Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издается с 1992 года

Том XIV

Экспресс-выпуск • Express-issue

2005 № 296

СОДЕРЖАНИЕ

723-741 Род *Lyrurus* Swainson, 1831 (Тетерев): таксономическое положение, состав, распространение, филогенетические связи и происхождение. Р.Л.ПОТАПОВ

741-743 К экологии серой неясыти *Strix aluco* в период гнездования. И.В.ПРОКОФЬЕВА

744-748 Индивидуальные особенности поведения и питания серых мухоловок *Muscicapa striata*. Е.А.МАРОЧКИНА, А.В.БАРАНОВСКИЙ, С.И.АНАНЬЕВА, Н.В.ЧЕЛЬЦОВ

748-750 Искусственное гнездовье для серых мухоловок *Muscicapa striata*.А.Г.ЛЯХОВ

750-752 Некоторые особенности миграций уток Кандалакшского залива. В.В.БИАНКИ

752-755 О вертикальных перемещениях птиц в горах. А.Ф.КОВШАРЬ

755 Налёт белой совы *Nyctea scandiaca* в Эстонию зимой 1976/77 годов. Х.Г.ВЕРОМАН

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

© Русский орнитологический журнал, 2005
Дата опубликования: 6 сентября 2005

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XIV
Express-issue

2005 № 296

CONTENTS

723-741 Genus *Lyrurus* Swainson, 1831 (Black Grouse): taxonomic position, composition, distribution, phylogenetic relationship and origin. R.L.POTAPOV

741-743 To ecology of the tawny owl *Strix aluco* in breeding period. I.V.PROKOFJEVA

744-748 Individual peculiarities of behaviour and food in the spotted flycatcher *Muscicapa striata*. E.A.MAROCHKINA, A.V.BARANOVSKY, S.I.ANANJEVA, N.V.CHELTSOV

748-750 An artificial nest-box for the spotted flycatcher *Muscicapa striata*. A.G.LYAKHOV

750-752 Some features of migrations of ducks populated Kandalaksha Bay of the White Sea. V.V.BIANKI

752-755 On vertical migrations of birds in mountains. A.F.KOVSHAR

755 Invasion of the snowy owl *Nyctea scandiaca* to Estonia in winter 1976/77. H.VEROMAN

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

© The Russian Journal of Ornithology, 2005

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск **296**: 723-741*

Genus *Lyrurus* Swainson, 1831 (Black Grouse): taxonomic position, composition, distribution, phylogenetic relationship and origin

R.L.Potapov

Zoological Museum, Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, 199034, Russia

Поступила в редакцию 24 August 2005

The taxonomic status of the black grouses is one of the most important topics of this paper. Linnaeus described all tetraonid birds that he knew under a single generic name *Tetrao* (Linnaeus, 1758). Later, different authors not only ranked them to the family Tetraonidae, but distinguished several genera among them. Only the capercaillies preserved its original generic name *Tetrao*. The genus *Lyrurus* was described as the monotypic genus with the type species *Lyrurus tetrix* (Swainson, 1831) because of the unique shape of the male's tail and tail feathers. This new genus was accepted by European ornithologists significantly later. The Caucasian Black grouse, discovered in 1875, was described as *Tetrao mlokosiewiczi* (Tachanowsky, 1875) and later was attributed to the genus *Lyrurus* (Ogilvie-Grant 1893, Satunin 1907; Nesterov 1911; and others) without additional arguments: the close relationship of these 2 species was clear enough.

The originality of the genus *Lyrurus*

Most of the well known taxonomists of the 20th century accepted the generic status of *Lyrurus* without discussion (Hartert 1922; Stegmann 1932; Peters 1934; Sushkin 1938; Buturlin, Dementiev 1936; Vaurie 1963 and others). Subsequently, some authors reestablished the previous taxonomic nomenclature and included black grouses to the genus *Tetrao* again without any argumentation. We must not forget that taxonomic hierarchy must reflect the level of the divergence between different taxa. The criteria of establishing the taxa of the same rank, in our case the genera, must be equal at last inside the larger taxon (in case of the genera, the family).

Despite of this evident procedure, the uniting of two genera in one was disputed in brief only in a single publication (Short 1963)*. L.Short argued the uniting of capercaillies and black grouses in one genus because of

* In this paper, publications based on the results of the study of the mitochondrial DNA sequences and other molecular biology methods are not concerned. These studies demonstrate the close relationship between the capercaillies and black grouses (Ellsworth *et al.*1996) and, by the way, between all genera of the monophyletic family Tetraonidae. I am sure that a lot of surprising things are hidden in the genotype of all the tetraonid species. But, being the zoologist, I study the definite results of the tetraonid's evolution. I am ready to discuss my results only in this field.

similarities (as he mentioned) of size and color, prominent dimorphism, feathering of the tarsi and toys, the length of tail feathers and the color of eggs and nestlings. All these details have no taxonomic value at the generic level and do not reflect the specificity of the genus. At the same time so prominent and important generic characters as the unique skull in capercaillie males and the shape and length of the male's tail and tail feathers in black grouses together with many other characters strongly differing in these birds, were ignored by the author. The detailed investigation of all the original characters specific of the both genera, performed by me, demonstrated the existence of significant differences between capercaillies and black grouses, making the uniting of these species in a single genus impossible (Potapov 1985). This monograph was published in Russian and, therefore, I think it necessary to repeat briefly the arguments confirming the independence of these bird genera and incompetence of L. Short's argumentation.

1. The well expressed sexual dimorphism: the same degree of sexual dimorphism is typical of the genus *Centrocercus* and, to a lesser extent, to the genera *Falcipennis* and *Dendragapus*.

2. The feathering of tarsi is virtually the same not only in *Tetrao* and *Lyrurus*, but also in *Falcipennis*, *Dendragapus*, *Centrocercus*, *Lagopus* and partly in *Tympanuchus* (the subgenus *Pedioecetes*). The same concerns of the feathering on the base of the central toe. In general, the intensity of the tarsi feathering depends rather from the severity of climate, than from taxonomic position and may be different in different populations of the same species.

3. Long tail feathers are typical of males of some other species, not only of capercaillies and black grouses. For example, males of sage grouses possess the longest tail feathers among all the tetraonid birds (103% of wing length). The length of male's tail in relation to the wing length varies from 77.5% to 100.5% in capercaillies (*T. urogallus karelicus* and *T. urogalloides urogalloides* respectively) and, in black grouses, from 71% to 95.7% (*Lyrurus t. tetrix* and *L. mlokosiewiczi* respectively). The same tail length ratio was found in males of the ruffed grouse (83%), the Severzov's hazel grouse (71.1%), and the dusky grouse *Dendragapus obscurus* (72-80% in different subspecies). In any case, the length of the male's tail cannot be used as the taxonomic character, because it strongly depends on the sexual selection in every species and subspecies, besides from bird age and individual and geographical variations. The same is true for the number of tail feathers. Together with capercaillies and black grouses, *Bonasa umbellus*, some subspecies of *Dendragapus* and all species of *Tympanuchus* possess 18 tail feathers. Moreover, in some species this number varies individually from 14 to 24! I think that similar variations will be found in all other grouse species.

4. The development of the intensive black color in males with the violet luster on the breast is typical only of *Lyrurus* species. In the genus *Tetrao*, only a single species, *T. urogalloides* possesses this completely black color with white spots and violet luster on the breast. Two of three subspecies demonstrate this type of coloration. In males of *T. urogallus* only frontal and central parts of the belly are black and its black tail has white spots. The breast plastron is green or violet with metallic glance.

5. The size of the capercaillies and black grouses is large indeed, but the differences in the size between these two groups are significant. About what similarity it is possible to speak, if the body size of capercaillie males (body length with tail is 955-992 mm and body weight 4000-6500 g) is nearly twice as long and four times as heavy as that of black grouse ones (body length 585-595 mm; body weight 1100-1650 g). These differences are significantly stronger than those between spruce grouses and blue grouses, where all attempts to unite them in a single genus *Dendragapus* failed.

6. The color of the eggs. There is only one type of the egg's coloration in tetraonid birds — the numerous brown spots, from dots to little patches in size, are arranged on the yellow-brown background. Only the number of spots and intensity of their coloration vary, together with the color of background (from very pale, almost white to brownish rufous). Variations in color of the background and spots are great even in the same species. For example, the background color of freshly laid eggs depends on the current diet of the hen (it was proved experimentally). It is obvious that egg's color in grouses cannot be used as the specific generic character. The same is true for color patterns of nestlings, mainly the head pattern The brown «cap» with black border is the basic, may be the most ancient color pattern. It is well developed in all species of the genera *Lagopus* and *Falcipennis*, and also in *Tetrao urogalloides*, *Lyrurus mlokosiewiczi* and eastern subspecies of *Lyrurus tetrix*. In all other species this «cap» pattern is reduced to the different degree, up to a single small brown spot in the occipit and some black little marks in the top of the head.

There are all six arguments that allowed L.Short to unite capercaillies and black grouses in the single genus. At the same time, such prominent and specific character of the genus *Tetrao*, as its unique skull, or such a remarkable feature of the genus *Lyrurus* as the unusual shape of male's tail and tail feathers, were ignored.

The detailed study of morphology, ecology and ethology of these birds demonstrates great differences between capercaillies and black grouses. Many of these differences have the taxonomic significance in the generic level and are not shared by other genera of the tetraonid birds.

The skull of capercaillies is unusual not only because of its large size, but because of its triangle shape too. The skull looks like a narrow wedge in horizontal protection and is compressed in dorsal-ventral direction. The ratio of the skull height to its width is only 55-59%, instead of 76-86% in other tetraonid birds. The skull width constitutes 41.7-42.8% of its length (in other tetraonid birds, more than 55%). There are some other structural characters of the capercaillie's skull that are absent in other tetraonid birds. However, even the mentioned remarkable character is significant enough for distinguishing these birds as the independent genus. Other morphological peculiarities of capercaillies include elongated trachea that form the loop at the base. Another important detail is the great width of the pelvis, like in species of genera *Bonasa*, *Falcipennis* and *Lagopus* (84-85% of its length), whereas in black grouses the pelvis noticeably narrower (76-78%), as in species of the genera *Dendragapus*, *Centrocercus* and *Tympanuchus*.

On the other side, the black grouses also have some prominent features that separate them from other tetraonid birds. First of all it is the specific lyre-shaped black tail of males with curved and elongated outer retrices. Even in females the gray tail is distinctly bifurcated. Another important character of black grouses is the specific structure of «eyebrows» in the Caucasian black grouse. In this relation it is useful to mention, that «eyebrows», i.e. stripes of the naked skin above the eyes, are characteristic of all the tetraonid birds. In males, these eyebrows are rich of blood vessels and covered by a complicated mosaic of knobs, protuberances, tubercles. During the mating season eyebrows are filled by blood and strictly increase in size. The color of eyebrows is red or yellow.

