

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2004 № 263

СОДЕРЖАНИЕ

- 507-525 Адаптация кавказского тетерева *Lyrurus mlokosiewiczi* к жизни в высокогорье.
Р.Л. ПОТАПОВ
- 525-536 Периодизация постэмбрионального развития птиц. А.С. РОДИМЦЕВ
- 536-537 Случаи “усыновления” чужих птенцов у чёрной вороны *Corvus corone* на Южном Алтае.
Н.Н. БЕРЕЗОВИКОВ, И.С. ВОРОБЬЁВ
- 537-538 О попытке разорения бурундуком *Eutamias sibiricus* гнезда садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum*. Н.Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 538-539 О питании клестов-еловиков *Loxia curvirostra*.
И.И. ШУРУПОВ
-

Редактор и издатель А.В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных
Биологический факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XIII
Express-issue

2004 № 263

CONTENTS

- 507-525 Adaptation of the Caucasian Black Grouse *Lyrurus mlokosiewiczi* to life in the high mountains.
R. L. POTAPOV
- 525-536 Periodization of postembryonic development of birds.
A. S. RODIMTSEV
- 536-537 Carrion crows *Corvus corone* adopt neighbour's nestlings.
N. N. BEREZOVIKOV, I. S. VOROBJEV
- 537-538 Siberian chipping squirrel *Eutamias sibiricus* try to destroy Blyth's reed warbler *Acrocephalus dumetorum* nest. N. N. BEREZOVIKOV
- 538-539 On feeding habits of common crossbills *Loxia curvirostra*. I. I. SHURUPOV
-

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

Adaptation of the Caucasian Black Grouse *Lyrurus mlokosiewiczi* to life in the high mountains

R.L.Potapov

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
Universitetskaya nab. 1, St.-Petersburg, 199034, Russia

Received 12 April 2004

Introduction

This talk I presented at the 6th International Grouse Symposium in Udine, Italy, in 1993. Unfortunately, the manuscript of this talk was not ready in time and only abstract was published (Potapov 1995). Now, because of the courtesy of the Editor of the Russian Journal of Ornithology Dr. A. Bardin I received a good possibility to publish my manuscript in English in this journal. It is very important, because gives me the opportunity to publish not only manuscript and to add some new data about this species, but many other information edited before, in my monograph "Family Tetraonidae, Galliformes" (Potapov 1985) in Russian. This obstacle is forcing for some western ornithologists, who don't familiar with Russian language and think that it is enough reason to ignore Russian scientific sources, to reopen many details, that not only described in this monograph, but illustrated by pictures and graphics. Some of these ornithologists, who begin to visit many parts of the former USSR for ornithological research or bird watching, because of the same problems with Russian, re-opened a lot of usual things, that described in Russian ornithological literature many times ago, over and over again, as a new data. Because of this, birdwatchers from abroad made a rough mistakes sometimes and published wrong information of such kind in scientific journals.

It is hard for me to forget, for example, how in the same symposium one of the birdwatchers (J.Pfeffer) tried to prove that he watched (and local hunters even collected for him) the ptarmigans *Lagopus mutus* in the Zerafshan Ridge in Northern Tadzhikistan in 1993, at the distance more than 1600 km from the nearest habitats of this species. This region is not a white patch in ornithological map of the former USSR in any case. The birds of this mountains were studied carefully: by not less than 50 professional ornithologists (including myself) during last 160 years! Because of my appearance in dispute and convincing arguments that it is at least the rough error, the abstract of this talk was not included to the proceedings of Symposium, but this talk was published late in "Alauda" (Pfeffer 1997). And this wrong data is cited now as an established fact by some authors (Storch 2000).

The Caucasian Black Grouse *Lyrurus mlokosiewiczi* is an unique species among all Old World Tetraonidae birds because of its living space, occupying only high mountains above the timber line (analogous in the New World is White-Tailed Ptarmigan *Lagopus leucurus*). There is a similarity of the Caucasian

Black Grouse with some southern populations of the Black Grouse *Lyrurus tetrix* in this respect: the later inhabits only the upper parts of the forest belt close to the timber line and adjacent part of the subalpine zone of the mountains (Strautman 1954; Pauli 1974; Zettel 1974; Couturier 1980)). Moreover, this similarity shows the possible way of the origin of the Caucasian species of the genus *Lyrurus* (Potapov 1978).

Both species of this genus are similar in many features: the black general coloration with white patches of the males and its specific lire-shaped elongated tails, palearctic distribution, preference of the marginal habitats between woods and opens, the birch catkins as a main winter food, the same social structure of the leck and some others. In the base of this general features some special adaptations to life in high mountains were developed in Caucasian Black Grouse during its evolution.

Locomotion

The life of any bird species in the high mountains demands the corresponding adaptations to its specific conditions and first of all to locomotion in the vertically structured landscape. This concerns both to the flight modes and to the walk ones. The last is especially important for the Galliform birds, that spend most of its time in the ground and must be adapted well to the pedestrian movements. It was shown (Potapov 1978, 1982) that the length of the legs of the Caucasian Black Grouse is the largest among all Tetraonid species and close to the same in some mountain Phasianidae species like Snowcocks *Tetraogallus* sp. (Table 1, Fig. 1).

Table 1. Comparative length of the hind limb in Black Grouses and Snowcocks (males)
in millimetres and % from the "Truncus"
(From: Potapov 1978, 1982)

Species	The length of the hind limb bones						Total length of the hind limb	
	Femur		Tibiotarsus		Tarsometatarsus			
	Mm	%	Mm	%	Mm	%	Mm	%
<i>Lyrurus tetrix</i>	82.0	56.5	96.0	71.6	49.5	36.9	219.0	151.0
<i>Lyrurus mloikosiewiczi</i>	74.0	66.0	97.0	86.6	51.8	46.2	222.0	198.2
<i>Tetraogallus himalayensis</i>	107.7	73.2	145.8	98.0	76.6	52.1	330.1	223.3

* — "Main body size" — the length of the vertebra column from the front border of the 15-th neck's vertebra to the opening of the spinal cord's channel at the back part of the pelvis' surface.

The species from the last genera are more important to our comparison than other representatives of the Phasianidae family, because of its mode of walking. The snowcocks walk mainly up to the slope: if they need go downward, they use the flight. Caucasian Black Grouse have the same mode of the daily moving activity — upward on foot and down one by flight. The great length of foots is an adaptation to walk in the steep slopes with the numerous mounds and stones among the thick and tall grass and bush vegetation (Potapov 1978).

The wing of Caucasian Black Grouse differs from that of the Black Grouse. It is shorter, wider and has a more rounded top (Fig. 2, Table 2), especially in

Table 2. Dimensions of the wings in species of the genus *Lyrurus* (mm)

Species, subspecies	Sex	N	Wing length	The longest primary		The length of the 2d secondary		Wing width, % of its length	The length of primaries, % of the longest one	4th
				Abs.	% of tr.	Abs.	% of tr.			
<i>Lyrurus tetrix</i>	Males	6	285	210	144.8	135	93.1	64.9	69.0	91.1
	Females	7	235	—	—	—	—	63.4	74.4	93.7
<i>Lyrurus mlokosiewiczi</i>	Males	2	211	152	135.4	130	116.5	76.0	65.0	86.7
	Females	7	197	—	—	—	—	71.0	71.9	92.1

Note: the wing width was measured on the folded wing from manus bend to the apex of the 2d secondary.

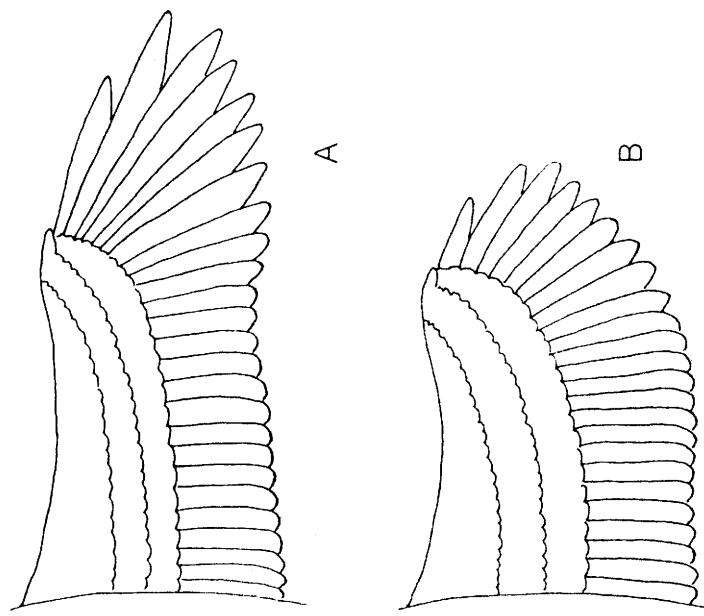


Fig. 1. Comparative size of the bones of the hind limb
(in the % from main body size).
A — *Lyrurus tetrix*; B — *Lyrurus mlokosiewiczi*.

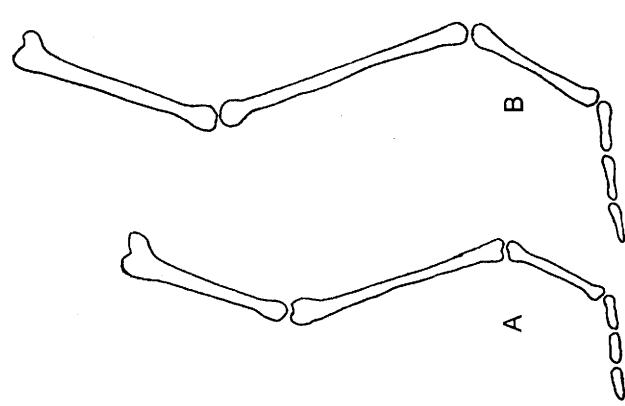


Fig. 2. Comparative size and shape of the male's wing
(in the % from main body size).
A — *Lyrurus tetrix*; B — *Lyrurus mlokosiewiczi*.

