation of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*. Savannah Riv. Ecol. Lab., Aiken. S. Carolina. USA. 203-206.
- Ruthke P. (1986): Zum Status des Weißstorches (*Ciconia ciconia*) in Marokko. - Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 43: 189-195.
- Sackl P. (1987): Über saisonale und regionale Unterschiede in der Ernährung und Nahrungswahl des Weißstorches (*Ciconia c. ciconia*) in Verlauf der Brutperiode. - Egretta. 30 (2): 49-80.
- Sackl P. (1989): Zur Ernährungsbiologie und Habitatnutzung des Weißstorchs. - Vogelschutz in Österreich. 4: 6-10.
- Samusenko I. (2000): Preservation of White Stork (*Ciconia ciconia* L.) population in Belarusian Polesia. Minsk. 1-43.
- Schenk J. (1907): Die Heuschreckenplage auf dem Hortobagy im J. 1907 und die Vogelwelt. - Aquila. 14: 223-251.
- Schergalin J. (1990): Mischbrut von Weißstorch und Schwarzstorch im Zoo von Tallinn. - Orn. Mitt. 7: 177-178.
- Schierer A. (1962): Sur le régime alimentaire de la Cicogne blanche *Ciconia ciconia* en Alsace (première contribution: analyse de 24 pelotes de réjection). - L'Oiseau. 32 (3-4): 265-268.
- Schierer A. (1967): La Cicogne blanche *Ciconia ciconia* en Alsace de 1948 à 1966. - Lien Orn. d'Alsace. 7-8: 1-57.
- Schönwetter M. (1967): Handbuch der Oologie. Berlin. 1: 1-929.
- Schrenk L. v. (1860): Reisen und Forschungen im Amurlande in den Jahren 1854–1856. Bd. 1. Vögel des Amur-Landes. St. Petersburg. 217-567.
- Schröder P., Burmeister G. (1974): Der Schwarzstorch (*Ciconia nigra*). Die Neue Brehm-Bücherei. 468. Wittenberg Lutherstadt. 1-64.
- Schröpel M. (1984): Aufzuchtarten für den Weißstorch (*Ciconia ciconia* L.). - Zool. Garten. 54: 313-329.
- Schulz H. (1996): Alfaro – die größte urbane Weißstorchansiedlung der Welt. - Jubiläumband Weißstorch – Jubilee Edition White Stork. Tagungsbandreihe des Storchenhofes Loburg in MRLU-LSA. 3: 51.
- Schüz E. (1942): Bewegungsnormen des Weißen Storchs. - Z. Tierpsychol. 5 (1): 1-37.
- Schüz E. (1963): Zum zweitenmal ein Brutvorkommen des Weißstorchs in Südafrika. - Vogelwarte. 22 (1): 38-39.
- Schüz E. (1965): Von «Oshima» vom Schwarzschnabelstorch und von der Lebensdauer der Störche. - Beitr. Vogelkde. 10: 329-333.
- Schüz E., Gehlhoff W. (1967): Brutverbreitung des Weißstorchs im Vorderen und Mittleren Orient. - Vogelwarte. 24: 48-63.
- Scclater P.L. (1874): Report of the additions to the Society's Menagerie in December 1873. - Proc. Zool. Soc. London. P. 2. Plate I.
- Sharpe R.B. (1898): Catalogue of the Birds in the British Museum. London. 26: 1-687.
- Si Bachir A., Chenchouni H., Djeddou N., Barbraud C., Céréghino R., Santoul F. (2013): Using self-organizing maps to investigate environmental factors regulating colony size and breeding success of the White Stork (*Ciconia ciconia*). - J. Orn. 154 (2): 481-489.
- Sibley C.G., Monroe B.L. (1993): A Supplement to Distribution and Taxonomy of Birds of the World. New Haven and London: Yale University Press. 1-112.
- Silvestri A. (1977): Nidificazione de cigogne ambientate in Romagna. - Riv. Ital. Ornithol. 47 (3): 250-253.
- Skovgaard P. (1920): Storkens Fode. - Danske Fugle. 1: 2-9.
- Skovgaard P. (1932): Nogle Blade af den sorte Storke i Danmark. - Danske Fugle. 4: 1-16.
- Stegmann B. (1930): Die Vögel des dauro-mandschurischen Übergangsgebietes. - J. Orn. 78 (4): 389-471.
- Stejneger L. (1887): Review of Japanese birds. - Proc. United States Nat. Mus. Washington. 10: 271-319.
- Struwe B., Thomsen K.-M. (1991): Untersuchungen zur Nahrungsökologie des Weißstorches (*Ciconia ciconia*, L. 1758) in Bergenhusen 1989. - Corax. 14 (3): 210-238.
- Swinhoe R. (1873): On the White Stork of Japan. - Proc. Zool. Soc. London. 512-514.
- Sziji J., Sziji L. (1955): Contributions to the food-biology of the White Stork (*Ciconia ciconia* L.). - Aquila. 59-62: 83-94.
- Taczanowski L. (1875): Verzeichniss der Vögel, welche durch die Herren Dybowski und Godlewski im südlichen Ussuri-lande namentlich an den Küsten des Japanischen Meeres unter 43° N. Br. gesammelt und beobachtet worden sind. - J. Orn. 3: 189-203.