The eyebrows of tetraonid males include 2 types. The eyebrow of the first type is flat, covered with flat knobs, and possesses the high crest along the upper margin. In calm conditions, the crest is hanged down, covering the eyebrow. This type is typical of species of the genera *Centrocercus*, *Tympanuchus* and *Lagopus*. The eyebrow of the second type is convex with high knobs, protuberances and tubercles. This type of eyebrows is typical of species of the genera *Bonasa*, *Falcipennis*, *Dendragapus* and *Tetrao* (Potapov 1985). Only one single genus, *Lyrurus*, is unique in this respect. One of its two species, *L. tetrix*, possesses the eyebrows of the second type, while another, species, *L. mlokosiewiczi*, of the first type (Potapov 1978). This structure of the eyebrow in *L. mlokosiewiczi* which is similar to that of the ptarmigans, may be considered as the plesiomorphic character and the evidence of close relationship between the ancestors of *Lagopus* and *Lyrurus*.

The differences in ecology of capercaillies and black grouses are not less important. Capercaillies are the birds of the coniferous taiga forests and inhabit the entire taiga zone of the Eurasia from Atlantic to Pacific

coasts. Parts of the coniferous trees, such as needles of pines and spruces and buds and twigs of larches constitute the main winter food of capercaillies. This moment is very important, because it was shown (Potapov 1974, 1985) that nutritional specialization in tetraonid birds concerns first of all the winter diet, while summer diets are more or less similar. Black grouses are birds of semi-exposed habitats, avoid dense forests and find the optimal life conditions in the forest-steppe zone, in marginal parts of forests in the lowlands and in the subalpine belt. Its range also covers large parts of the taiga zone and the forest-steppe zone in Eurasia from Atlantic to Pacific regions, but, in contrary to the capercaillies, does not reach the Pacific coast. The winter food of black grouses consists mainly of deciduous trees, first of all, of catkins, buds and twigs of birches. Black grouse don't penetrate to the larch taiga of the eastern Siberia, despite of the possibility to feed by larch buds and twigs in winter (*Lyrurus tetrix* in upper parts of the forest belt in Alps).

Capercaillies and Black grouses have the collective leks indeed, but there are many differences between them in this respect. The leks of black grouses are placed in open habitats, e.g., bogs, meadows, glades, clearings, even in lake's ice, but not far from the forest edge. This feature, i.e. leks in exposed habitats, relates black grouses to species of genera *Tympanuchus* and *Centrocercus*. By contrast, the capercaillies place their leks only in the forests. Collective leks of forest grouses are characteristic not only of these birds. Recently, the evidence appeared that collective leks are also typical of the Siberian spruce grouse *Falcipennis falcipennis* (Pukinsky 2003).

Another important ethological difference between the capercaillies and black grouses concerns the main nuptial posture of the males. The main nuptial posture of the capercaillie male is the «upright» posture, whereas black grouse male have «forward» one, low-neck posture when the head and neck are drew out ahead, in parallel to the substrate, like in *Tympanuchus* species. Only the Caucasian black grouse have very specific main nuptial posture, resembling the posture of the inflatable pigeon that resembles such kind of posture in the blue grouse and the sage grouse. Generally speaking, the courtship displays of capercaillies and black grouses are quite different in most of details.

All this arguments demonstrate basic differences between capercaillies and black grouses. Therefore, uniting of these species in the single genus is a glaring taxonomic error.

The composition of the genus *Lyrurus* Swainson, 1831 and its distribution.

The genus *Lyrurus* includes only 2 species, the Black Grouse *Lyrurus tetrix* and the Caucasian Black Grouse *L. mlokosiewiczi*. The range of

the black grouse is well known, but I want to point out several important peculiarities of it. First of all, this species do not penetrate in the eastern Siberian taiga zone, where larches are completely dominant species. That is why black grouse is absent in the eastern part of the taiga zone to the east of the Lena river and to the north of the mountain ridges that separate the Amur Basin from the north. Dense taiga forests with spruces, firs, larches, Manjurian pines and dense tickets of creep pines above the timberline, that covers the mountains around the Amur Basin and along the Pacific coast (Sikhote Alin etc.) are very unsuitable for this species and prevent their distribution in the Pacific coast. As a result, in the easternmost part of its range, the black grouse populates mainly open habitats in the valleys of the rivers. It seems that the eastern limits of the species area ancient enough. In any case there are no palaeontological finds of the black grouse in Holocene deposits in Sakhalin, where the bones of some other tetraonid birds were discovered (*Tetrao urogalloides*, *Bonasa bonasia*, *Falcipennis falcipennis*, *Lagopus lagopus*).

The absence of the black grouse in the vast area of larch taiga is a result of super severe winter climatic conditions, for which this species is not adapted. Special experimental investigation of the energetic possibilities of this species shows that its heat conductivity is more than twice exceed the theoretically expected value (1.151 kilo-joule/°C/hour, Hissa *et al.* 1982). Because of this during the frosty weather (-20°C and more low) the black grouse spend practically all the day in its snow hollow and can to spend for the foraging not more than a half an hour (Potapov 1982).

Concerning the southern border of black grouse range there are no doubts that it fluctuated significantly during Pleistocene cold and warm epochs. There is palaeontological evidence on the presence of this species in Pyrenees and Crimea mountains during the cold Würmian epoch nearly 20000 years ago. Even a hundred years ago, in Eastern Europe the range of the black grouse reached the coasts of the Black and Azov Seas and the Kuban river basin. Black grouse disappeared from all these parts because of human agricultural activity and its southern border stepped back to the north as far as 500-700 km. In the Asian part of the range, the southern border also stepped back to the north, although to shorter distances, only in Northern Kazakhstan and Western Siberia, but not in mountain forest of the Southern Siberia and Tien Shan.

The second species, Caucasian black grouse *L. mlokosiewiczi* occupies a very small mountain area, the Caucasus, and some adjacent mountains. The ranges of both black grouses are not connected and, moreover, are divided by the nearly 1000 km of territory, uninhabited by black grouses. Meanwhile, only a hundred years ago, when the black grouse was distributed to the south up to the Kuban river basin, both *Lyrurus* species were divided only by comparatively narrow belt of dense virgin forests, that

covered northern foothills and slopes of the Great Caucasian Mountain Ridge. The Caucasian species, that inhabits only subalpine belt and adjacent parts of the forest and alpine belts, preserved its range during last century without significant changes. It is necessary to point out, that the range of this species is not enough clear. First of all, it concerns the distribution of this species in Turkey (it is only well known that it populates the Pontian Mountain Ridge westward to 39°37′ W) and in Azerbaijan (Minor Caucasus, i.e. Karabach Mountains, where it is known from two main mountain ridges: Murovdag and Dalidag). The distribution of this bird in Dagestan needs more precise definition too.

Lyrurus tetrix is the polyphyletic species. Its huge range covers the territories with very distinct landscapes and natural conditions. It is naturally, that different populations were adapted to different natural conditions during the long span of its sedentary life. At present the taxonomists recognize 8 subspecies: (from east to west) *L. t. ussuriensis*, *L. t. baikalensis*, *L. t. jenisseensis*, *L. t. mongolicus*, *L. t. viridanus*, *L. t. tetrix*, *L. t. juniperorum* and *L. t. britannicus*. These subspecies differ mainly in the coloration of adult males and females. Males differ in the width of the white band («mirror») at the wing, in the degree of the development of black coloration and in the duration of such development (from 2 to 4 years), in the color of the metallic glance at the breast (violet, green) and in some other details. Females differ in the coloration of the underparts of the body: from five main colored zones to the monotonous cross-stripy, gray-rufous coloration. Due to the types of coloration all subspecies of the Black grouse must be divided for two groups: the western *(tetrix*, *juniperorus*, *britannicus)* and the eastern *(viridanus*, *mongolicus*, *jenisseensis*, *baikalensis*, *ussuriensis)* groups (Fig. 1).

In the eastern group the forest-steppe black grouse, *L. t. viridanus*, that inhabits the forest-steppe zone from the Volga to Ob rivers (central part of the species range), possess the most ancestral features in coloration. Males of this subspecies have unclear black throat patch with white bordering (the ancestral feature) in its first adult plumage (Fig. 2), the white «mirror» at the wing is developed to the maximum extent. They retain the gray-brown vermiculation of the upper pats of the body, especially of the upper wing-coverts (another ancestral feature), during all its life. In other subspecies this character is well developed usually only in the first adult plumage. In other words, males of this subspecies never possess full black color, which is characteristic of males of other subspecies. Females of this subspecies also possess the ancestral character of coloration: the underpart of the body has five zones colored differently: whitish throat, vermiculated gray-rufous neck, rufoust breast, blackish belly and white under tail cover feathers. Other subspecies of this group populate areas to the east of *L. t. viridanus* range *(mongolicus*, *jenisseensis*, *baica-*

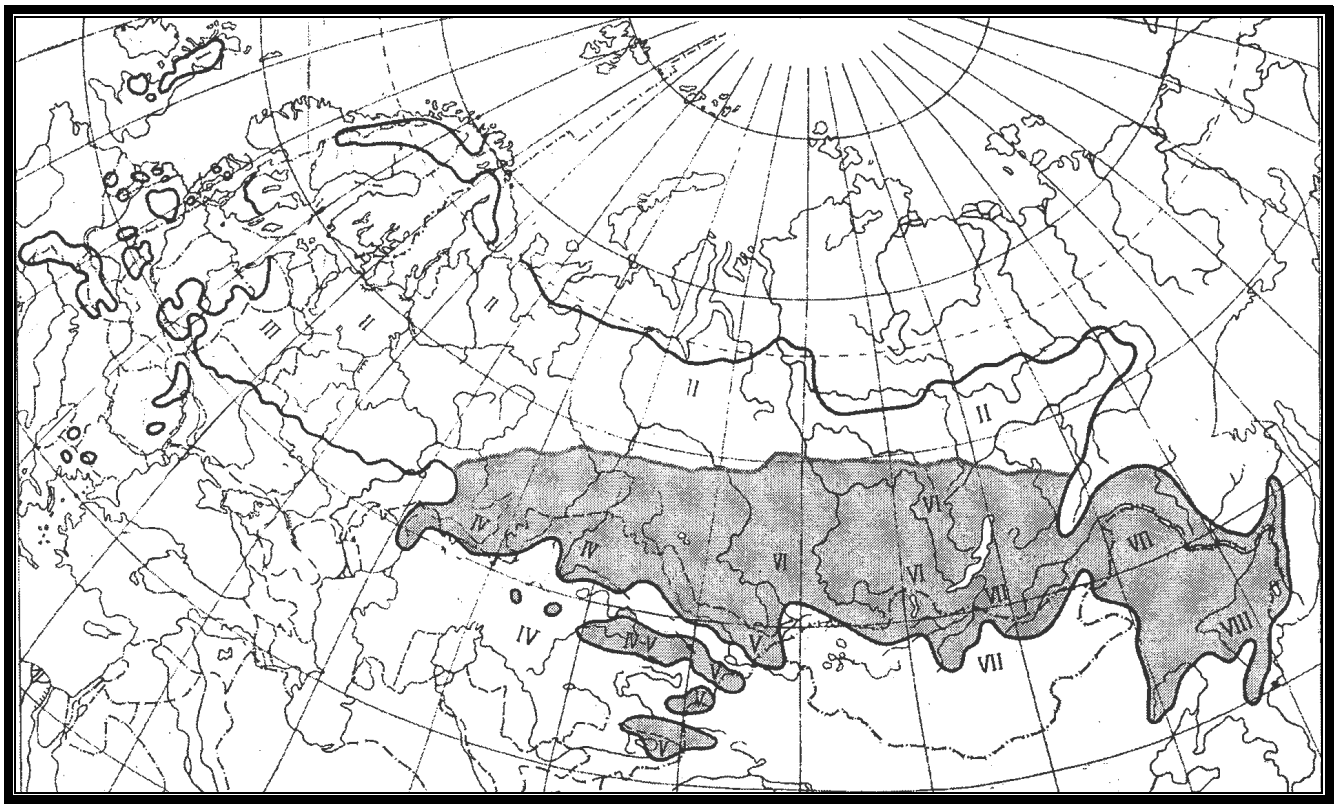

Fig.1. Range of *Lyrurus tetrix* (after Potapov 1985).
Subspecies: I — *L. t. britannicus*, II — *L. t. tetrix*, III — *L. t. juniperorum*, IV — *L. t. viridanus*, V — *L. t. mongolicus*, VI — *L. t. jenisseensis*, VII — *L. t. baicalensis*, VIII — *L. t. ussuriensis*. Shaded — eastern group of subspecies.