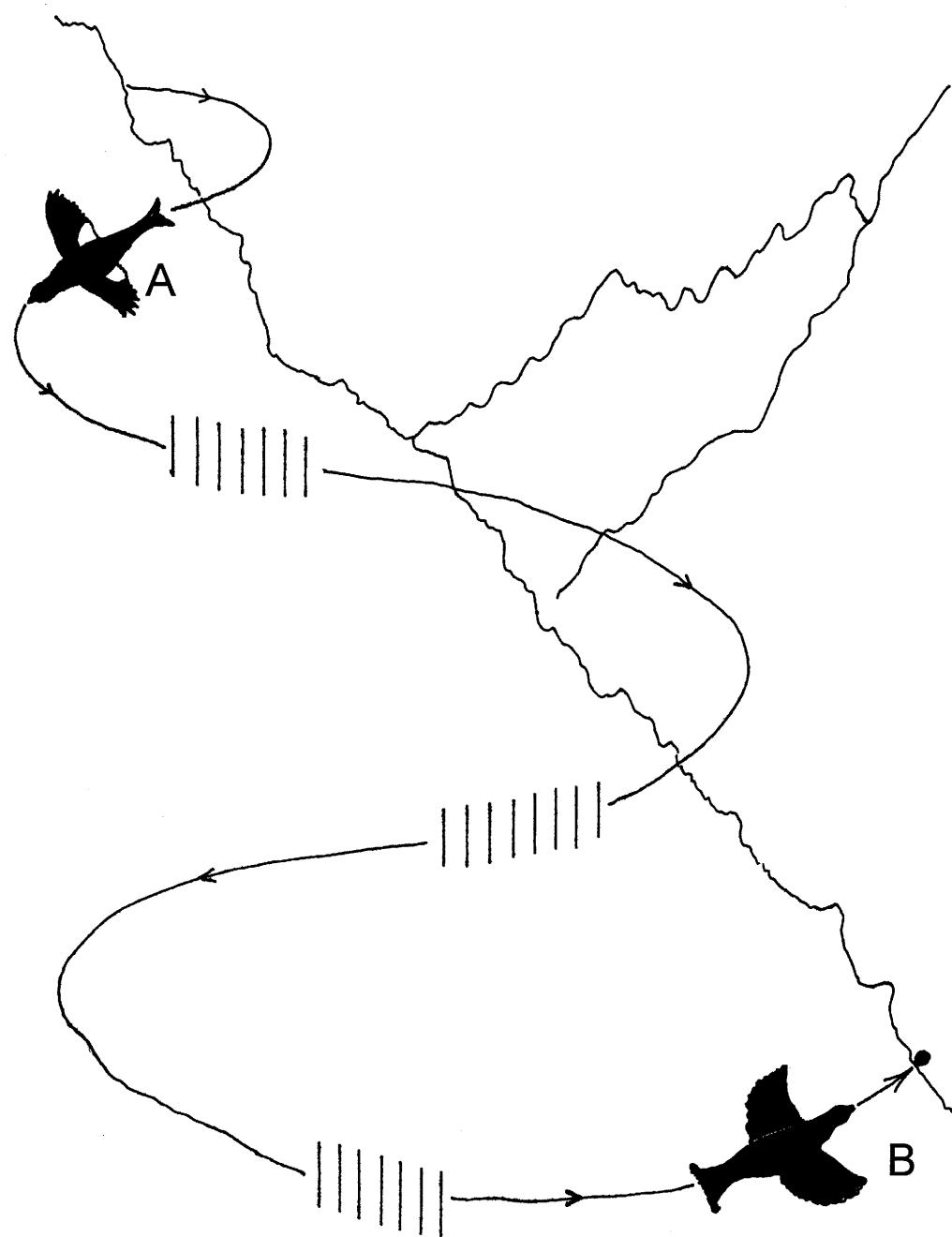


Fig. 3. Plan of the Caucasian Black Grouse male's gliding flight.
Solid lines — the gliding phases of the flight; vertical short lines — the wing beats;
A — ventral view; B — dorsal view; black spot — place of landing.

the males. The width of the male's wing is greater because of the secondaries, the comparative length of which to the wing's length is significantly greater than in Black Grouse's ones (Table 2). These wings are adapted to the specific way of the male's flight. Males spend most of the time on the ground, and move mainly by foot, usually up slopes. When they need to move short distance to a place of feeding or resting, they use the normal horizontal flight, as do other tetraonid birds. Only if they need to move a long distance (to avoid the danger, to reach the place of the lek etc.) they use their specific downward flight, the main part of which is gliding (Potapov 1978).

This male's flight, described previously only in 1977 (Potapov, Pavlova 1977) and with a full description later (Potapov 1978, 1983, 1985), is unique among the representatives of the family Tetraonidae, but usual for many birds that dwell in high mountains. In this flight the birds use the force of gravity very effectively, and spend sufficiently less energy than in usual transporting flight, that was shown by me later (Potapov 2002).

The trajectory of this flight looks like a spiral descending parallel to a mountain slope approximately 100 m above it. The gliding phases of this flight occupy 75% of the flight time and are interrupted regularly, after every three to four seconds, by five to eight wing strokes (Fig. 3). It appears that the speed of the flight decreases during these strokes and direction of the flight becomes more horizontal. Moreover, this flight, so unusual for the tetraonid birds, is accompanied by a specific whistling sound, produced by the primaries of the spreading wings during the gliding phase. (It is wonderful that this prominent feature of this flight, was mentioned for the first time only in 1942 (Laister, Sosnin 1942): the authors described the flight of the males after the end of the autumn moult and mentioned that this sound was absent in moulted birds.)

This prolonged sound regularly interrupted by several (five to eight) short whistles at the moments of the wing strokes. These are the same short whistling sounds produced by male's wings during flutter jumps in the courtship displays (it will be discussed later). The sounds of this flight were recorded later by German ornithologists in Teberda State Reserve in 1989 (Bergmann *et al.* 1991).

The structure of the wing primaries shows that all these sounds are produced by outer primaries, especially the outermost one (№ 10, Fig. 4). This feather in Caucasian Black Grouse male is shorter and narrower than in Black Grouse male, and has no broadening at its base, which is so usual for galliform birds. It is interesting to note, that it is an evidence about the absence of this whistling sound during the male's flight at the time of the intensive moult (Laister, Sosnin 1942). I am sure that this absence of the whistling sound occurs at the time when the outer primaries are changed during the moult.

Another important feature of these primaries is the strong wear of the inner web's margin, especially in the five outer primaries, mentioned by myself for the first time after careful investigation of the collection specimens in Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences (Fig. 5; Potapov 1978, Fig. II, photo

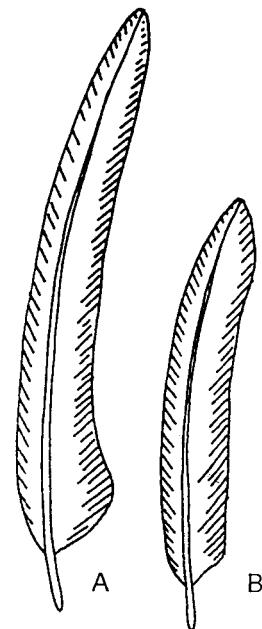


Fig. 4. The shape of the 10th primary of *Lyrurus tetrix* (A) and *L. mlokosiewiczi* (B).
From: Potapov 1978.

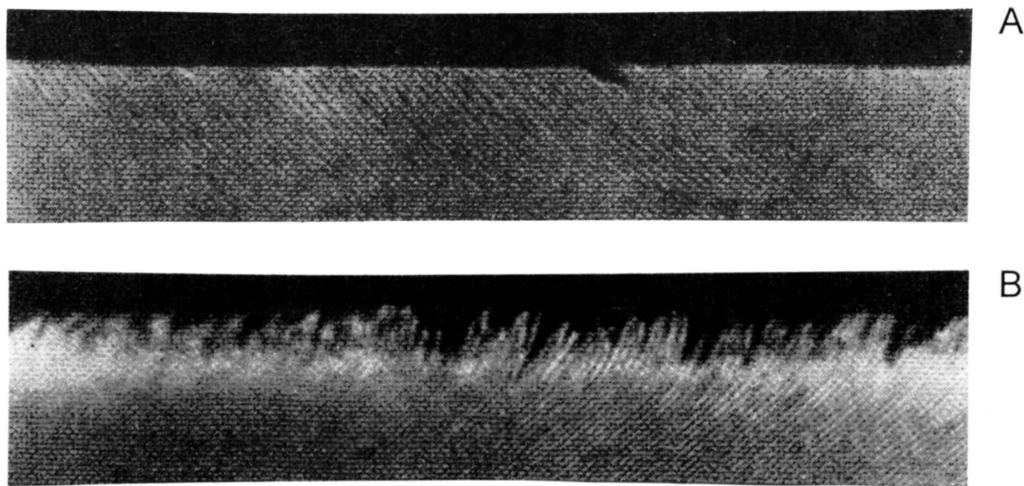


Fig. 5. The outer edge of the male's 10th primary in the spring.

A — *Lyrurus tetrix*, B — *L. mlokosiewiczi* (from: Potapov 1978, fig. II, photo-supplement).

supplement). First of all, this wear is a result of strong air pressure to the feathers during the gliding flight. The wing of one year old males is not different from the adult's one, but the primaries in the female's wing do not any sign of wear. The flight of the female is of the same type as in the Black grouse *Lyrurus tetrix* (males and females), i.e. it is usual bearing (horizontal) flight in which a series of flaps alternate with short gliding on spread wings. Females of the Caucasian Black Grouse use flight rarely, only flying short distances. Unlike males, they have never been observed in downward flight. This kind of sexual dimorphism in flight is only one observed among the Tetraonidae species (but may be exists in Siberian Spruce Grouse *Falcipennis falcipennis*).

In general, the flying ability of the Caucasian Black Grouse male is very impressive, especially if somebody observes the bird descending to the slope, as it seems, from heaven, resembling more a falcon than a grouse. This flying ability permits the subadult and adult males to fulfill the long distance flights to reach new favourable spots that was occupied by other populations. In the case of subadult males this process is usual dispersion, but in the case of adults we see another processes in the populations life. To study these adult dispersions, special radio-tracking technology needs to be used. The movements of the males help understand why this species is monotypic, despite the fact that the species populates entirely different areas with different natural conditions. This is especially important in the case of the populations of the Great and Minor Caucasus mountains, which are largely separated. The males accomplish a genetic exchange between the different populations can do this because of its' high flying ability (Potapov 1985).