- Taczanowski L. (1887): Liste des Oiseaux recueillis en Corée par M. Jean Kalinowski. - Proc. Zool. Soc. London. 596-611.
- Taczanowski L. (1893): Faune ornithologique de la Sibirie Orientale. - Mem. Acad. Sci. S. Pb., VII serie. 39: 1-1278.
- Thiede W. (1983): Über das Jugendkleid des Weißstorchs (*Ciconia ciconia*). - Orn. Mitt. Göttingen. 35 (7): 186.
- Thomas B.T. (1979): Plumage succession of nestling Maguari Storks. - Bol. Soc. Ven. Ciencias Nat. 34 (136): 239-241.
- Thomas B.T. (1984): Maguari Stork Nesting: Juvenile Growth and Behavior. 101 (4): 812-823.
- Thomas B.T. (1985): Coexistence and behavior differences among the three western hemisphere storks. - Neotropical ornithology. Ornithological monographs. 36: 921-931.
- Thomas B.T. (1986): The Behavior and Breeding of Adult Maguari Storks. - Condor. 88 (1): 26-34.
- Thomas B.T. (1988): A comparison of the Maguari Stork, *Ciconia maguari*, with the White Stork, *Ciconia ciconia*. - Gerfaut. 78: 113-119.
- Thomsen K.-M., Struwe B. (1994): Vergleichende nahrungsökologische Untersuchungen an Weißstorch-Brutpaaren (*Ciconia ciconia*) in Stapelholm und im Kreis Herzogtum Lauenburg. - Corax. 15 (4): 293-308.
- Tryjanowski P., Kuźniak S. (2002): Population size and productivity of the White Stork *Ciconia ciconia* in relation to Common Vole *Microtus arvalis* density. - Ardea. 90: 213-217.
- Tsachalidis E.P., Goutner V. (2002): Diet of the White Stork in Greece in relation to habitat. - Waterbirds. 25 (4): 417-423.
- Vaurie C. (1965): The Birds of the Palearctic fauna. Non-Passeriformes. London. 1-763.
- Vergara P., Aguirre J.J. (2006): Age and breeding success related to nest position in a White stork *Ciconia ciconia* colony. - Acta Oecol. 30 (3): 414-418.
- Veromann H. (1980): Valge-toonekurg. Tallinn: Valgus. 1-111.
- Wang Q., Coulter M.C. (1995): Statement of the working group on Oriental White Storks. - Cranes and storks of the Amur river. Art Arts Literature Publishers. M. 202-204.
- Wendnagel A. (1937): Ein Bastard zwischen Weiss- und Schwarzstorch. - Orn. Beob. 35 (1): 1-6.
- Wilder G., Hubbard H.W. (1938): Birds of Northeastern China. China, Peking. 1-700.
- Williams V.D., Holloway S.J., Thomson S.R.D., Hsu W., Jin L. (1991): The migration of the Oriental White Stork (*Ciconia boyciana*) and Black Stork (*Ciconia nigra*) at Beidaihe Beach, China. - Biology and conservation of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*. Savannah Riv. Ecol. Lab., Aiken. S. Carolina. USA. 75-88.
- Winter S.V. (1982): Nesting of the Black-billed White Stork (*Ciconia boyciana* Swinhoe) in the Middle Amur region. - Ornithological studies in the USSR. M. 1: 75-100.
- Winter S.V. (1986): Taxonomical status of the Oriental White Stork. - Ornith. Congr. Ottawa. No 871.
- Winter S.W. (1991): Diet of the Oriental White Stork (*Ciconia boyciana* Swinhoe) in the Middle Amur region, USSR. - Biology and conservation of the Oriental White Stork, *Ciconia boyciana*. Savannah Riv. Ecol. Lab., Aiken. S. Carolina. USA. 31-45.
- Witherby H.F., Jourdain F.C.R., Ticehurst N.F., Tucker B.W. (eds.) (1945): Handbook of British Birds. London. 3: 1-387.
- Won Hong-Gu (1963): Birds of Korea (Phjongjang). 1: 1-290.
- Yamashina Y. (1961): Birds of Japan. A Field Guide. Tokyo, Japan. 1-239.
- Yamashina Y. (ed.) (1975a): A Red Data Book of Japanese birds. Tokyo. 1-285.
- Yamashina Y. (ed.) (1975b): Check-list of Japanese birds. Tokyo. 1-364.
- Yamashina Y. (1977): The present status of the Japanese Crested Ibis *Nipponia nippon* and the Japanese White Stork *Ciconia ciconia boyciana* in continental Asia. - Misc. Rep. Yamashina Inst. Ornith. 9: 131-142.
- Zawadzka D., Olech B., Zawadzki J. (1990): Zagęszczenie, rozród i pokarm bociana czarnego (*Ciconia nigra*) w Kampinoskim Parku Narodowym w latach 1979–1987. - Not. Orn. 31 (1): 5-20.
- Zar J.H. (2010): Biostatistical Analysis. 5th Edition. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River. NJ. 1-944.