lensis, *ussuriensis)*. They have many similarities with *viridanus* and differ only by some details. The color of males becomes darker eastwards, and coloration of females becomes more monotonous. All males have the green metallic brilliance in the breast and rump and develop full black coloration of the third adult plumage. The size of the white band on the wing is the same and only in the mountain form *mongolicus* it is little smaller. The rufous color of the breast in females expressed to a lesser extent or is entirely absent in many specimens of *mongolicus* and *jenisseensis;* it is completely absent in *ussuriensis*. The females of the latter subspecies are the darkest among all the representatives of this group and possess a rufous tint.

In contrary, the subspecies spread to the west and to the north from *L. t. viridanus (tetrix*, *juniperorum* and *britanicus)* differ more clearly in the full development of black with the violet metallic glance coloration of the breast and upper body parts in males, and in monotonous coloration of lower body parts in females. This group of subspecies inhabits the western and northern parts of the species range. Males of this group demonstrate extensive black coloration with violet metallic brilliance at the breast, head and upper parts of the body in the first, second or third (as a rule, in the first or second) adult plumage, and comparatively narrow

white band («mirror») on the wing. Female also possess dark coloration, formed of dark gray patterns and rufous narrow stripes across the body. The British subspecies, *L. t. britannicus* is the most advanced in coloration: males possess entirely black coloration virtually in the first adult plumage and have the smallest white «mirror» on the wing. Females also have the darkest coloration among all the subspecies, with reddish hue on the rump and tail upper coverts. This is the single subspecies with reduced feathering of the central toe, as the result of the long existence in warm climate.

A propos, this is the single subspecies that is completely isolated from other subspecies. All other subspecies are not divided by natural barriers and contact with each other. In the area of each such contact there is a transitional zone with mixed populations. The width of such zones varies from several dozens to hundred km, in dependence of the degree of differences between the landscape characters and environmental conditions in territories populated by different subspecies.

In most subspecies of both groups, the size of the birds is approximately the same. Only the Baikal black grouse is distinguished by its large body size. The length of the wing of this form is 275-296 mm in males and 237-250 mm in females, instead of 262-289 and 232-238 mm in other subspecies. This large size may be explained by climatic conditions in the area that possesses the most continental climate with the lowest winter temperatures down to -50°C.

By contrast to the black grouse, the Caucasian species is monophyletic and till present nobody can find the differences between populations, dwelling in different mountain systems. The main reason of this uniformity is the similarity of basic environmental conditions in the subalpine zone, first of all similarity of climatic conditions. At the same time, there are some sufficient differences between the character of vegetation in northern and southern parts of the species range. For example, birches, mountain ash, bilberry, and rhododendron, so usual in the Great Caucasus, are absent in the subalpine belt of the Minor Caucasus, but dog-rose is present in large numbers. These differences influence on the composition of the food in local populations, especially on the winter diet. These conditions may result in the geographical differences between populations, but only in cases with a strictly settled way of life. The absence of such differences is the evidence of genetic exchange between populations through all the range. Evidently, the main role in this process belongs to males because of their high flying ability (Potapov 2004).

Phylogenetic relationships of the genus *Lyrurus*

The phylogenetic relationships of the black grouses would become more clear if not only morphology of the adult birds (including coloration) is analyzed, but the development of coloration in junior stages, the first

and the following adult plumages in all subspecies, the coloration of aberrant specimens and androgynous females would also be taken into account. The slow development of the final adult coloration during the several years is the evidence of its primitive character. By contrast, its quick development is the evidence of the more advanced character. As was shown previously, the most primitive adult male's coloration among the subspecies of *L. tetrix* is characteristic of the forest-steppe subspecies *L. t. viridanus*, and the most advanced one, of the British *L. t. britannicus*. Really, some ancestral features, like the black throat spot with unclear white bordering in the first adult plumage, mentioned above, are present in the first subspecies (Fig. 2). This pattern reflects the certain stage the phylogeny of grouses. It is well developed in adult males of the palaearctic hazel grouses (subgenus *Tetrastes*), and in all species of spruce grouses. Its distinct traces are also present in *Dendragapus* and *Centrocercus* males (Potapov 1985).

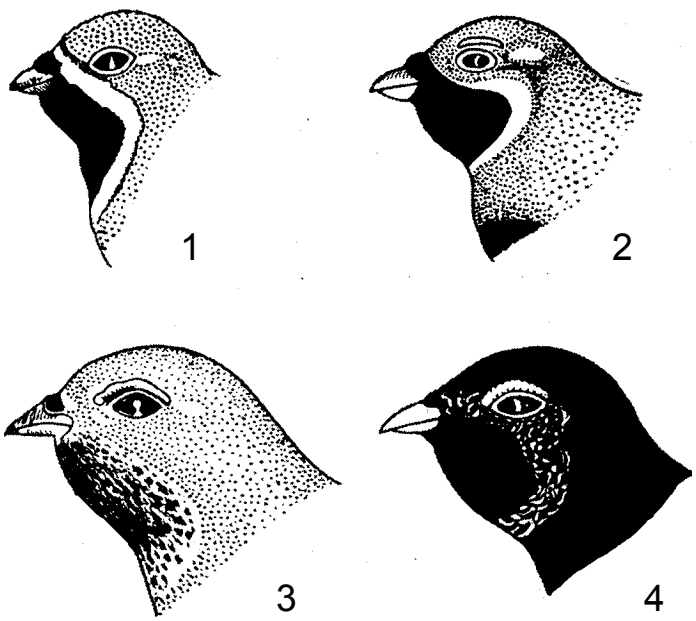

Fig. 2. The black throat spot of males in: 1 — *Bonasa bonasia*, 2 — *Falcipennis falcipennis*, 3 — *Dendragapus obscurus fuliginpsus*, 4 — *Lyrurus tetrix viridanus* (subadult) (From Potapov 1985).

It is interesting to note that the coloration of so named androgenous females (females with the insufficient influence of the female's sexual hormones) in *L. tetrix* is very dark, but not black, and looks like one-year-old male of *L. t. viridanus*, but with more ancestral features. The black color with violet glance presents only in the tops of breast and rump feathers. The tail feathers are black with white bases. It is very important evidence, because the type of male's coloration, hidden in female's genome, stays out of the pressure of natural selection and, so, preserve many ancestral features.

The aberrant coloration of many specimens in *L. tetrix* also gives the interesting data about the content of the species genome. 27 variants of such aberrations were described, including 9 aberrations for males and 18 for females (Kots 1937). At the same time, no aberrations were ever found in *L. mlokosiewiczi*. The most remarkable feature in coloration of all the aberrant males is the development of the depigmentation (white color) of feathers in different parts of the body, expressed to a various degree, and occasionally resulting in the complete albinism. It is wonderful that one of these aberrations, named *«marginata»* by prof. Kots, suddenly appeared in southern Norway in large number: males of one of local populations had the similar coloration, which strongly differed from the usual one. This population was described as a new subspecies *L. t. bjerkreimensis* (Schaanning, 1921). Distribution of this mutation was restricted to a small area and its future is unknown. It is important to note that the male coloration in this case have an obvious similarity with the spring coloration of the males of the willow ptarmigan *Lagopus lagopus:* full dark colored head, neck and breast and a lot of white color at the other parts of the body (Fig. 3).

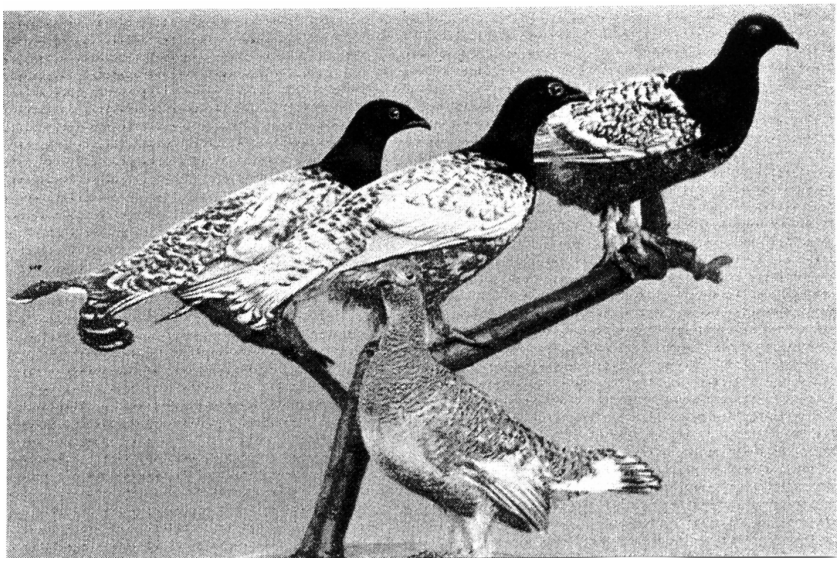

Fig.3. Stuffed black grouses of "subspecies" *L. t. bjerkreimensis* (from Schaanning 1921).

Among 18 color variations of females one is especially interesting. A.Kots named it *«pseudocaucasica»* because of close similarity to that of female of the Caucasian black grouse.

The Caucasian black grouse is unique among all other species of tetraonid birds because of the strong difference between coloration of the first and the subsequent adult plumages of males.

One-year-old males possess the female-like gray-brown coloration without black feathers. It is so unusual that in the first description of this

species L.Taczanowski described a one-year-old male as the female. This mistake was revised twelve years later by T.Lorenz, when he collected a series of males and females of different ages (Lorenz 1887). The strong difference between the first and subsequent coloration of adult males is always present and is maintained undoubtedly by the natural selection. Occasionally, one-year old individuals with single black feathers are found in collections and it seems that this trait could have been more expressed if it was not suppressed by the natural selection, which supports the gray female-like coloration. It is possible that the gray coloration of young males is somehow connected with the fact that they spend their first winter together with females in the upper part of the forest belt and such coloration has the camouflage function. Old black males spend winter in separate flocks mainly above the timberline (Vitovich 1986). Another possible reason is that the gray cryptic coloration of young males helps them to escape raptor's attacks in the leks because they are not enough experienced to avoid such attacks.