By the way, all species of Snowcocks *Tetraogallus* sp., both males and females, that possess extremely specialized downward gliding flight, have lost the ability to fly horizontally (Potapov 1966, 1992), have normal margins of the outer primaries' inner webs, without traces of any wear. Only the upper parts of the inner webs of inner primaries №№ 5-8 have worn out margins. The pressure on the snowcock's wing is much more than on the Caucasian Black Grouse's wing. The body mass alone gives a pressure of 1.7-2.3 g/sm² on the open wing (Potapov 1992) and is significantly higher during the gliding flight at a speed of about

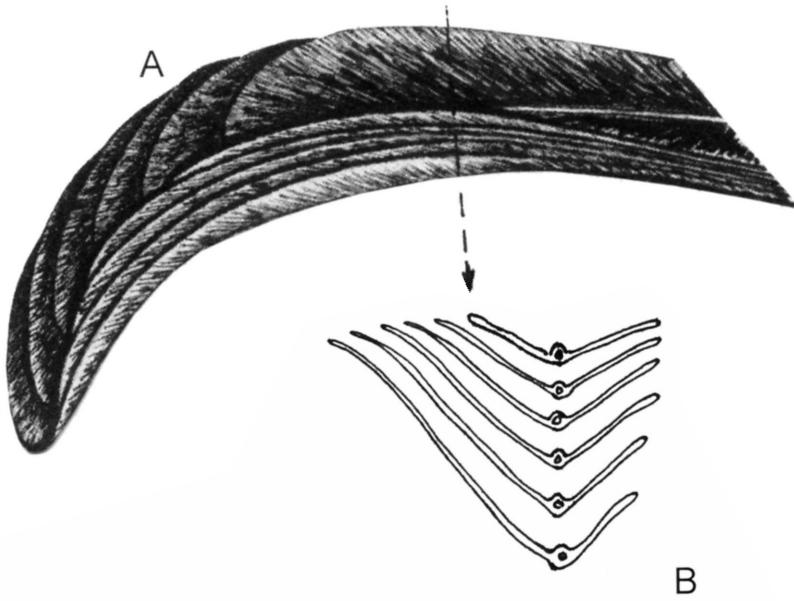


Fig. 6. The shape of the outer retrices of the *Lyrurus mlokosiewiczi* adult male.
A — general view; B — cross-section close to the end of the tail.



Fig. 7. The position of the adult male's retrices and alula at the moment of the steep turn in the upper point of the flutter jump (from: Potapov 1978, 1985).

90 km/h. It means that the snowcock's wing is more adapted to the gliding flight than the wing of the Caucasian Black Grouse, which is multifunctional and adapted to the different types of flight.

The tail of the adult males of Caucasian Black Grouse is similar with Black cock's one in shape (lire-form with elongate outer retrices) but differs in many details. First of all the tail of Caucasian species is more long (relatively to the "truncus" 198.2%, instead of 151% in *L. tetrix*) and the length difference between central (shortest) and outer (longest) retrices is twice less (Potapov 1985). But the main difference between this two species is in the shape of the elongated outer retrices. In *L. tetrix* the outer feathers are widen to the top and the top is curved outside: both webs, inner and outer are situated in the same flatness (Fig. 6, a). In *L. mlokosiewiczi* the inner and outer webs situated under the angle near 90° and the feather remember the gutter. The outer elongated feathers in male's normal state are put in one another so that every half of the elongated tail looks like a gutter and fulfill the functions of the gutter (Fig. 6, b). The functional significance of this shape is obvious. Main habitats of the adult males from spring till autumn are the alpine and subalpine meadows with tall grasses. During the rainy weather (that is usual in these altitudes) the grass became wet. The males keep its tails parallel to the ground during feeding and walking and the tail feathers may become wet quickly, but its gutter's shape help to remove the water.

Another function of the long tail is to be the mark during courtship displays. The location of one or another male in the leck is possible sometimes only due to the raised long tail that is visible among the tall grass. The role of the long male's tail to manoeuvre ability of the flight is doubtful: during the sharp turns the long soft tail feathers curves easily because of the pressure of the air (Fig. 7).

The leck and courtship display

The mating system in Caucasian Black Grouse is the same as in Black Grouse. During the mating season (from middle April up to middle May) the males gather together in special traditional places — lecks, where every male have its individual territory that it defends from the neighbours and where it performs nuptial rituals. These gatherings are visited by females and every hen select the partner for mating that take place in the selected male's territory.

This general picture, very similar with that of the Black Grouse's mating system, differs nevertheless in many important details. First of all, the leck of Caucasian Black Grouse is mute. All males fulfill its rituals in silence, without any vocalization. Only during the confrontations and very rare, the males can utter the low guttural grumbling that can be hear at the distance not more than several meters (Averin 1938). It is interesting to note, that such grumbling is very similar with that utters the Capercaillie × Black Grouse bastard in the same situation (Potapov 1978). This absence of vocalization I explained by the specific high mountain conditions: the great distances between steep slopes above the timber line, constant strong winds make the vocal signals less effective than visible ones. The lecks of this Black grouse are situated (as a rule) in the open steep slopes above the trees-bushes vegetation and the black males are distinctly visible in the light-yellow old grass' background at the long distances (Potapov 1978). The reduction of the syrinx in males of the Caucasian Black Grouse (Fig. 8) is the evidence of the long term evolution of this species in the high mountain conditions.

The main element in the male's courtship display of this species is the flutter jump, described in details only recently (Fig. 9, Potapov, Pavlova 1977) and re-

peated with some additional details later (Vitovich 1986). It fulfills, as a rule, in the steep slope and from the specific start posture. The bird is sitting with its back toward the slope, with slightly elevated and protruding breast. Before the start male stands up in vertical position and jump up with 4-5 strong wing beats (the same number of wing beats mentioned Vitovich 1986, but sonogram of this flutter jump shows 7-8 ones — Bergmann *et al.* 1991). The bird makes 180° turn to the left or right sides in the upper point of this flatter jump, which is no more than 2 m high and lands passively, with the half-folded wings and with the head towards the slope (Fig. 10). Sometimes this flutter jump performs without the turn (in flat surface — Vitovich 1986). Such performances repeat again and again and its frequencies reflect the level of the sexual excitation (Averin 1938). The main significance of this flatter jump is to attract female's attention by the specific whistling sounds, produced by outer primaries during the flaps and audible to the distance up to 150 m, and by demonstration of white parts of the lower surface of the wings (Potapov, Pavlova 1977). Because of the turn during this flight these contrast white patches of this black-colored bird are clearly visible for all surrounding males and females in both sides and below from the lecking male, even in the darkness of the early daybreak (Fig. 10). The second functional significance of the turn during flutter-jump is to land by the suitable way in the opposite direction from the start, with the head directed to the slope.

Sometimes the male fulfill the flutter jump without turn, that was happen when the performance take place in more or less flat surface (Vitovich 1986). In all other tetraonid species the flatter jump with turn have only *Falcipennis falcipennis*, but significance of it in this case is unclear. May be, it was made because of the little size of the clearings among the thick forest, where the males of this species perform its nuptial displays in solitude. I watched the male of this species which fulfilled this flutter jump without the turn (Potapov 1969). In any way we may to point that the leck of Caucasian Black Grouse, during it's culminating phase in the deep twilight, when the mating is took place, is hardly detected as to the conspecific birds as to raptors. And because of such circumstances it is easy to evaluate the significance of stability of the leck grounds. All explorers who studied the breeding process of this species stated that they didn't know any case when these birds changed the place of the leck ground (Averin 1939; Vitovich 1986). In any case no of them never fixed the appearance of the new leck ground, but only the disappearance of some of them because of the constant decrease of bird's populations. In comparison with this species, males of *L. tetrix* have no problems with the advertising females after the change of the place of leck ground and even when the male performs its displays alone: the loud nuptial song audible at distances more than 1 km easily attract females if they present in surroundings. There is a good analogue of such stability of leck

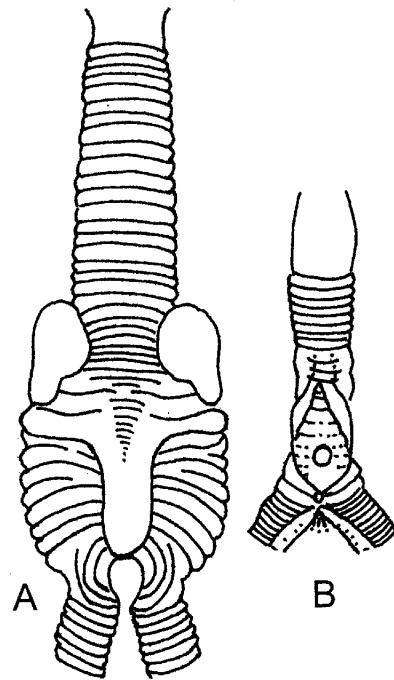


Fig. 8. Syrinx of the *Lyrurus tetrix* (A) and *Lyrurus mlokosiewiczi* (B).

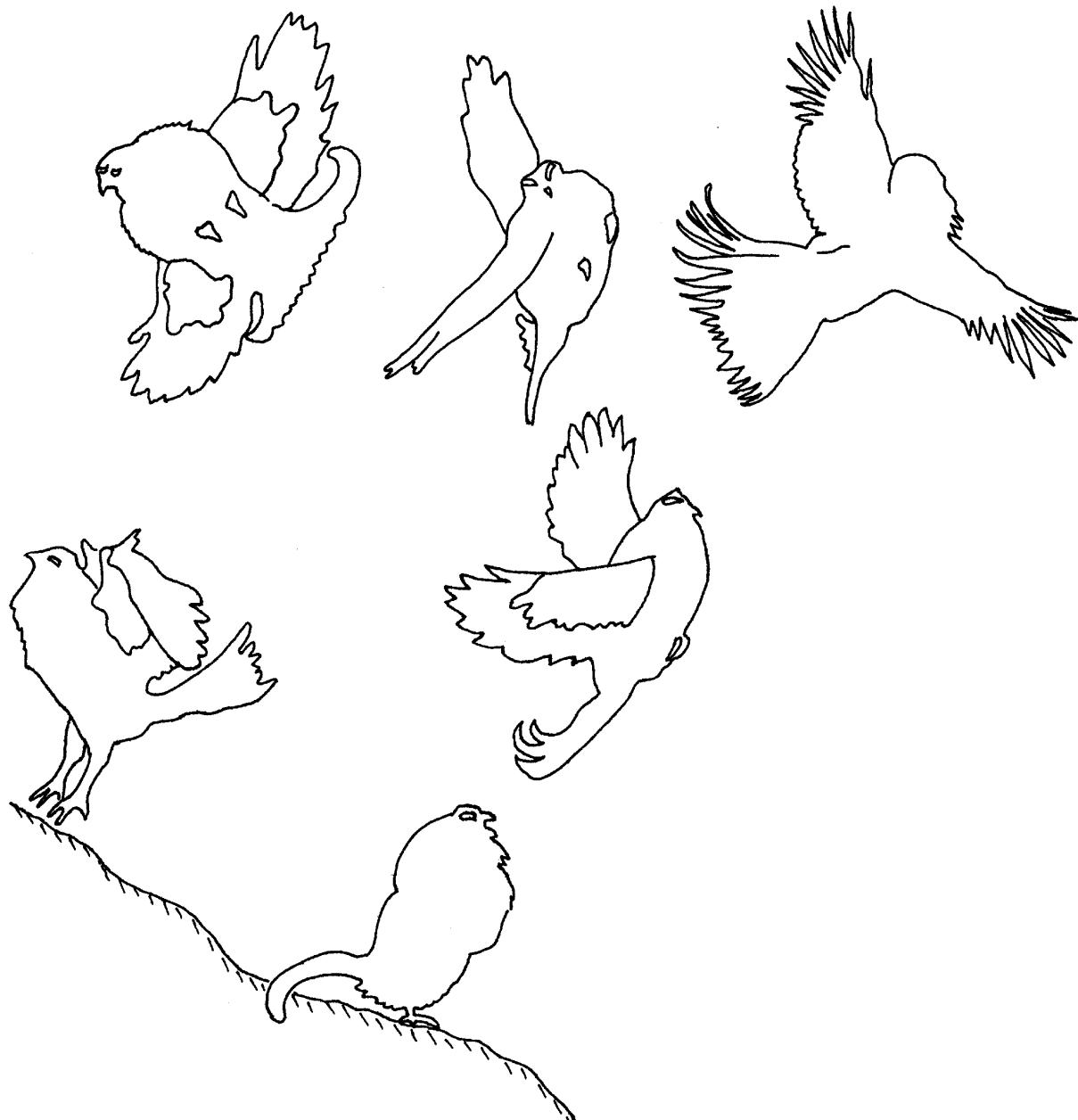


Fig. 9. The first plan of the flutter jump of the *Lyrurus mlokosiewiczi* published in literature (Potapov, Pavlova 1977). All drawings are made from photos. The position of the male in the upper point — from: Potapov 1978.

grounds in the case with the Capercaillie *Tetrao urogallus* and because of the same reasons. But in the last case this stability expresses in less degree (many cases of the appearance of new leck grounds are known), mainly because of the constant processes of successions in forest communities.

The lecks of the Caucasian Black Grouse are hard to find only in the twilight hours, when the mating (the main event of the leck process) occurs. In the daylight the leck ground and the males are clearly visible. At this time, the leck is exploited by raptors, mainly by birds of prey. For example, the Golden Eagle *Aquila chrysaetos* in the North Caucasus hunts for males in lecks regularly, but males usually avoid its attacks hiding in the nearest shelter (bush or rock) or by jumping up when the eagle approaches. The eagle's attack is usually unsuccessful because of this (Vitovich 1986). This interesting behavior of males means they have good experience in such situations.

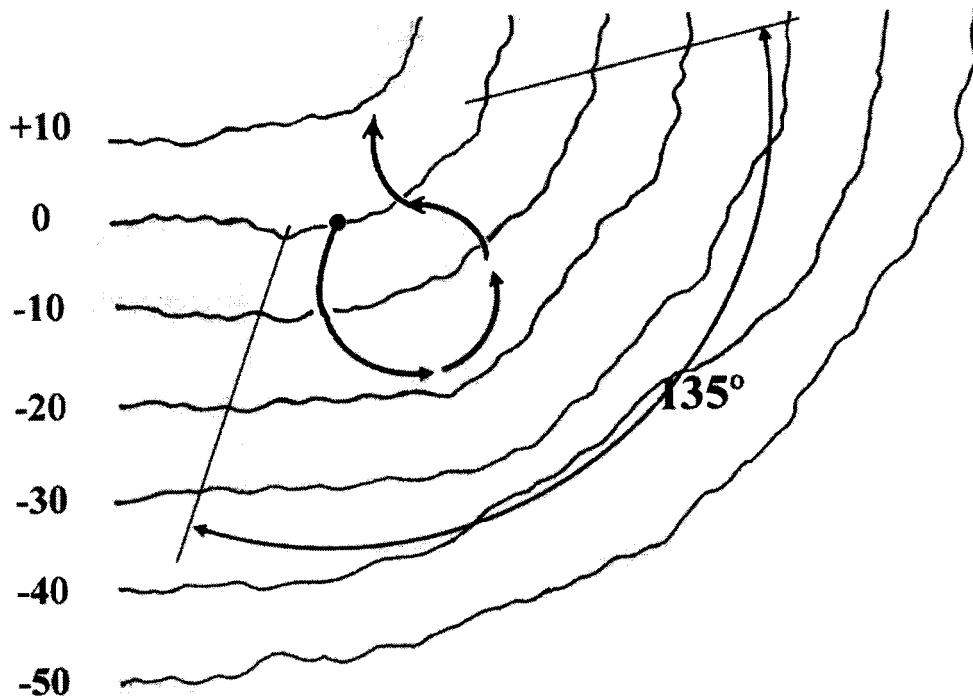


Fig. 10. Plan of the male's flutter jump with turn on the steep slope.

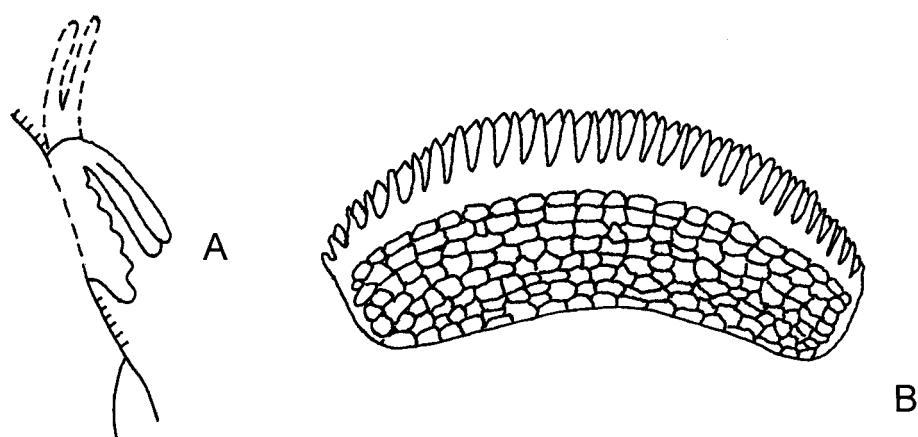


Fig. 11. The eyebrow of the male *Lyrurus mlokosiewiczi* in the breeding period.

A — cross-section of the eyebrow with the erected and fallen crest; B — side view with the up-standing crest (from: Potapov 1978, 1982).

A significant morphological character of the males of the Caucasian Black Grouse is the female-like coloration of one-year old males. It is necessary to emphasize that it is the only species in the family Tetraonidae that has a distinct difference between the one-year old male coloration (mainly gray-brown, similar with that of the females), and the older generations' one (entirely black). The coloration of the one-year old male of the Black Grouse *L. tetrix*, for example, is nearly the same as in older ones except for some minor details. The young males of both species participate actively in nuptial performances in the leck grounds, with the same subdominant status, in the same positions on the margins of the leck ground, and with the same negative results in their attempts to mate.

The sharp difference between the first and subsequent coloration of adult males in *L. mlokosiewiczi* is always present and is undoubtedly maintained by natural selection. Sometimes one-year-old individuals with single black feathers

are found in the collections (Potapov 1985, Fig. 151, 2). We think that this trait could have been more expressed if it was not suppressed by natural selection, which supports the gray female-like coloration over the black feathered coloration. At the moment it is difficult to explain this, because information on the ecology of the Caucasian Black Grouse, and especially about its winter life, is insufficient. It is interesting to note, that in this species females spend the winter in the upper part of the forest belt in flocks, together with one-year-old males. They all have the gray coloration and even experienced ornithologist have problems in distinguishing young males from females in the same flock from a distance. At the same time the old males with their full black color spend the winter in separate flocks mainly above the timberline (Vitovich 1986). In *L. tetrix* and both species of *Tetrao* the young males spend the winter together with old males, not with the females, or in the mixed flocks. It is possible, that the gray coloration of one-year-old males of *L. mlokosiewiczi* is somehow connected with the fact that they spend their first winter together with females. Another possible explanation is that the gray cryptic coloration of the young males helps them to escape raptor's attacks in the lecks because the young males do not yet have the experience to avoid the attacks. I thinks that in any way this specific character of the Caucasian Black Grouse is connected with the specific natural conditions in highlands, where the cryptic coloration of one-year-old non-experienced males give them more chance to survive.

Another specific morphological character of the Caucasian Black Grouse male, which is closely connected with courtship displays, is the structure of the specific "eyebrows" (Fig. 11). In all the species of the family Tetraonidae the males have the eyebrows — naked stripes of skin above the eyes, covered by a complicated mosaic of knobs and protuberances, rich of blood vessels. Because of this the color of the "eyebrows" is usually red. Through the whole year, the "eyebrows" are moderate in size and are partly covered by feathers. During the breeding time they grow significantly and become bright red, due to the expansion of the blood vessels. The females have these "eyebrows" too, but much smaller and non active during the mating season. The "eyebrows" in Tetraonidae species are of 2 types: The first is flat, covered by low knobs and with the high crest along the upper margin of the "eyebrow". In calm condition the crest is hanging down and covering the "eyebrow". The "eyebrows" of the second type are convex, with high knobs, tubercles and protuberances. The second type is found in species of the genera *Bonasa*, *Falcipennis*, *Tetrao*, *Dendragapus*, the first — in genera *Lagopus*, *Tympanuchus*, *Centrocercus* (Potapov 1985). The genus *Lyrrurus* is unique in this respect: one of the two species of this genus, *L. tetrix* has the "eyebrow" of the second type, while another species, *L. mlokosiewiczi* — of the first type (Potapov 1978, Fig. 4; 1985, Fig. 28). The first type seems to be more adaptive from the bioenergetic point of view. During no-breeding seasons, especially in winters, this naked eyebrow decreases in size and in addition, folds in two (the marginal crest lays over flat surface of the eyebrow). In this position it is covered by the nearest feathers practically completely, as in ptarmigans, hidden from frozen air and preventing the heat losses.

This structure of the eyebrows of the Caucasian Black Grouse which is similar to the Ptarmigan's one, may be considered as a plesiomorphic character and an

evidence of a close relationship of the ancestors of genera *Lyrurus* and *Lagopus* (Potapov 1978). It is possible that *L. mlokosiewiczi* maintained the ancestor's type of eyebrow because of the more severe climate in the subalpine and alpine belts of the high mountains than in the plains, especially during the cold epochs of the Pleistocene.