We can obtain additional information about the appearance of the ancestor of black grouse from the coloration of the hybrids of *L. tetrix* with other tetraonid species. Together with the well known hybrids with capercaillie, there are descriptions of many hybrids of this species with *L. lagopus* (including *L. l. scoticus*), and, less frequently, with *L. mutus*, *Bonasa bonasia*, *Tetrao urogalloides* (a single case) and even with the pheasant *Phasianus colchicus* and the domestic hen. The most stable features of black grouse hybrids are the following: the bifurcated tail, the white «mirror» at the wing, and the black coloration of the upper parts of the body. At the same time, most feathers possess a white fringe at the apex. It is important to point out that in male hybrids of *L. tetrix* × *L. lagopus* the eyebrow have the willow ptarmigan's type, but under the thick feathering of the toys they preserved the pectinations, so usual for the most of the tetraonid species, including black grouses.

The most prominent morphological feature relating the genera *Lyrurus* and *Lagopus* is the type of the eyebrow in the Caucasian black grouse, mentioned before. It is also interesting to note that occasionally rare specimens with slightly bifurcated tails were found among willow ptarmigan females deposited in collections. It is obvious, that this shape of tail appeared as a result of delay of the grow of central tail feathers during autumn moult because of the lack of time to finish the moult completely.

It is interesting to pay attention to close coincidence of the main habitats of black grouses and willow ptarmigans in many parts of their ranges. In the taiga zone there are vast open bogs that serve as breeding sites for willow ptarmigans and the places of the leks for black grouses. In British Isles such places are represented by moors. In the forest-steppe zone of southern Siberia and northern Kazakhstan, these places include virgin or

partly cultivated areas mixed with swampy thickets of willows, meadowsweets etc. and small pine or birch groves. In some regions in northwestern Kazakhstan the southern borders of the ranges of both species coincide completely. In such places both species use different food sources during winter. Black grouses feed at the crowns of the birches, whereas willow ptarmigans find their food in willow shrubs on the ground. In the Amur Basin, at the southeastern limit of the range, *L. tetrix* spends winter seasons in habitats, typical more of *L. lagopus* (that is absent here), namely, in willow thickets in wide river valleys, feeding on willow buds and twigs while walking between the shrubs like ptarmigans.

Summarizing all the data, concerning characters, that are, to a lesser or greater degree shared by black grouses *Lyrurus* with representatives of other genera, it is evident that this genus possesses the closest relationship with the genus *Lagopus* and more remote relationship with *Falcipennis*, *Bonasa* and *Tetrao*, i.e. virtually with all the palaearctic genera of Tetraonidae. At the same time the role of the esophagus of *L. tetrix* as a resonator, that amplifies the sounds of the nuptial song by several times, relates the genus *Lyrurus* to the nearctic genera *Dendragapus* and *Tympanuchus*.

The origin of the genus *Lyrurus* and the evolutionary history of black grouses

Zoologists usually have three kinds of sources to trace the evolutional history of black grouses: the palaeontological and palinological data, the traces of the ancestral features in ontogenesis, geographical and individual variability, and in hybrids, and the morphological, ecological and other characters that are associated with adaptations to natural conditions typical of this taxon.

The earliest paleontological evidences are known now from southern, central and Western Europe, especially from Balkan Peninsula and Carpatian Mountains Bazin, where the fossils identified as *Lyrurus* sp. appear from the Pliocene, nearly 1.7 MA (Boev 2002; Mlikovsky 2002). Especially interesting are the finds of fossil bones, which have the specific characters as the black grouse, as the ptarmigan (Boev 2002). The fossils of recent species are known from the middle Pleistocene of France, nearly 550 KA (Mourer-Schauvire 1975 — *L. tetrix longipes*) and Caucasus *(L. mlokosiewiczi)* nearly 350 KA (Potapov 1985). The find of *L. tetrix* in Pliocene of Mongolia (Rich *et al.* 1986) is doubtful: the earliest appearance of fossils of all recent tetraonid species that is known nowadays is dated 500-600 KA. It seems that such long duration of the existence of modern galliform species is impossible. In this case we can deal only with one of the ancestral forms of this species or even of the genus *Lyrurus*.

The analysis of the morphological adaptations and ecology of the black grouses permits to suppose that the ancestral form of this genus populated semi-open landscapes, where its winter foraging activity was closely associated with arboreal and shrub vegetation. Its evolutionary history was similar to that of all other tetraonids and its range was determined by climate and vegetation: climate with cold snowy winter and arboreal and shrub vegetation as the main winter food source. During the Pleistocene, such conditions existed in most parts of the Palaearctic. It is well known that arboreal, and partly shrubby vegetation had a restricted distribution during cold phases (glaciations), but moved far northwards during warm periods (interglaciations). The range of the ancestor of the black grouse changed in accordance with this process.

The important crucial point in the evolution of the ancestor of the black grouse was the bifurcation of two lineages that led to the recent species of the genus. The time of this event is unknown. It could happen long before the middle Pleistocene, because the earliest fossil remnants of both species, as mentioned before, are dated by 550-350 KA. In the case of the Caucasian black grouse — 350 KA (oxygene isotope stage 10), i.e. by beginning of the Rissian glaciation (Kudaro cave, Central Caucasus: Potapov 1985), a long time period was necessary for developing of such deep adaptation for the life in the highland, that we see in this species. We have all reasons to believe that his ancestor was a mountain bird. If so, it could reach the Caucasus only from the Balkan mountains, via the mountain ridges of Anatolia (Potapov 1978, 2004). As I mentioned above, the earliest fossils of black grouses were found in Balkan Mts. They belong to an epoch before the Pleistocene. I am not sure that these fossils belong to the representatives of the genus *Lyrurus* because of the very warm, nearly subtropical climate characteristic of this area in that period. But, undoubtedly, representatives of the genus were present in these mountains from the beginning of the first cold epoch of the Pleistocene. It is well known that the great climatic changes strongly affected the vegetation of the southern mountains of the Palaearctic during the Pleistocene. Forests repeatedly appeared and disappeared here and their distribution fluctuated. Occasionally, the forest belt had only moved up or down slopes, changing altitude above the sea level in accordance with the climate of the next epoch. The Pleistocene populations of the ancestral black grouse in mountains (like modern populations of *L. tetrix* in Alps or Carpathians) and plains were repeatedly isolated and joined again, in accordance with the appearance and disappearance of the forest belt. One can assume that during one of these cold epochs the ancestral population of the Caucasian black grouse that dwelled around the timberline in the Balkan Mts, got a possibility to expand eastward along mountain ranges of the Asia Minor peninsula, up to Caucasian mountains. It is the only possible scenario, if only

we accept the hypothesis on the origin of the Caucasian black grouse from the mountain ancestor. Penetration of the ancestor of this species in Caucasian mountains from northern plains is less probable. In this case we must accept the origin of this species from lowland ancestral populations. The ancestor of this species had to reach the Caucasus through the open steppe lowland at the time no later than the Mindel-Riss interglacial period. Until present, there is no data about animal life and vegetation in this area during the first half of the Pleistocene epoch.

Moreover, great transgressions took place in the interglacial periods, when waters covered the entire territory between the Black and Caspian Seas north of Caucasian Mountains, interrupting any connections between terrestrial faunas of European steppe zone and Caucasus. The fossil remnants of tetraonid birds were not recorded from the Ukrainian and southern Russian steppe zone till the cold Upper Würm epoch (nearly 70-20 KA). Only in that time, the willow grouse appeared there in large numbers and the black grouse reached Crimean Mountains. Apparently, it could happen because the arboreal vegetation developed in the steppe zone, especially in the river valleys, during the short interglacials (45-30 KA). Later, closely to the recent time period, in the Holocene wet Atlantic period (5-7 KA) the black grouse reached even the northern foothills of the Caucasian Mountains and was stopped by powerful large forests that covered the northern foothills of these mountains. Only a hundred years ago, populations of two species of *Lyrurus* were separated by these forests by the distance of 120-150 km and by nearly 1200 m altitude.

At last, the black grouse *L. tetrix* was distributed from southern Europe eastward to the Baikal region during the second half of the Pleistocene. Its range expanded to the north during warm interglacial periods and retreated back at the cold glacial times. The difference between western and eastern populations could appear even in the late Pleistocene times, when climatic and vegetation differences between European and Asiatic parts of the species range arose significantly. In Europe climate became milder being influenced by sea waters, whereas in the Asiatic part of the range, the climate preserved its strongly continental character. As for the habitats of the subspecies *L. t. viridanus* that preserved the most ancestral features, the mixed forest-steppe landscape could be the optimal habitat of the black grouse at last during the final stage of the Pleistocene. It is well known that such kind of landscapes prevailed in the southern parts of the Palaearctic during the last glacial epochs, bordering vast areas of tudra-steppes from the south. In the Holocene, eastern populations continued dwelling in the ancestral types of landscape (forest-steppe and fragmented mountain forests) in stable continental climate conditions. At the same time western populations obtained more dark coloration under the influence of milder and warmer climate and began to

spread northward in the end of the Pleistocene epoch together with the arboreal vegetation (Fig. 1). These populations reached the British Isles (at that time connected with the continent), occupied the entire Europe to Scandinavia and, after that, colonized the newly appeared zone of taiga forests eastward as far as to the Lena river basin. This does not mean that the black grouse adapted to life in dense taiga forests. Populations of black grouse penetrated in the taiga zone via open habitats like river and lake valleys, burnt out places, etc., and especially large bogs. Later, these natural open habitats were supplemented by artificial habitats, created by humans (pastures, agricultural field, clearings, etc.). In fact, the entire taiga zone is populated by a single subspecies, *L. t. tetrix*, possibly the youngest among all the subspecies of black grouse. It cannot be older, than the modern taiga zone, which appeared during the Holocene. It is necessary to underline, that along the northern border of its range, this species do not penetrate northward of the taiga zone, to the forest-tundra habitats.

Conclusion

The genus *Lyrurus*, includes 2 species, *L. tetrix* and *L. mlokosiewiczi*, that are very similar in the appearance, coloration and ecology. Both species distinctly differ from capercaillies *Tetrao* and demonstrate closer morphological, ecological, and ethological similarity with the genera *Lagopus*, *Falcipennis* and *Bonasa*. Both species avoid dense forests, prefer semi-open habitats, and are closely associated with the arboreal vegetation as the main winter food source, and also with open meadows with shrubs and trees as places for brood rearing.