The origin of the Caucasian Black Grouse and its range

In order to understand the origin of this grouse and its range, we have to answer two questions: who was the ancestor of this species and how had it evolved to its modern state. It is easier to answer the second question, as it is simpler and is based mainly on comparisons and logic.

First of all, the origin of the Caucasian Black Grouse from an ancestor common to it and the Black Grouse is obvious to all taxonomists, because both species are similar morphologically and occupy similar habitats. Modern Black Grouses live in semi-exposed habitats along the southern borders of the Palaearctic forest zone, and in the plain forest-steppe zone. In high mountains, both species prefer the same border zone between open and closed habitats along the timberline. In some places like Carpathians or Altai mountains, plain and mountain populations of Black Grouse are completely separated by the well developed forest belt. In the southernmost parts of the range, Black Grouse dwells only in mountains along the timberline (Alps, Balkan Mts.), because the climatic conditions below the forest belt are unsuitable for tetraonid birds in general (e.g., in southern Balkans) and because of anthropogenic extermination (e.g., in the northern surroundings of the Alps). It is noteworthy that in northern Caucasus, plain populations of *L. tetrix* were separated from high mountain populations of *L. mlokosiewiczi* by a distance of 120-150 km no less than 100 years ago. This space is currently occupied by a thick and rich mountain forest, unsuitable for both species (*L. tetrix* and *L. mlokosiewiczi*); in this case the forest separated two species (Menzbier 1902; Potapov 1985).

At present, no paleontological data about the ancestor of the Caucasian Black Grouse is available. However, we have a reason to believe, that its ancestor was a mountain bird. If so, it could reach the Caucasus only from the Balkan Mts., via the mountain ridges of Anatolia. The distance between the nearest populations of Caucasian Black Grouse and the mountain populations of the Black Grouse in the Balkans (Greece) is now about 1 500 km. There are many mountain ridges that form a virtually uninterrupted chain between Balkans and Caucasus. At present, however, environmental conditions in this area are unsuitable for the Caucasian Black Grouse, mainly owing to the dry climate and consequently, the absence of the forest belt and *Rhododendron* and *Juniperus* bushes in the sub-alpine zone. During the cold epoch of Pleistocene, the natural conditions in this region were probably quite different. It is well known that the great climatic changes during the Pleistocene strongly influenced vegetation in the southern mountains of the Palaearctic. In these mountains, forests appeared and disappeared, and their size fluctuated. Sometimes, the forest belt only moved up or down the slope, changing its altitude above sea level. The Pleistocene populations of ancient Black Grouse in mountains and plains parted at times, and joined again, in accordance with the appearance and the disappearance of the forest belt. One

can assume that during one of the cold epochs the ancestral Caucasian Black Grouse population that dwelled around the timberline in the mountains of the Balkan Peninsula got a possibility to expand eastwards along the mountain ridges of the Lesser Asian peninsula, up to the Caucasian Mts. It is the only possible scenario if the hypothesis on the origin of the Caucasian Black Grouse from the mountain ancestor is accepted. This could happen long before the middle Pleistocene, because the earliest fossil remains of this species from Caucasian caves are dated by 350 KA, i.e. by the beginning of the Rissian glaciation (Potapov 1985), oxygen isotope stage 10. No data about the paleo-environment situation during the Pleistocene in the mountains of the Northern Turkey is yet available, but pollen analyses show that even 10 000 years ago the upper birch-forest belt was well-developed in the mountain forests in the north-west Turkey (Keroglu-Dag) (Zeist, Bottema 1991). This habitat, which is so important for the Caucasian Black grouse, is now absent there. We have all the reasons to assume that such a habitat did exist in most of the northern Anatolian Mts. during the cold epochs of the Pleistocene, starting from the first one (Gunz).

Later, the natural conditions in the Balkan Mts., that were suitable for the Caucasian Black Grouses' ancestors, disappeared during one of the warm periods of the interglacial times. The ancestors disappeared too. This is not surprising, if you take into account the relatively low altitude of these mountains. As a result, the Caucasian Black Grouse survived till the present time only in the large area of high mountains — in the Caucasus Mts. and the adjacent mountain ridges.

The arrival of the ancestral form of the Caucasian Black Grouse to the Caucasus from the northern plains is less likely than the previous scenario. In this case, we must accept the origin of this species as from the lowland ancestral population. The ancestors of this species must have reached the Caucasus through the open steppe lowlands at the time no later than the Mindel-Riss interglacial period. There is one problem — there is no data about the animal life and vegetation in this area during the first half of the Pleistocene period. It is only known that in the interglacial periods, large scale transgressions took place and the water covered the territory between the Black and Caspian seas north from Caucasian Mts. Such transgressions interrupted any connections between the faunas of the European steppe zone and the Caucasian Mts. In any case it is hard to believe that a lowland species could have evolved to the highly specialized Caucasian Black Grouse during the comparatively short duration of the time from the Gunz glacial epoch till the beginning of the Rissian glaciation (nearly 500 thousand years). Nevertheless, we cannot completely deny the possibility of such events despite the full absence of the Tetraonid fossil remains in the vast territories of plains in southern parts of Ukraine and Russia up to the Wurmian time. It is very curious that only during, but not before, the Wurm glaciation the Black Grouse and the Ptarmigan *Lagopus mutus* reached the mountains in Crimea. Judging from the size of the fossil bones, these mountains were inhabited by *Lyrurus tetrix*, which was smaller in body size than the recent populations (Potapov 1985). This species may have reached the Crimea Mts. during one of the interglacial periods during the Wurm glaciation, when the arboreal vegetation appeared in the modern steppe zone, especially along river valleys. It may have happened, for example, during the Mikulinsk's interglaciation 170-150 thousand years ago, meaning a long time after the appearance of the Caucasian Black Grouse in the Caucasus.

The Black Grouse reached up to the foothills of the Caucasian Mts. during the wet periods of the Holocene, perhaps during the humid Atlantic period (about 5-6 thousands years ago), when there was arboreal vegetation along the river valleys. During this invasion the Black Grouse reached not only the northern shore of the Black Sea, but even the northern margins of the large forests, that covered the northern foothills of the Caucasian Mts. They could not however spread out further into the mountains (see before).

On contrary to the southern steppe zone in Ukraine and Russia, in the mountains and foothills of the Balkan Peninsula there are a lot of finds of fossil tetraonid birds as far as the Pliocene period (Janossy 1974, 1975; Bochensky 1991; Boev 1999, 2002). There are several finds of ancient forms here that have some specific features of the genus *Lyrurus*. One of them was described as fossil species *Lyrurus partium* (Kretzoi, 1962), that existed for the first half of the Pleistocene and was distributed from France to Ukraine. An assumption was made that this species was the direct ancestor of *L. tetrix*, which appeared after the disappearance of the *L. partium* (Janossy 1975). Now, new data has been obtained that opposes this opinion: it seems that both species overlapped in time and, moreover, were found in the same place, in the same time (Boev 2002). This means that both species originated from one ancestor. We can assume that this ancestor for both species was also the ancestor for the Caucasian Black Grouse. Many fossil remains of the Black Grouses that were found in southern Europe, including the Balkans, were described as *L. cf. tetrix*, *L. aff. partium*, and *L. cf. partium*. Some bones had a transitional features between the genera *Lyrurus* and *Lagopus*, and between *Lyrurus* and *Tetrao*. Possibly, this is the evidence indicating at the common ancestors of the recent genera mentioned above, before they were separated completely and evolved into different genera. The general picture of initial differentiation of the grouse is still unclear, especially considering that most of the paleornithologists believe that the Black Grouse and the Capercaillies belong to the same genus, the genus *Tetrao* (Boev 2002; Bochensky 1991, etc.). The authors that cannot find the differences between the modern genera that differ so clearly (for example, the genera *Tetrao* and *Lyrurus*), have even more difficulties distinguishing fossil remains of these genera. Still, there is a very good possibility finding the remains of the Caucasian Black Grouse's ancestor in the Balkan mountain area in the later Pliocene – early Pleistocene lawyers , i.e. at the time when the global cooling began. In accordance with this, the adaptive radiation of the tetraonid's ancestors, started earlier in the North-East of Eurasia (in the so named Beringia — Potapov 1968, 1970) was accelerated significantly.

The *L. mlokosiewiczi*, when compared with *L. tetrix*, has some specific features, shown as a deep adaptation to highland natural conditions, as the preservation of some ancestral peculiarities. This is an usual situation in the process of the mosaic evolution under constant natural conditions. The highland's natural conditions forced Caucasian Black Grouse to develop useful changes in the body's proportions, wing shape, color of old and one-year-old males, the form of the tail feathers, etc. In the same time, the stability of the mountain environments (most important the climate) was favorable for the preservation of many ancestral features in the morphology, ecology and behavior of the Caucasian Black Grouse. The approximate stability of the climate in the high mountains is conditioned by

the effect of the height above sea level. Every vegetation belt in the mountains can conserve its climatic optimum by the change of the height above the sea level — it can move lower during the cold epochs and higher during the warm ones (Potapov 1978). This rule is clearly right for all high mountain dwellers, plants and animals alike. The richness of the endemic species, both of plants and animals, is a well known peculiarity of the high mountain systems like the Himalayas or the South American Andes.