Two species of black grouses differ significantly in the range area and the degree of the geographical variability. The Caucasian black grouse *L. mlokosiewiczi* occupies a comparatively small range, restricted to subalpine and alpine belts of Caucasian Mountains and adjacent mountain ranges situated in Turkey and Iran. This species has no signs of the geographical variability. The black grouse *L. tetrix*, by contrast, possesses the large range, that occupies the forest and forest-steppe zones of Eurasia, and demonstrates the intensive geographical variability (8 subspecies are distinguished now, mainly due to the differences in coloration). These differences are giving additional information, that help to restore the last stages of the evolutional history of this species. At the same time the sources that contain information about the early stages of the evolution of both species, its common ancestor, and origin (fossil remains and palinological data) are scarce. The earliest finds of fossils, that belong to the representatives of this genus are dated as early as the upper Miocene (Boev 2002, Mlikovsky 2002), whereas the fossils of the modern species appear in the middle Pleistocene, nearly 2 million years late

(Mourer-Chauvire 1975). According to the hypothesis, offered by the author (Potapov 1978, 1985, 2004), the Caucasian black grouse had originated from the ancestral form of the genus *Lyrurus*. Populations of this form, dwelled in the mountain area of the south-eastern Europe (mountains of the Balkan Peninsula) and adapted to life in mountain conditions, like the modern populations of *L. tetrix* that inhabit the timberline in Alps, Makedonia or Carpatian Mts. Afterwards, they spread eastwards through the mountains of the Anatolian Peninsula to Caucasus Mts during one of the cold epochs of the Pleistocene (presumably during the Rissian Glacial epoch). The earliest find of *L. mlokosiewiczi* in Caucasus is nearly 350 KA and *L. tetrix* in France — 550 KA. It means that the split of the ancestor form into two lineages that led to the modern species took place within the Mindel-Riss interglacial epoch at the latest. The black grouse, *L. tetrix*, probably, began its independent evolution in the western part of its recent range. In any case, fossils of this species are more frequently found in the western (European) part and become more and more rare eastwards. The more ancient character of the coloration of the eastern subspecies is explained by more continental climate that was usual in the native land in the middle Pleistocene in all Europe.

As for the territory of the genesis of *Lyrurus* ancestors, dwelling of both two species in western Palaearctic together with paleontological data, point to this area as the native land of the genus. I hope that subsequent paleontological investigations and pollen analyses data will help to detect the native land of black grouses more precisely.

This paper was meant to be presented at the International Black Grouse conference, Ruthin, North Wales, March 2005, which I was not able to attend, and I am obliged very much to the Editor-in-Chief of this Journal, Dr. A.Bardin for the ability to publish my manuscript. I am deeply thankful for Dr. E.Potapov for the help in preparing the English variant of this article.

References

Boev Z. 2002. Tetraonidae Vigors, 1825 (Galliformes – Aves) in the Neogene-Quarternary record of Bulgaria and the origin and evolution of the family // *Acta zool. Cracov.* **45** (special issue): 263-282.

Buturlin S.A., Dementiev G.P. 1935. *Full Guide of the Birds of the USSR.* M.-L., **2**: 1-278 (in Russian).

Ellsworth D.L., Honeycutt R.L., Silvy N.J. 1996. Systematic of grouse and ptarmigan determined by nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome gene // *Auk* **113**: 811-822.

Hartert E. 1922. *Die Vögel der paläarctischen Fauna.* Berlin, **3**: 1755-2328.

Hissa R., Rintamaki H., Saarela S., Marjakangas A., Hohtola E., Linden H. 1982. Energetics and development of temperature regulation in gallinaceous birds // *Suomen Riista* **29**: 29-39.

Linnaeus C.1758. *Systema naturae*. 10 ed.. Holmae: 1-824.
Lorenz Th. 1887. *Beitrage zur Kenntniss der ornithologische Fauna an der Nortseite des Kaukasus*. Moskau: 1-63.
Ogilvie-Grant W.R. 1893. *Catalogue of the birds in the British Museum (Nat. Hist.).* London, **22**: 1-585.
Kots A.I. 1937. On the homologiues series in feathering coloration of Tetraonidae and Phasianidae // *To the Memory of academishian Menzbier*. Moskow: 211-234 (in Russian).
Mlikowsky J. 2002. *Cenozoic birds of the world. Part 1. Europe*. Praha: 1-406.
Mourer-Schauvire C. 1975. Les oiseaux de Pleistocene moyen et superieur de France // *Doc. Des Laboratoires de Geologie de la Faculte des Sciences de Lyon* **64**: 1-624.
Nesterov P.V. 1911. Materials for ornithofauna of the south-western Transcaucasus and north-eastern part of Asia Minor // *Annual Zool. Museum Ac. Sci.* **16**, 3: 311-408 (in Russian).
Peters J.L. 1934. *Check-list of birds of the World*. Cambridge, **2**: 1-401.
Potapov R.L. 1978. New data on the Caucasian Black grouse, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tascanowski) // *Proc. Zool. Inst. Ac. Sci. USSR* **76**: (In Russian).
Potapov R.L. 1982. Bioenergy of the Tetraonid birds, Tetraonidae, in winter // *Proc. Zool. Inst. Ac. Sci. USSR* **113**: 57-67.
Potapov R.L. 1985. Family Tetraonidae, Order Galliformes // *Fauna USSR. New Series.* **133**: 1-637 (in Russian).
Potapov R.L.2004. Adaptations of the Caucasian Black Grouse *Lyrurus mlokosiewiczi* to life in the high mountains // *Rus. J. Ornithol.* **13** (263): 507-525.
Pukinsky Yu.B. 2004. Reproductive behavior of birds in river Bikin's Basin // *Proc. S.-Petersburg's Society of Nature Explorers* **86**: 1-267.
Rich P.V., Hou L.H.,Ono K.,Baird R.F. 1986. A review of the fossil birds of China, Japan and Southern Asia // *Geobios* **19**: 755-772.
Satunin K.A. 1907. Materials for knowledge of the birds of the Caucasian region // *Transactions Caucas. Dep. Russ. Geogr. Soc.* **26**, 3: 1-144 (in Russian).
Schaanning H.T. 1921. «Bjerkreim-orren» *Lyrurus tetris bjerkreimensis* subsp. nova // *Stavanger Museums Arshefte* **31**, 2: 1-27.
Short L.L. 1967. A review of the genera of grouse (Aves, Tetraonidae) // *Amer. Mus. Nov.* 2289: 1-39.
Stegmann B. 1932. Die geographischen Formen des Birkhuhns (*Lyrurus tetrix* L.) // *J. Ornithol.* **80**, 3: 342-354.
Sushkin P.P. 1938. *The Birds of the Soviet Altai and Adjacent Parts of North-Western Mongolia*. Moscow; Leningrad, **1**: 1-320 (in Russian).
Swainson W., Richardson G. 1831. *Fauna Boreali-Americana*. London, **2**: 1-523.
Taczanowski L. 1875. Description d'une nouvelle espece de Coq de bruyer *(Tetrao mlokosiewiczi)* // *Proc. Zool. Soc. London:* 266-269.
Vaurie C. 1963. *The Birds of Palaearctic Fauna. Non-Passeriformes*. London: 1-363.
Vitovich O.A. 1986. Ecology of the Caucasian Black grouse // *Proc. Teberda State Reserve* **10**: 167-309 (in Russian).

Род *Lyrurus* Swainson, 1831 (Тетерев): таксономическое положение, состав, распространение, филогенетические связи и происхождение

Р.Л.Потапов

Данное сообщение подготовлено мной в качестве доклада для Международного симпозиума по тетереву в Уэльсе, Великобритания, прошедшего в конце марта 2005 г. Целью этого доклада было ознакомление специалистов, занимающихся изучением обыкновенного тетерева *Lyrurus tetrix*, с систематическим положением тетеревов (род *Lyrurus*) в системе семейства тетеревиных птиц (Tetraonidae) и ошибочностью представления о том, что тетерева и глухари относятся к одному и тому же роду — *Tetrao*. Должен повторить, что нет ни одной работы, детально аргументировавшей такое объединение, за исключением краткой, поверхностной и во многом ошибочной статьи Шорта (Short 1967). По этой причине мною приводится развернутая аргументация, свидетельствующая о родовой самостоятельности глухарей и тетеревов, опубликованная мною ранее на русском языке (Потапов 1978, 1982, 1985). Более детально здесь анализируются признаки, сближающие роды *Lyrurus* и *Lagopus*, а также причины, обусловившие наличие особого первого годового наряда у кавказского тетерева *L. mlokosiewiczi* и отсутствие у него географической изменчивости.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск **296**: 741-743*

К экологии серой неясыти *Strix aluco* в период гнездования

И.В.Прокофьева

Российский государственный педагогический университет,
Набережная реки Мойки, д. 48, Санкт-Петербург, 191186, Россия

Поступила в редакцию 4 сентября 2005

В Ленинградской области серая неясыть *Strix aluco* обычна лишь на юге, а именно, в Лужском районе (Мальчевский, Пукинский 1983). При этом и там многочисленной её назвать нельзя. Под натиском цивилизации эти птицы, как и другие совы и многие дневные хищники, повсеместно сокращаются в числе (Нанкинов 1971). Поэтому сведений об их образе жизни в условиях Ленинградской области очень мало. Исходя их этого, мы приводим результаты наших наблюдений за гнездованием четырёх пар серой неясыти. Работу проводили в Лужском

районе Ленинградской области: в 1966 и 1967 гг. в окрестностях деревни Перечицы, в 1973 г. — в урочище Железо.

Известно, что серая неясыть населяет леса разного типа (Дементьев 1951), но отдаёт явное предпочтение участкам широколиственных лесов (Мальчевский, Пукинский 1983). То же самое отметили и мы в процессе нашей работы. Два гнезда этой совы были найдены в лиственном парке (Перечицы), а ещё два — в пойменном лиственном лесу по реке Луге (Железо).

О сроках размножения серой неясыти пишут, что в разные годы они могут сильно различаться даже в пределах небольшой территории (Мальчевский, Пукинский 1983). В гнёздах, за которыми наблюдали мы, гнездование происходило в следующие сроки. Если говорить о времени, когда птенцы покидали гнёзда, то наиболее раннее оставление гнезда отмечено 23 мая 1986, а самое позднее — 14 июня 1973. Таким образом, разница в сроках вылета оставляет 3 недели.

Результаты наших наблюдений подтверждают точку зрения, согласно которой для серой неясыти характерно большое постоянство и преемственность обжитых мест обитания (Мальчевский, Пукинский 1983). В 1966 и 1967 гг. мы отметили гнездование этих птиц в одном и том же месте и даже в одной и той же берёзе, где они облюбовали дупло, образовавшееся на месте сломанной ветви.

Найденные нами 4 дупла, где гнездились неясыти, располагались в берёзах *Betula pendula* и сухом дереве на высоте 6 и 8 м от земли. В одном из этих случаев диаметр лётного отверстия был равен 25 см, а глубина дупла превышала 40 см.

Число птенцов в выводках серых неясытей, по-видимому, обычно небольшое. В двух гнёздах мы отметили 2 птенцов, в ещё двух — 3.

У только что покинувших гнездо птенцов тело ещё одето пухом, а маховые развёрнуты далеко не полностью. Спустя несколько дней они начинают летать, но делают это плохо, т.к. высоту набирать не могут.