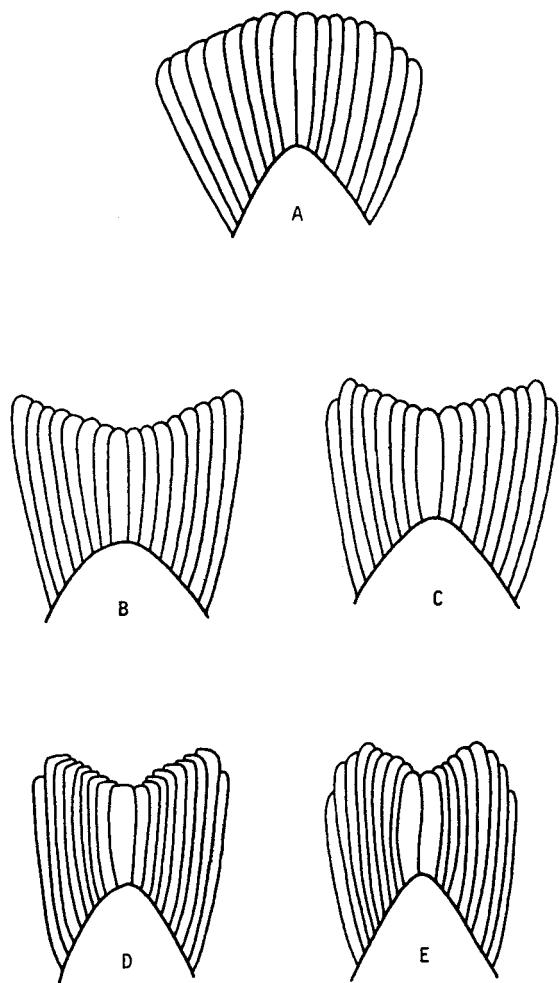


Fig. 12. The shape of the female's tail in *Lagopus lagopus* (A — normal, B, C — aberrant), *Lyrurus tetrix* (D) and *L. mlokosiewiczi* (E).
(From: Potapov 1978, 1982)

The study of the origin of *L. mlokosiewiczi* is closely connected with the problem of the origin of the genus *Lyrurus* as a whole. The doubtless monophyletic origin of the family Tetraonidae means that in the first stage of the adaptive radiation of the family's ancestor the ancestors of the following genera must have appeared. In that stage the existence of the fossil taxa that are transitional between the closely related genera was quite a natural phenomenon. The presence of some similar features in the morphology and ecology in the genera *Lyrurus* and *Lagopus* is evidence of a more close relationship between them, than between *Lyrurus* and *Tetrao* (Potapov 1978, 1985). Besides the construction of the eye brow, mentioned above, there are some other morphological resemblances. One of them is the shape of the tail, so specific in the genus *Lyrurus*, where the central retrices are shortened significantly. There is an analogy of this in *Lagopus lagopus*. In some cases, both of males and females, especially in the northern populations there is some shortening of the central, and sometimes of the outer, retrices. Because of this the tail of these specimens has a shape very similar to that of the females of both species of *Lyrurus*, especially *L. mlokosiewiczi*.

czi (fig. 12). The reason of such shortening of the central retrices in *Lagopus lagopus* is the late molt, when the central tail feathers, that grow last, have no time to reach normal length before the beginning of winter. The lyre-shaped tail in Black Grouse males might develop from this starting position because of sexual selection. This shape of the tail increases the impression of the male's body size during courtship displays, when the tail stands vertically and opens (in the case of *Lirurus tetrix*), or it shows the location of the male in tall grass, as in the case of *L. mlokosiewiczi*. Another important similarity between *Lagopus* and *Lyrurus* is the preference of the open habitats — borders of forests, forest-steppe in

the case of the Black Grouses, or the open tundra with or without bushes and forest-steppe in the case of the Willow Grouse and the Ptarmigan. In the mountains the representatives of both genera dwell in subalpine and alpine belts, sometimes close to the timberline.

A possible confirmation of my hypothesis about the close relationship between these two genera are the finds of fossil bones in the Balkans (Bulgaria) from Villafranchian (more than 1.5 million years ago) up to the Wurmian period (70 000 years ago) that have the transitional characteristics of the *Lagopus* and *Lyrurus* species (Boev 2002).

Conclusion

The Caucasian Black Grouse *Lyrurus mlokosiewiczi* (Tacz., 1875), is the only species among the tetraonid birds that has deeply adapted to life in the high mountains. It is a true high mountain bird. Its distributional area, isolated from the main distribution of the family Tetraonidae, coincides completely with the specific high mountain area of the Caucasus and the adjacent territories. This is an evidence of a very ancient age of the species, what is a relic indeed. Most of special features of the morphology of this species are the adaptations to life in high mountains (long legs and shorter rounded wings, the elongated male's tail with the gutter-like feathers, the female-like gray coloration of the one-year-old males), as well as the special features of his ethology (specific male's gliding flight, unusual for the tetraonid species and usual for many high mountain birds; and the absence of nuptial vocalisation). The high flying ability of the males are giving them the possibility to fulfill the genetic connection between isolated populations of this species and to support its morphological unity. The unique structure of the male's eyebrows is, however, the plesiomorphic feature, that draw the lineage of the genus *Lyrurus* with that of the genus *Lagopus*.

The origin of the Caucasian Black Grouse from the mountain populations of one of the ancestors of the genus *Lyrurus* is the most probable. The ancestors of this species could reach the Caucasian Mts. only from the west, from the mountain areas of the Balkan Peninsula in which many finds of ancient tetraonid species were made. The distribution of *L. mlokosiewiczi* from the Balkans to the Caucasus was possible only through the mountain ridges of Asia Minor, where natural conditions were suitable for this species in the cold epochs of the Pleistocene.

We can only approximate the time of the origin of the Caucasian Black Grouse. The earliest finds of the fossils belonging to this species are dated as 350 KA (oxygen isotope stage 10 — the beginning of the Riss Glaciation). So, the appearance of the ancestor form of this species was possible up to the first glaciation of the Pleistocene, i.e. the Gunz period, nearly one million years ago.

At the end it is necessary to point out that this article is the manuscript of my talk, made in 6th International Grouse Sympoxxxxium in Udine, Italy, in 1993 (with a few additions) that was based on my own data, published in 1977, 1978, 1982 and 1985.

The author is very grateful to Nick Potapov for his genuine efforts in linguistic improvements of the English text, and to E.A.Pavlova for her important help in preparing illustrations.

References

- Averin J. V. 1938. Caucasian Black Grouse // *Proc. Caucasian State Reserve* **4**: 182-184.
- Bergmann H.H., Klaus S., Wiesner J., Vitovic O.A. 1991. Die "stumme Balz": Lautausserungen männlicher Kaukasusbirkhuhner (*Tetrao mlokosiewiczi*) auf dem Balzplatz // *J. Ornithol.* **132**: 267-278.
- Bochensky Z. 1991. Pliocene grouse of the genus *Lagopus* from Poland // *Acta zool. cracow.* **34**, 2: 563-577.
- Boev Z. 1999. Neogene and quaternary birds from Bulgaria // *Nat. Museum Nat. Hist. Bulgarian Ac. Sci.*: 1-243 (in Bulgarian).
- Boev Z. 2002. Tetraonidae Vigors, 1825 (Galliformes – Aves) in the Neogene – Quaternary record of Bulgaria and the origin and evolution of the family // *Acta zool. cracow.* **45**: 263-282.
- Couturier M. & A. 1980. *Les coqs de bruyere*. Boulogne, 2: 659-1529.
- Janossy D. 1974. Upper Pliocene and lower Pleistocene bird remains from Poland // *Acta zool. cracow.* **19**, 21: 531-566.
- Janossy D. 1975. Plio-Pleistocene bird remains from the Carpathian Basin. 1. Galliformes // *Aquila* **82**, 4: 13-36.
- Kretzoi M. 1962. Vogelreste aus der altpleistozanen Fauna von Betfia // *Aquila* **67/68**: 167-174.
- Laister A. F., Sosnin G. B. 1942. *Materials to the ornithofauna of the Armenian SSR*. Erevan: 1-402 (in Russian).
- Menzbier M.A. 1902. *The Game Birds of the European Russia and Caucasus*. Moskva, 2: 1-498 (in Russian).
- Pauli H.R. 1974. Zur Winterökologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen // *Ornithol. Beob.* **71**, 4: 247-278.
- Pfeffer J. 1997. Decouverte du lagopede alin *Lagopus mutus* et observations ornithologiques au Tadzhikistan // *Alauda* **65**: 379-380.
- Potapov R.L. 1966. The birds of Pamir // *Proc. Zool. Inst. Ac. Sci. USSR* **39**: 1-119 (in Russian).
- Potapov R.L. 1968. The role of the Beringian Land in the history of the Family Tetraonidae // *The Cainozoic history of the Polar Basin and its influence to the development of the landscapes in the Northern Territories*. Leningrad: 114-115 (in Russian).
- Potapov R.L. 1969. The courtship display of the Asian Spruce Grouse (*Falcipennis falcipennis*) // *Zool. J.* **48**, 6: 864-870 (in Russian, with English summary).
- Potapov R.L. 1970. The role of the Beringian Land in the history of the family Tetraonidae // *The Polar Ocean and its coasts in Cenozoic*. Leningrad: 537-541 (in Russian).
- Potapov R.L. 1978. New data on the Caucasian Black Grouse, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Taczanowski) // *Proc. Zool. Inst. Ac. Sci. USSR* **76**: 24-35.
- Potapov R.L. 1982. New data on the Caucasian Black Grouse, *Lyrurus mlokosiewiczi* (Taczanowski) // *Ornithological studies in USSR*. Moscow, 1: 101-120 (English variant of the previous work, Potapov 1978, but without the photo pictures).
- Potapov R.L. 1985. Family Tetraonidae, the Order of Galliformes // *Fauna USSR. New Series* **133**: 1-637.
- Potapov R. L. 1995. Adaptation of the Caucasian Black Grouse to life in the high mountains // *Proc. 6th Inter. Symp. Grouse*: 173.
- Potapov R.L. 1992. Adaptation to mountain conditions and evolution in snowcocks // *Gibier faune sauvage* **9**: 647-660.
- Potapov R.L. Adaptation of the birds to the life in high mountains // *Proc. 13th Inter. Ornithol. Congress*. Beijing (in press).
- Potapov R.L., Pavlova E.A. 1977. Specific characters of the Caucasian Black Grouse's courtship displays // *Ornithologia* **13**: 117-126.
- Storch I. (compiler) 2000. *Grouse. Status, Survey and Conservation Action Plan 2000-2004*. WPA / Birdlife / SSC Grouse Specialist Group IUCN, Gland. Switzerland and Cambridge, UK and the World Pheasant Associationm Reading, UK. x+1-112.
- Strautman F.I. 1954. *The birds of the Soviet Carpathians*. Kiev: 1-351 (in Russian).

- Vitovich O.A. 1986. The ecology of the Caucasian Black Grouse // *Proc. Teberda State Reserve* 10: 166-309.
- Zeist W. van, Bottema S. 1991. Late quaternary vegetation of the Near East // *Beihefte zum Tübinger Atlas des vorderen Orients* 18: 1-156.
- Zettel J. 1974. Nahrungsökologische Untersuchungen am Birkhuhn, *Tetrao tetrix*, in den Schweizer Alpen // *Ornithol. Beob.* 71, 4: 186-246.