Вылетевшие птенцы ещё некоторое время держатся вблизи дерева с гнездовым дуплом. Так, 8 июня 1966 один только что покинувший гнездо птенец сидел на ветке берёзы недалеко от дупла, а другой находился под ним на земле. На следующий день один из этих птенцов, как и накануне, всё ещё сидел на ветке, но второго мы обнаружить не смогли. 10 июня в 8 ч первый птенец по-прежнему держался там же, однако спустя час исчез.

После оставления гнезда птенцы и их родители ещё долго держатся на гнездовом участке. Так, в 1966 г. вылет птенцов происходил 8 июня, а 5 июля выводок видели всего 20-30 м от гнезда. То же самое было отмечено в 1967 г., когда после вылета 1 июня выводок наблюдался вблизи гнезда 6 июля. В 1973 г. 14 июня мы встретили 3 слётков серой неясыти, сидевших на ветках. Очевидно, гнездовое дупло находилось

где-то поблизости. Спустя 9 дней, а именно 23 июня, эти же слётки вместе с родителями вновь были обнаружены на том же участке.

Заслуживает внимания поведение совят и взрослых неясытей, когда им приходится иметь дело с людьми. 24 мая 1986 мы увидели, что один совёнок сидел на пороге дупла, в то время как внутри находились ещё два. При осмотре гнезда один из двух птенцов выпрыгнул, но его снова посадили в дупло. 28 мая мы обнаружили одного птенца в 100 м от гнезда на бревне, лежавшем поперёк большой заводи. Он был мокрый — вероятно, перед этим побывал в воде. При виде людей он защёлкал клювом, но остался на месте, так как летать ещё не мог. Было решено перенести его подальше от воды. Предполагая, что он окажется агрессивным, решили сначала накрыть его курткой. Когда же человек, ползший по бревну, приблизился к птенцу, взрослая сова стала нападать на него. Пришлось стоявшим вблизи людям размахивать руками и кричать, чтобы отпугнуть её.

О том, чем питаются серые неясыти в период гнездования, можно судить по результатам анализа 4 погадок, найденных нами на земле под гнездом в 1966 г. Погадки состояли из шерсти и костей мышевидных грызунов, а также из остатков жуков-навозников *Geotrupes* sp.

Надо сказать, что согласно литературным данным (Божко 1968), серые неясыти добывают не только грызунов, но и других позвоночных, а также насекомых (последних, правда, значительно меньше, чем первых). Считают, что эти совы ловят всё, что им попадается поблизости (Мальчевский, Пукинский 1983). Следует отметить, что их добычей становятся и птицы. Во всяком случае, к числу врагов птиц в парках С.И.Божко (1972) относит, прежде всего, серую ворону *Corvus cornix*, а затем пустельгу *Falco tinnunculus*, сороку *Pica pica* и серую неясыть.

Литература

Божко С.И. 1968. О гнездовании и питании пустельги, ушастой совы и обыкновенной неясыти в пригородных парках Ленинграда // *Aquila* **73/74**: 121-132.

Божко С.И. 1972. *Анализ орнитофауны парков лесной зоны Восточной Европы.* Автореф. дис. … канд. биол. наук. Л.: 1-20.

Дементьев Г.П. 1951. Род неясыти // *Птицы Советского Союза.* М., **1**: 410-425.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана.* Л., **1**: 1-480.

Нанкинов Д.Н. 1971. *Экология птиц южного побережья Финского залива и влияние антропогенного фактора на динамику орнитофауны.* Автореф. дис. … канд. биол. наук. Л.: 1-19.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск **296**: 744-748*

Индивидуальные особенности поведения и питания серых мухоловок *Muscicapa striata*

Е.А.Марочкина, А.В.Барановский,
С.И.Ананьева, Н.В.Чельцов

Кафедра зоологии, Рязанский государственный педагогический университет,
ул. Свободы, д. 46, Рязань, 390000, Россия

Поступила в редакцию 5 августа 2005

Исследование проводили в июне 2003 и 2004 гг. на территории биостанции (спортивно-оздоровительный лагерь РГПУ «Полянка»), расположенной близ г. Спас-Клепики Рязанской области. Кормовое поведение и питание наблюдали у пары серых мухоловок *Muscicapa striata*, каждый год гнездившихся в искусственном гнездовье под крышей одной из дач.

Кормовое поведение изучали путём непрерывных регистраций последовательностей кормовых маневров птицы. Более подробно этот метод описан в наших предыдущих работах (Марочкина, Чельцов 2003; Марочкина, Шемякина 2003).

Питание изучали методом наложения шейных лигатур (Мальчевский, Кадочников 1953). Пробы корма собирали у птенцов в возрасте от 5 до 10 сут. Собранный материал разбирали под бинокулярным микроскопом. Насекомых определяли до семейства, а некоторых — до рода или вида, измеряли длину и массу тела, рассчитывали частоту встречаемости (в %).

Погодные условия этих двух лет сильно различались. Июнь 2003 г. был очень холодным, но по количеству осадков приближался к среднегодовой норме. Июнь 2004 г. был гораздо теплее, но обилие снега и частые весенние дожди привели к тому, что около 30% территории лагеря (пониженные участки) оставались залитыми водой. Два ряда дачных домиков, в том числе и тот, на котором находилось гнездо мухоловок, стояли в воде. В некоторых местах глубина воды достигала 0.5 м, хотя на большей части разлива не превышала 10-20 см. В воде обитало много водных беспозвоночных.

Наблюдения показали, что серая мухоловка добывала корм преимущественно на расстоянии 10-30 м от гнезда. Частота использования разных кормовых маневров в 2003 и в 2004 гг. была неодинаковой (табл. 1). В 2004 г. доля бросков с зависанием (38.9%) и бросков к листьям и веточкам в наружной части кроны дерева на высоте 6-10 м (27.4%) была почти в два раза выше, чем в 2003 г. Частота преследования добычи в воздухе в 2003 и в 2004 гг. была практически одина-

ковой (11.0 и 11.6% соответственно). По сравнению с 2003 г., в 2004 г. пара мухоловок значительно реже использовала типично «мухоловочью манеру» охоты — бросок с присады в воздух (52.6% и 22.1% соответственно). Это свидетельствует о существовании индивидуальных особенностей в кормовом поведении вида, не выходящих, однако, за рамки видового стереотипа.

Таблица 1. Соотношение кормовых маневров, используемых серой мухоловкой *Muscicapa striata* при поисках и добывании пищи

Маневр	Частота использования маневра, %	
	2003 г.	2004 г.
Бросок к субстрату	13.2	27.4
Бросок с зависанием	21.0	38.9
Бросок в воздух	52.6	22.1
Погоня за насекомым	11.0	11.6
Всего регистраций	192	95
Время наблюдений, мин.	73.6	25.7

Покормив птенцов и вылетев из гнезда, мухоловка обычно садилась на сухую выступающую веточку на периферии кроны одного из соседних деревьев. Высмотрев добычу, она делала бросок. Броски совершались преимущественно в горизонтальном направлении (40.4%) или в направлении «ниже» (34.0%) на расстояние 2-4 м (43.8%). Возвращение на прежнюю присаду регистрировалось довольно редко (примерно в 25% случаев).

При наблюдении за кормовым поведением в 2004 г. мы обратили внимание на интересный способ охоты серой мухоловки. Птица подлетала к поверхности воды, на несколько секунд зависала над ней в трепещущем полёте, затем делала резкий бросок и схватывала беспозвоночных, прикрепившихся к плёнке поверхностного натяжения воды. Такой способ охоты использовался регулярно с частотой примерно 1 раз за 15-20 минут.

Результаты изучения питания птенцов серой мухоловки представлены в таблице 2. Бóльшую часть их диеты (59%) составили летающие насекомые, прежде всего — имаго двукрылых Diptera (40.3% из 134 собранных нами объектов питания). Преобладание этих насекомых в птенцовом питании серой мухоловки отмечено и другими исследователями в самых разных регионах (Александрова 1956; Данилов 1959; Королькова 1963; Прокофьева 1966; Davies 1977; Френкина 1981; Банникова 1986; Березанцева 1998; и др.).

Среди других пищевых объектов равновероятна встреча стрекоз Odonata, тараканов Blattodea и пауков Aranei (по 7.5 %).

Таблица 2. Состав корма птенцов серой мухоловки

Таксоны	Число экз.		Величина объектов		% по массе
	Абс.	%	Масса, мг	Длина, мм	
I N S E C T A					
Diptera	**54**	**40.3**			
Sarcophaga carnaria imago	2	1.5	200	14	2.9
Tabanus imago	12	8.95	169.3	18.6	14.7
Eristalis tenax imago	11	8.2	123.8	12.6	9.9
Syrphidae imago	13	9.7	176	12.2	16.6
Calliphora vomitoria imago	2	1.5	61	10.5	0.9
Tipulidae imago	4	3.0	37	14	1.1
Rhagionidae imago	2	1.5	58.5	9	0.8
Empididae imago	8	6.0	87.5	18	5.1
Lepidoptera	**5**	**3.7**			
Geometridae imago	1	0.7	22	13	0.2
Noctuidae imago	1	0.7	93	17	0.7
Micropteridae imago	3	2.2	34.5	11.5	0.8
Hymenoptera	**7**	**5.2**			
Rhogogaster viridis imago	7	5.2	43.7	9.6	2.2
Coleoptera	**31**	**23.1**			
Carabidae imago	2	1.5	35	9	0.5
Cantharididae imago	2	1.5	11	41	0.2
Haliplus fulvus imago	7	5.2	15.7	4.8	1.5
Acilius imago	9	6.7	102.5	12	5.5
Acilius larvae	11	8.2	151.5	21.8	12.1
Trichoptera	**1**	**0.7**			
Limnophilidae imago	1	0.7	83	11	0.6
Odonata	**10**	**7.5**			
Calopterix imago	1	0.7	99	34	0.7
Libellulidae imago	8	6.0	220.5	35	12.8
Corduliidae imago	1	0.7	158	18	1.1
Blattodea	**10**	**7.5**			
Ectobius larvae	10	7.5	12.2	8.8	0.9
A R A N E I	**10**	**7.5**			
Thomisidae	5	3.7	58	7	2.1
Aranei indet.	5	3.7	108.2	9	3.9
M o l l u s c a	**6**	**4.5**			
Gastropoda	4	3.0	50	5	1.5
Planorbis	2	1.5	46	5	0.7
Итого:	134	100			100
В среднем:			86.8	14.7	

Значительную долю (23.1%) в корме птенцов составили жесткокрылые Coleoptera, среди которых преобладали представители водной фауны. В собранных пищевых пробах были обнаружены 7 имаго рыжего плавунчика *Haliplus fulvus*, 9 имаго и 11 личинок полоскунов *Acilius* sp. Мухоловки приносили птенцам также водных моллюсков (4.5%). Таким образом, в рационе птенцов в целом доля представителей водной фауны составила 24.6%. В ходе аналогичных исследований, проведенных в этом же самом месте в 2003 г., в составе пищи птенцов серой мухоловки водных жесткокрылых мы не обнаружили. В этом году, как отмечено выше, территория лагеря не была залита водой. Данный факт свидетельствует о высокой пластичности кормового поведения серых мухоловок и зависимости их рациона от окружающих условий и наличия тех или иных кормовых объектов.