Адаптация кавказского тетерева *Lyrurus mlokosiewiczi* к жизни в высокогорье

Р.Л. Потапов

Этот доклад был представлен мной на 6-м Международном симпозиуме по тетеревиным птицам в Удине, Италия, в 1993 году. К сожалению, рукопись доклада на английском языке не удалось вовремя подготовить, и было опубликовано только его резюме (Potapov 1995). Сообщение основано главным образом на материалах, опубликованных мною ранее на русском языке (Потапов 1978, 1985). Данный вариант представляет собой практически первоначальный текст доклада, в него добавлены лишь новые данные о последних палеонтологических находках тетеревиных птиц на Балканах (Boev 2002). Эти находки подкрепляют мою гипотезу о происхождении кавказского тетерева, предложенную ранее в упомянутых работах. Большее внимание удалено также значению высоких лётных качеств самцов кавказского тетерева (при крайней оседлости самок) для межпопуляционного обмена и поддержания единства вида.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2004, Том 13, Экспресс-выпуск 263: 525-536

Периодизация постэмбрионального развития птиц

А.С. Родимцев

Кафедра биологии и биоэкологии, Международный независимый эколого-политологический университет, Красноказарменная ул., 14, Москва, 111250, Россия

Поступила в редакцию 27 мая 2004

Индивидуальное развитие организмов состоит из ряда последовательных периодов, в течение которых они претерпевают количественные и качественные изменения, а также находятся в определенных отношениях с окружающей средой. Периодизация онтогенеза позвоночных животных посвящена обширная литература, имеющая солидную историю и охватывающая эмбрио- и постэмбриогенез представителей разных классов. В основу периодизации разными авторами кладутся морфологические, физиологические и этологические критерии.

Целью данной работы является анализ состояния изученности периодизации постэмбриогенеза птиц. На основе литературных данных и собственных материалов автора обосновывается выделение периодов в постнатальном онтогенезе полуптенцовых и птенцовых видов. Нами были ис-

следованы морфологические и морфофизиологические особенности развивающихся птенцов *Columba livia* и 12 видов Passeriformes, представляющих 8 семейств и относящихся к разным экологическим типам (Шварц и др. 1968; Познанин 1979). Коэффициент гомойотермии определяли по степени устойчивости птенцов к охлаждению (Austin, Ricklefs 1977).

В отличие от эмбриогенеза, создать приемлемую для большинства птиц периодизацию постнатального онтогенеза до сих пор не удалось, хотя этой проблеме посвящено немало работ. Причины этого связаны с методическими трудностями изучения постэмбриогенеза птиц, с их большой биологической и экологической разнородностью.

Периодизация постэмбриогенеза выводковых птиц проведена лишь для нескольких видов. Исследуя интенсивность роста домашней курицы *Gallus domesticus*, И.И.Шмальгаузен (1935) выделил в её постэмбриогенезе 2 периода. Первый характеризовался высокой константой роста и длился 10-12 недель, второй — более низкой интенсивностью роста и продолжался до начала половой активности (21-23 недели жизни). Автор, помимо собственных материалов, обобщил данные ряда зарубежных исследователей. Периодичность развития птиц связывалась им с разной интенсивностью роста и дифференцировки. На основе динамики констант роста тела, основных желёз внутренней секреции и некоторых других морфологических структур И.Н.Лекторский и И.Н.Ирихимович (1936) выделили в постэмбриогенезе *G. domesticus* 3 периода (1-10, 10-50, 50-110 сут). Низкой интенсивностью роста характеризовался 1-й, максимальной — 2-й период.

Изучение периодизации постэмбриогенеза *Phasianus colchicus* показало, что рост и развитие фазана протекает более интенсивно, чем курицы (Курскова 1965). Автор установила в постнатальном онтогенезе 3 периода, каждый из которых подразделялся на 2 этапа. Некоторые авторы первые двое суток после вылупления птенцов *Ph. colchicus* выделяли в отдельный период (Кузнецов 1972; Курочкин 1985). В постэмбриональном развитии домашних уток было выделено 5 периодов, но анализ перообразования, соотносительного роста конечностей и некоторых внутренних органов позволил сократить их число до двух (Штрайх, Светозаров 1937).

При выделении периодов постэмбриогенеза необходимо применять разнообразные критерии. К настоящему времени динамика морфофизиологических показателей птенцов для иллюстрации периодизации постнатального онтогенеза выводковых приведена для *Ph. colchicus* (Пиц и др. 1983) и *Lagopus lagopus* (Воронин 1978). Использование данного подхода в первом случае оказалось весьма эффективным, т.к. позволило более объективно охарактеризовать периоды и показать сложные гетерохронные перестройки развития систем внутренних органов в связи с меняющимися отношениями развивающегося организма с факторами среды. В онтогенезе *L. lagopus* выделены 3 периода, характеризующиеся разной скоростью относительного роста внутренних органов птенцов.

В связи с тем, что постэмбриогенез выводковых птиц продолжителен и разные таксономические группы сильно различаются по особенностям роста и развития в связи с их экологией, в настоящее время целесообразно делить послезародышевое звено онтогенеза выводковых на 3 периода:

“раннептенцовый”, “позднептенцовый” и “период самостоятельной жизни”. Границами периодов следует считать время развития способности к полёту и наступления первого размножения. В дальнейшем в пределах двух первых периодов, возможно, удастся выделить дополнительные, т.к. они растянуты во времени и в ходе их заметно меняются взаимоотношения птенцов и среды (смена питания, возникновение способности к полёту, линька). Попытка такого деления предпринята у *L. lagopus* (Воронин 1978). Периодизация постэмбриогенеза полуवыводковых птиц в литературе отсутствует.

Для полуптенцовых птиц есть данные по ряду видов Falconiformes и Columbidae. Изменения скорости роста птенцов, длины крыла и цевки, времени становления терморегуляции и развития оперения позволили в постнатальном онтогенезе нескольких видов Falconiformes выделить 3 гнездовых и 1 внегнездовой период (Sumner 1933; Базутин и др. 1991.). Постэмбриогенез *C. livia* и *Streptopelia senegalensis* подразделен на 2-3 периода (Лекторский, Ирихимович 1936; Бельский 1945, 1946; Джуманиязов 1966).

Проведенный нами анализ постэмбрионального развития *C. livia* показал, что в динамике развивающихся гнездовых птенцов выделяются 3 пе-

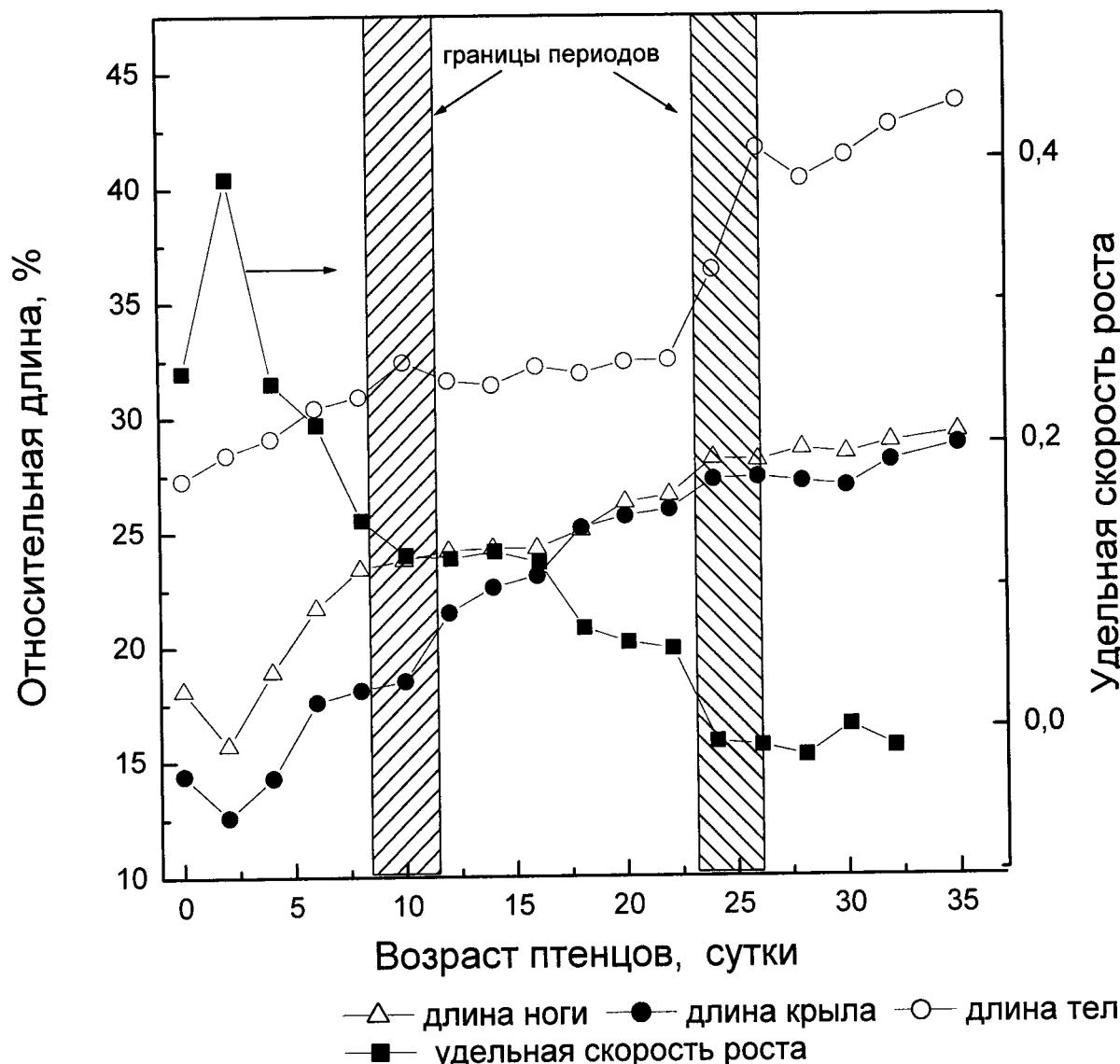


Рис. 1. Динамика удельной скорости роста тела и морфологических показателей птенцов *Columba livia*.