В целом в рационе птенцов серой мухоловки преобладали достаточно крупные (длина в среднем 14.7 мм) объекты на стадии имаго (84.3%). Обычно серая мухоловка приносила в гнездо по одному кормовому объекту (84.3% случаев). Порции из 2, 3 и 5 объектов регистрировались нами в 9.6%, 4.7% и 1.2% случаев, соответственно.

Литература

Александрова И.В. 1956. Опыт привлечения серой мухоловки и изучение её питания // *Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми*. М.: 57-61.

Банникова А.А. 1986. Кормодобывание и экологическая сегрегация трёх видов мухоловок // *Экология* 6: 21-29.

Березанцева М.С. 1998. Питание серой мухоловки *Muscicapa striata* в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» // *Полевые и экспериментальные биологические исследования*. Омск: 112-126.

Данилов Н.Н. 1959. Наблюдения над гнездованием серой мухоловки на Среднем Урале // *Тр. 3-й Прибалт. орнитол. конф*. Вильнюс: 81-93.

Королькова Г.Е. 1963. *Влияние птиц на численность вредных насекомых*. М.: 1-125.

Мальчевский А.С., Кадочников Н.П. 1953. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц // *Зоол. журн*. **32**, 2: 227-282.

Марочкина Е.А., Чельцов Н.В. 2003. Экологическая сегрегация мухоловки-пеструшки и серой мухоловки в лесных биотопах Окского заповедника // *Экология и эволюция животных*. Рязань: 56-67.

Марочкина Е.А., Шемякина О.А. 2003. Субъективный фактор в изучении кормового поведения птиц // *Рус. орнитол. журн*. **12** (218): 359-373.

Прокофьева И.В. 1966. О питании и хозяйственном значении мухоловок *(Muscicapa)* в гнездовой период // *Зоол. журн*. **45**, 8: 1210-1215.

Френкина Г.И. 1981. О трофических отношениях близких видов мухоловок в лесах Рязанской области // *Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов*. Калинин: 21-31.

Davies N.B. 1977. Prey selection and the search strategy of the Spotted Flycatcher *(Muscicapa striata):* a field study on optimal foraging // *Anim. Behav.* **25**: 1016-1033.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск **296**: 748-750*

Искусственное гнездовье для серых мухоловок *Muscicapa striata*

А.Г.Ляхов

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, ул. 8 марта, 202,Екатеринбург, 620144, Россия

Поступила в редакцию 14 августа 2005

В рамках прикладной орнитологии большое значение имеет привлечение птиц на гнездование. Наиболее успешно разработаны методы привлечения птиц-дуплогнездников. Есть также птицы, которые для устройства гнезда используют какое-либо укрытие, но в настоящих дуплах не селятся или делают это крайне редко. Это — так называемые полудуплогнездники. К ним относится и серая мухоловка *Muscicapa striata*. Для её привлечения обычно рекомендуют развешивать полудуплянки, уголки, полочки или гнездовья ящичного типа с широким горизонтальным входом (Александрова 1956; Благосклонов 1991; Рахманов 1989, du Feu 1989). Не все из этих предложенных вариантов можно признать удачными.

Гнездовья для птиц должны отвечать следующим основным требованиям. Показатели успешности всех стадий размножения в искусственных гнездовьях должны быть сопоставимы с таковыми при гнездовании в естественных для вида условиях. Как следствие этого, существует требование того, чтобы гнездовье или укрытие не бросалось в глаза, не привлекало внимание хищников. Именно этому требованию не отвечает ряд предлагавшихся ранее укрытий для птиц. Большие пёстрые дятлы *Dendrocopos major*, куницы *Martes martes* и некоторые другие хищники научаются целенаправленно обследовать заметные гнездовья и могут уничтожить до 100% кладок и птенцов.

Не менее важна и экономическая сторона метода привлечения. Для массового использования гнездовья должны быть дешёвыми и простыми в изготовлении и установке.

Наиболее удачными для привлечения серых мухоловок нужно признать искусственные полудупла, применявшиеся В.Б.Зиминым

(1966) в заповеднике «Кивач». Эти укрытия устраивались на вершинах березовых пней: в торце пня делалось чашеобразное углубление, которое накрывалось сверху полукольцом из берёзовой коры.

В лесах Среднего Урала серые мухоловки часто строят гнезда на верхушках (торцевых сломах) пней лиственных пород. При этом сохранившаяся кора прикрывает гнездо со всех или нескольких сторон. Именно такой тип расположения гнезда взят нами для разработки метода привлечения серых мухоловок.

Укрытие состоит из куска берёзовой коры в виде разрезанной вдоль оси трубы длиной 30-40 см и деревянного чурбачка диаметром 9-11 см и длиной 5-7 см. Чурбачок вставляется в верхнюю часть «берёзовой трубки» и прибивается гвоздями. Для того чтобы шляпки гвоздей не пробивали кору, можно использовать мягкую тонкую проволоку, которую обвивают вокруг гвоздей перед их окончательным забиванием. Диаметр чурбачка и ширину куска берёзовой коры подбирают так, чтобы края коры не смыкались и оставляли щель шириной 5-8 см.

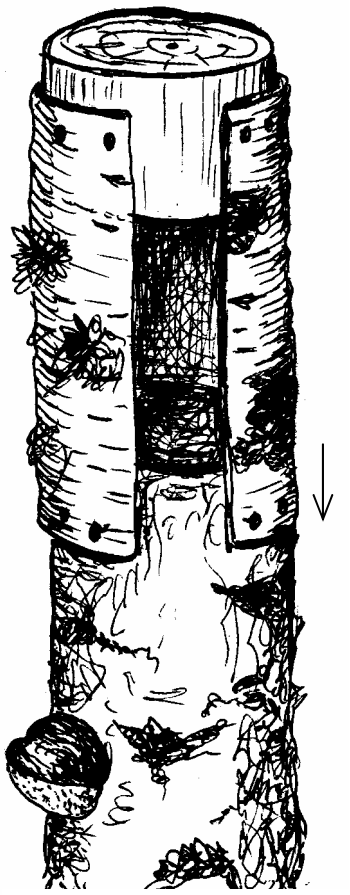

Схема искусственного гнездовья для серых мухоловок

Такие гнездовые укрытия мы устанавливали на естественных берёзовых пнях подходящей толщины. На высоте 0.8-1.7 м пень спиливали ножовкой. Затем на верхушку пня надевали укрытие и крепили проволокой так, чтобы между чурбачком и верхушкой пня осталась ниша высотой 12-15 см (см. рисунок).

Наличие доступа к гнезду только с одной стороны позволяет при необходимости отлавливать взрослых птиц в период кормления птенцов ловушкой типа «боёк».

В 2003 году мы изготовили и установили 10 таких гнездовых укрытий в смешанном лесу в окрестностях г. Ревда (Свердловская обл.) на площади около 8 га. В первый год птицами было заселено 4 укрытия: три серыми мухоловками и одно — горихвосткой *Phoenicurus phoenicurus*. Горихвостки заняли укрытие с узким (около 4 см) входом. В 2004 г. заселено 3 укрытия, все серыми мухоловками. К 2005 г. сохранилось 9 гнездовий, два из них заселили серые мухоловки. Интересно, что самое высокое гнездовье (на высоте 1.7 м.) заселялось все три года. Случаев разорения гнёзд хищниками не отмечено.

Предложенное нами укрытие для привлечения на гнездование полудуплогнездников отвечает основным требованиям. Успешность размножения серых мухоловок была такой же, как у птиц, гнездив-

шихся в естественных укрытиях (4-6 слётков на пару). Гнездовые укрытия не бросаются в глаза и малозаметны для хищников. И, наконец, они сравнительно дёшевы, поскольку основные материалы (берёзовую кору и чурбачки) можно заготавливать непосредственно в лесу.

В естественных условиях серые мухоловки могут селиться достаточно близко друг от друга (10-15 м.), однако гораздо чаще расстояние между соседними гнёздами достигает 50-100 м., поэтому для привлечения этих птиц достаточно на 1 га размещать 2-4 гнездовых укрытия.

Литература

Александрова И.В. 1956. Опыт привлечения серой мухоловки и изучение её питания // *Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми*. М.: 57-61.

Благосклонов К.Н. 1991. *Гнездование и привлечение птиц в сады и парки*. М.

Зимин В.Б. 1966. О возможности привлечения открытогнездящихся лесных птиц // *Материалы 6-й Прибалт. орнитол. конф*. Вильнюс: 72-74.

Рахманов А.И. 1989. *Птицы — наши друзья*. М.

Du Feu Ch. 1989. *Nestboxes*. Tring: 1-72 (BTO Guide. № 20).

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск **296**: 750-752*

Некоторые особенности миграций уток Кандалакшского залива

В.В.Бианки

*Второе издание. Первая публикация в 1978**

Экологические изменения в Европе, происшедшие в плейстоцене, сильно отразились на птицах. В их нынешнем размещении ещё прослеживается влияние последнего похолодания. Когда на завершающей стадии Скандинавского оледенения к югу и юго-востоку от нынешнего Балтийского моря находился холодный водоём и тундроподобные пространства, в восточной части Русской равнины экологические условия, по-видимому, были более близки к современным. Перелётные птицы заселяли весной эти пространства, прилетая с южных зимовок. Таким образом, на территории современной европейской части СССР в те времена, вероятно, располагалось по одной географической популяции этих видов уток.

* Бианки В.В. 1978. Некоторые особенности миграций уток Кандалакшского залива // *2-я Всесоюз. конф. по миграциям птиц*. Алма-Ата, **2**: 17-18.

Позже, с потеплением климата, между берегом приледникового водоёма с севера и возвышенностями и горами с юга появилась полоса с более благоприятными условиями для рассматриваемых видов. Благодаря этому обитающие около атлантического побережья таёжные виды получили возможность мигрировать весной всё дальше и дальше, расселяясь на восток, пока не начали сталкиваться с мигрантами «южной» популяции. И хотя на определённой территории происходило гнездование птиц обеих популяций, преимущество получала та из них, особи которой в массе прилетали раньше. В дальнейшем «западная» популяция имела ряд преимуществ.

Одно из них, возможно, было вызвано образованием в послеледниковое время Среднерусской пустыни (между реками Волгой и Вислой — Станчинский 1922), которая оттеснила «южную» популяцию к востоку. В наше время благоприятные условия для остановки птиц первой миграционной волны появляются на побережье Балтийского моря на 2 недели раньше, чем на материке (Родионов 1970; Аумэес 1971). К тому же циркуляция воздушных масс над центральными районам Восточной Европы (в треугольнике Ленинград—Куйбышев—Киев) в большинстве вёсен бывает неблагоприятна для миграции птиц и задерживает их продвижение на север (Динесман 1954). Это, по-видимому, позволяет рано мигрирующим речным уткам и гоголям *Bucephala clangula* «западных» популяций опережать представителей этих же видов, летящих с юга.

Заметим, что весьма сходно с названными утками размещаются в Восточной Европе географические популяции скворца *Sturnus vulgaris* (Поливанов 1957, 1960; Карпович 1958, 1962; Бианки 1968) и серой вороны *Corvus cornix* (Busse 1969) — видов, мигрирующих тоже рано, нередко кормящихся у воды и широко использующих теперь благоприятные условия, создаваемые человеком.

Кольцевание уток в Кандалакшском заливе показало, что все кряквы *Anas platyrhynchos* мигрируют осенью к атлантическому побережью Европы. Большинство свиязей *Anas penelope* (90%) и свистунков *Anas crecca* (76%) тоже зимует на атлантических побережьях, а остальные проводят зиму на побережьях Средиземного и Чёрного морей. Количество шилохвостей *Anas acuta*, улетающих к южным побережьям Европы, ещё больше. У атлантических побережий их было встречено около 60%, а у средиземноморских и черноморских — около 40%. Интересно, что 14% шилохвостей, обнаруженных более года спустя после мечения, улетело на восток (дельта реки Урал). Отметим также, что две трети птиц, окольцованных птенцами и встреченных потом на южных зимовках, вывелись из сравнительно поздних кладок. Количество гнездящихся пар и средний размер яиц шилохвости непостоянны и, по-видимому, связаны с характером весны. Всё это указывает на измен-

чивость ряда показателей гнездования шилохвости и наводит на мысль, что здесь встречаются представители разных популяций.

Таким образом, в районе Кандалакшского залива гнездятся преимущественно представители «западных» популяций речных уток и гоголя, среди которых, по всей вероятности, встречается около 10% особей свиязи, 24% — чирка-свистунка и 40% — шилохвости «южных» популяций.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск **296**: 752-755*

О вертикальных перемещениях птиц в горах

А.Ф.Ковшарь

*Второе издание. Первая публикация в 1978**

Термин «вертикальная миграция» в наиболее распространённом варианте обозначает смещение в нижние пояса гор на неблагоприятное время года птиц, гнездящихся в верхних поясах. Принято считать, что осенью, после выведения потомства, гнездящиеся в горах птицы спускаются в низкогорье и предгорную равнину, одни — чтобы скорее улететь на юг, другие — чтобы провести зиму в предгорьях. Весной происходит обратное: по мере потепления зимовавшие внизу птицы постепенно откочёвывают вверх, а прилетающие в предгорья перелётные виды также постепенно поднимаются на места гнездования. Сама смена птицами вертикальных поясов аналогизируется при таком подходе с сезонными миграциями птиц из одной ландшафтной зоны в другую на равнине.

Однако наши наблюдения в разное время года в Тянь-Шане (с 1959 по 1966 год в Таласском Ататау и с 1967 по 1977 — в Заилийском) убеждают в том, что такое представление о вертикальных миграциях слишком упрощено и не соответствует действительности. При всём внешнем сходстве с настоящими перелётами вертикальные перемещения птиц в горах имеют то же коренное отличие, что и сами вертикальные пояса по сравнению с ландшафтными зонами — слишком маленькие масштабы. Расстояние от места гнездования до места зимовки большинство вертикально мигрирующих птиц может преодолеть за несколько часов, тогда как настоящим перелётным птицам потребо-

* Ковшарь А.Ф. 1978. О вертикальных перемещениях птиц в горах // *2-я Всесоюз. конф. по миграциям птиц.* Алма-Ата, **1**: 124-127.

валось бы много суток. Это обстоятельство в корне меняет сам характер перемещений, порождая в ряде случаев так называемые суточные миграции, гораздо более распространённые, чем обычно принято считать. Суточные миграции резко нарушают «классическую» картину вертикальных перемещений птиц, так как одна и та же особь в один день может побывать в разных вертикальных поясах.

Вторая характерная черта вертикальных перемещений — та, что они возможны в любое время года, т.е. далеко не всегда имеют сезонный характер. Летом они свойственны в основном некоторым вьюрковым и врановым и носят характер кратковременных трофических перемещений. Так, в Таласском Алатау краснокрылые чечевичники *Rhodopechys sanguinea*, гнездящиеся выше 2500-2700 м н.у.м., за кормом для птенцов регулярно летают на суходольные луга (1800-1900 м) и даже в предгорья (1100-1200 м). Там же альпийские галки *Pyrrhocorax graculus* в мае-июне ежедневно спускаются на кормёжку в высокоствольные арчовники, с 3000 м до 1800 м. В Заилийском Алатау аналогичные перемещения в мае и июне можно наблюдать у гималайских вьюрков *Leucosticte nemoricola*. Иногда вертикальные смещения в гнездовое время бывают вызваны внезапным снегопадом в альпийском поясе. Тогда у верхней границы леса появляются краснокрылые стенолазы *Tichodroma muraria*, краснобрюхие горихвостки *Phoenicurus erythrogaster*, альпийские завирушки *Prunella collaris* и другие сугубо высокогорные птицы. В то же время летом наблюдаются и обратные направленные вертикальные перемещения. Так, в Заилийском Алатау в скалах альпийского пояса выше 3000 м н.у.м. нам неоднократно приходилось в мае и июне встречать арчовых дубоносов *Mycerobas carnipes*, в Таласском Алатау на такую же высоту регулярно залетают седоголовые щеглы *Carduelis caniceps*, которые не гнездятся здесь выше 2000 м.

После окончания сезона размножения большинство птиц устремляется не вниз, как принято считать, а вверх. Дрозды-дерябы *Turdus viscivorus*, например, и в Заилийском, и в Таласском Алатау к концу июля практически перестают встречаться днём на местах гнездования в лесу, зато на альпийских лугах их в это время масса. Лишь на ночь спускаются они к древесной растительности, чтобы рано утром снова подняться на кормёжку в высокогорье. Черноголовых чеканов *Saxicola torquata* в Таласском Алатау встречали мы в августе в совершенно неподходящей обстановке — среди голых скал на высоте около 3500 м. Даже такие лесные виды, как пеночки — зелёная *Phylloscopus trochiloides* и зарничка *Ph. inornatus* — встречаются в августе гораздо выше мест гнездования. В это же время в высокогорье появляется целый ряд низкогорных, а то и вовсе равнинных видов птиц: на суходольных лугах начинают встречаться удоды *Upupa epops* и сизоворонки *Coracias*

garrulus, а ещё выше, в альпийском поясе,— в большом количестве деревенская *Hirundo rustica* и рыжепоясничная *H. daurica* ласточки. Явление это очень характерно как для Заилийского, так и для Таласского Алатау.

Для поздней осени и зимы свойственны очень широкие вертикальные кочёвки птиц. Основные черты их те же — кратковременность и типично трофический характер. Поэтому они как зеркало отражают особенности не только того или иного года, но также месяца и даже дня: в ясный погожий день, при обильной и доступной пище, птицы могут держаться на любой высоте, но при резком ухудшении погоды сразу же улетают вниз или на южные склоны, если рядом нет человеческого жилья. Антропогенный фактор в зимнее время приобретает в горах особое значение.

Для очень многих видов птиц условия зимовки в Заилийском Алатау и в других хребтах Северного Тянь-Шаня зависят, прежде всего, от урожайности еловых семян, а в Таласском Алатау и других хребтах Западного Тянь-Шаня — арчовых шишкоягод и плодов жимолостей и шиповников. Так, в годы хорошего урожая стелющейся арчи зимующие в Таласском Алатау дерябы поднимаются в январе до 3000 м, на бóльшие высоты, чем летом. В Заилийском Алатау бледные *Prunella fulvescens* и черногорлые *P. atrogularis* завирушки, гималайские вьюрки, седоголовые щеглы и другие птицы кочуют зимой по местам с высоким урожаем еловых семян. В годы массового плодоношения ели седоголовые щеглы проводят в ельниках весь зимний день, а в годы неурожая появляются в них только к вечеру — прилетают на ночь из предгорий. Прилёт зимой в горы на ночёвку характерен также для врановых, особенно для чёрных *Corvus corone* и серых *C. cornix* ворон.

Очень усложняют и без того сложную картину вертикальных перемещений птиц в горах различия в поведении отдельных особей одной и той же гнездовой популяции. Например, часть арчовых дубоносов в Заилийском Алатау спускается зимой до предгорий и даже до городских парков и скверов Алма-Аты, находящейся в 15-20 км от подножья гор, но какая-то часть их зимует и у самого верхнего предела лесного пояса (амплитуда высот от 800 до 2600 м). То же можно сказать о черногорлых завирушках, арчовых чечевицах *Carpodacus rhodochlamys*, московках *Parus ater*, джунгарских гаичках *Parus songarus*, желтоголовых корольках *Regulus regulus* и др. Далеко не все особи откочёвывают с мест гнездования также у белобрюхих *Cinclus cinclus* и бурых *C. pallasii* оляпок: в Заилийском Алатау меченые пары благополучно перезимовывали на своих гнездовых участках на высоте 2500 м. Цветное мечение показывает, что часть особей перечисленных видов проводит зиму у верхней границы леса (2500-2700 м), среди них отмечены как старые, так и молодые (в возрасте менее года) птицы; часть

же особей спускается вниз — скорее всего, не на весь зимний период, а только на несколько неблагоприятных дней. Последнее хорошо прослеживается у стенолазов, которые регулярно появляются в предгорьях Таласского Алатау после обильных снегопадов, а в ясные дни держатся по берегам горных рек в средней части гор.

Как видно, вертикальные перемещения птиц в горах чрезвычайно сложны и ждут своего изучения. Наиболее перспективный метод их исследования — стационарные круглогодичные наблюдения за индивидуально мечеными особями, проводимые параллельно на нескольких высотных уровнях одного ущелья.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2005, Том 14, Экспресс-выпуск **296**: 755*

Налёт белой совы *Nyctea scandiaca* в Эстонию зимой 1976/77 годов

Х.Г.Вероман

*Второе издание. Первая публикация в 1978**

В Эстонии белая сова *Nyctea scandiaca* встречается зимой почти ежегодно, однако число зарегистрированных случаев свидетельствует о выраженных налётах их, кроме известных лет (Кумари 1954), также зимой 1957/58, 1959/60, 1961/62, 1962/63 и 1963/64 годов.

Осенью 1976 г. первую сову (старого самца) отметили 16 октября на ст. Тоотси. 2 ноября белую сову наблюдали у дер. Каисма, 28 ноября около ст. Тоотси, а 5 декабря — близ Тарту. 19 января 1977 старого самца видели в заповеднике Матсалу, 25 и 28 января — одиночных самок, а 30 января — старого самца встретили около Виртсу. 5 февраля мёртвую сову нашли у дер. Аакре, 30 марта одиночка держалась близ пос. Равила.

Таким образом, пик налёта пришёлся на январь 1977, когда зарегистрировано 4 встречи. Если в XIX веке в некоторые годы белые совы встречались даже в августе (Кумари 1954), то теперь они появляются не раньше конца октября и в значительно меньшем числе.

* Вероман Х.Г. 1978. Налёт белой совы в Эстонию зимой 1976/77 г. // *2-я Всесоюз. конф. по миграциям птиц*. Алма-Ата, **2**: 27-28.