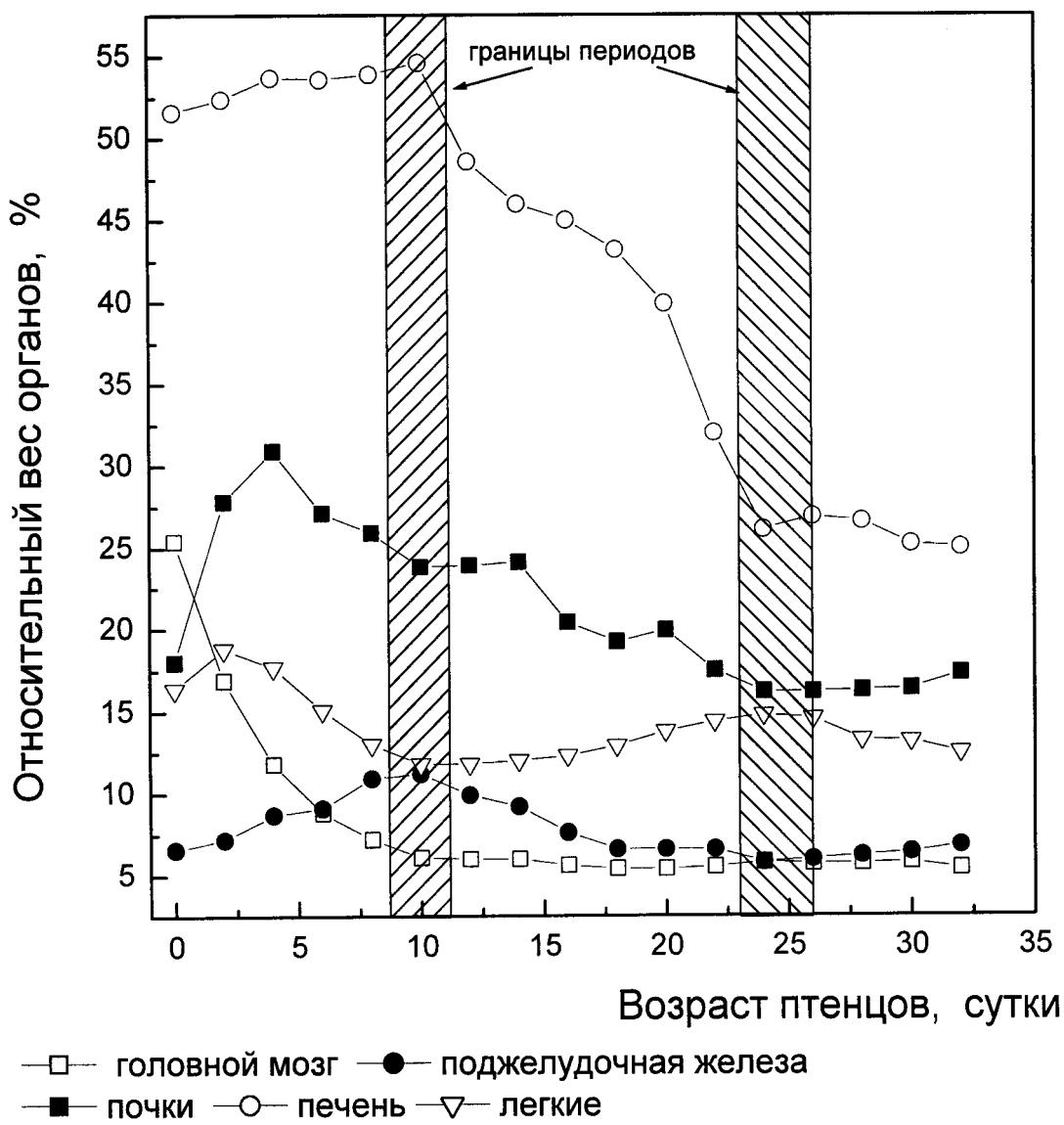


Рис. 2. Динамика относительной массы внутренних органов птенцов *Columba livia*.

риода: к 10 и 24 суткам жизни птенцов приурочено синхронное изменение ряда внешних и внутренних морфологических структур (рис. 1 и 2).

Постэмбриогенез птенцовых птиц протекает в гнездах и доступен для изучения. В то же время высокая интенсивность роста и развития, наличие гнездового этапа в жизни птенцов вызывают затруднения в периодизации постнатального онтогенеза. Жизнь в гнезде и забота родителей заметно сглаживают влияние факторов среды, приводят к стабильности температур, малой подвижности птенцов и обеспеченности их кормом. Кроме того, именно в гнездовой период у птенцов формируются признаки различных экологических типов птиц. Видоспецифичность характерна для соотношения относительного роста конечностей, элементов пищеварительной системы, становления терморегуляции, формирования оперения.

К настоящему времени периодизация постэмбрионального развития птенцовых птиц проведена у ряда видов. В основном исследования основаны на морфологических изменениях птенцов и времени включения анализаторов. В гнездовом периоде обычно выделялось от двух (Динесман 1940; Бельский 1948) до трёх периодов (Шеварева, Бровкина 1954; Novotny 1958).

Периодизацию для ряда лесных птенцовых видов птиц провел Л.П.Познанин (1959, 1979). Используя удельную скорость роста птенцов и соотносительный рост ряда морфоструктур, он выделил 5 периодов (3 гнездовых и 2 послегнездовых). Следует отметить, что в последней работе автор высказал сомнения в возможности создания периодизации и о реальном существовании периодов в постнатальном онтогенезе птенцовых птиц.

С позиций формирования у птенцов условно-рефлекторных и поведенческих реакций подошли к проблеме периодизации ряд исследователей. По мнению А.Н.Промптова (1956), кардинальные изменения в отношении птенца и окружающей среды происходят во время вылупления, при включении зрительной рецепции и при начале самостоятельной жизни. В соответствии с этим постнатальный онтогенез был разделен им на 3 периода. Автор особо подчёркивал качественный скачок, который проходит птенец при вылуплении из яйца. Учитывая, что вылупление разрушает биологические барьеры, предохраняющие его от воздействия микроорганизмов среды, не приходится сомневаться, что именно вылупление является окончанием зародышевого и началом послезародышевого звена онтогенеза птиц. Второй период наступает со времени "прозревания" птенцов, когда главным каналом поступления информации к птенцу становится зрение, третий период — спустя 7-10 сут после оставления гнезда, когда слётки приобретают опыт самостоятельной жизни. Отметим, что некоторые исследователи относили первые несколько суток жизни выводковых птиц к зародышевому звену онтогенеза (Отрыганьева 1963). Изменение поведения и функционирования анализаторов позволили М.Найс (Nice 1962) выделить в постнатальном онтогенезе птенцовых 6 периодов, причём 3 последних приходились уже на послегнездовое время. В гнездовом периоде *Ficedula hypoleuca* выделены 4 периода, различающихся поведением птенцов при пищевых реакциях и обогащением их поведенческого репертуара (Хаютин, Дмитриева 1978).

Энергетические отношения птенцов со средой положил в основу своей периодизации онтогенеза птиц И.А.Шилов (1965, 1968). По его мнению, онтогенез птенцовых птиц состоит из 4 этапов: "эмбрионального", "раннегнездового", "позднегнездового" и "послегнездового". Границей между птенцовыми этапами служит время появления химической терморегуляции. В онтогенезе выводковых автор выделяет "эмбриональный", "постэмбриональный" и "этап самостоятельной жизни", полагая, что раннептенцовый этап выводковые виды проводят в яйце.

Разнообразие подходов привело к тому, что для одних и тех же видов разные авторы выделяют разное число несовпадающих по времени периодов (см. таблицу).

Признавая важность качественных изменений птенцов, связанных с открытием глаз и становлением терморегуляции, следует отметить, что превращение птенцов во взрослых птиц в первую очередь связано с процессами органогенеза: увеличением скелетных структур и мышечной массы, ростом и развитием внутренних органов, изменениями в составе жидкостей тела, формированием оперения. Выяснено, что птенцы начинают эффективно использовать зрение лишь через несколько дней после открытия глаз (Schaller, Emlen 1961). Например, у птенцов *Parus major* открытие глаз происходит на 6-е сут, а заканчивается на 10-е, в то же время использовать

Длительность периодов постнатального онтогенеза у некоторых видов Passeriformes

Вид	Дефинитивная масса тела, г	Время нахождения птенцов в гнезде, сут	Число периодов и их продолжительность в % от времени нахождения в гнезде					Источник
			1	2	3	4	5	
<i>Sturnus vulgaris</i>	72-74	20-22	18	82	+			Промптов 1956
			56	44	+			Шилов 1968
			20	40	40	+	+	Познанин 1979
			30	30	40	+	+	Наши данные
<i>Pica pica</i>	240-245	26-28	22	78	+			Промптов 1956
			18	52	30	+	+	Родимцев 1984
<i>Corvus cornix</i>	520-540	30-32	19*	19*	62			Динесман 1940
			19	81	+			Промптов 1956
			22	26	52	+	+	Наши данные
<i>Parus major</i>	19-21	18-19	28	72	+			Промптов 1956
			50	50	+			Шилов 1968
			33	33	34	+	+	Познанин 1979
			33	39	28	+	+	Наши данные

О б о з н а ч е н и я : + — внегнездовые периоды постнатального онтогенеза;

* — подпериоды одного периода.

зрение в своей основной — пищевой — деятельности птенцы начинают с 8-х сут. В течение всего гнездового периода поведение птенцов основано на акустической сигнализации, лишь на заключительных этапах зрительная стимуляция приобретает ведущее значение (Хаютин, Дмитриева 1981). Имеются данные и о постепенном формировании химической терморегуляции в онтогенезе птенцовых птиц (Давыдов, Кескрайк 1992). Поэтому выделение периодов в постнатальном онтогенезе птиц возможно лишь при комплексном анализе их постэмбрионального развития (Родимцев 1984).

Сильная разнородность представителей птенцовой группы птиц вызывает затруднения в выделении периодов постнатального онтогенеза. Однако анализ литературы и собственные данные позволяют нам выделить в постэмбриогенезе Passeriformes 3 гнездовых и 2 послегнездовых периода (рис. 3-6). Границы периодов не являются переломными для всех показателей развивающихся птенцов. Так, в первые дни после вылупления отмечается типичный для плодного периода эмбриогенеза характер развития конечностей. У некоторых видов к вылету из гнезда масса тела птенцов превышает массу взрослых, у других птенцы покидают гнездо едва достигнув 30-50% дефинитивной массы тела. Но с учетом всего комплекса показателей существование периодов и возможность их выделения представляются вполне убедительными. На современном этапе изученности развития полуптенцовых и птенцовых видов птиц можно следующим образом охарактеризовать периоды их постэмбриогенеза.

П е р в ы й п е р и о д начинается со времени освобождения птенцов от скорлупы, когда они попадают под действие многообразных факторов среды. Усиленный поток информации через тактильные, слуховые, вкусовые и

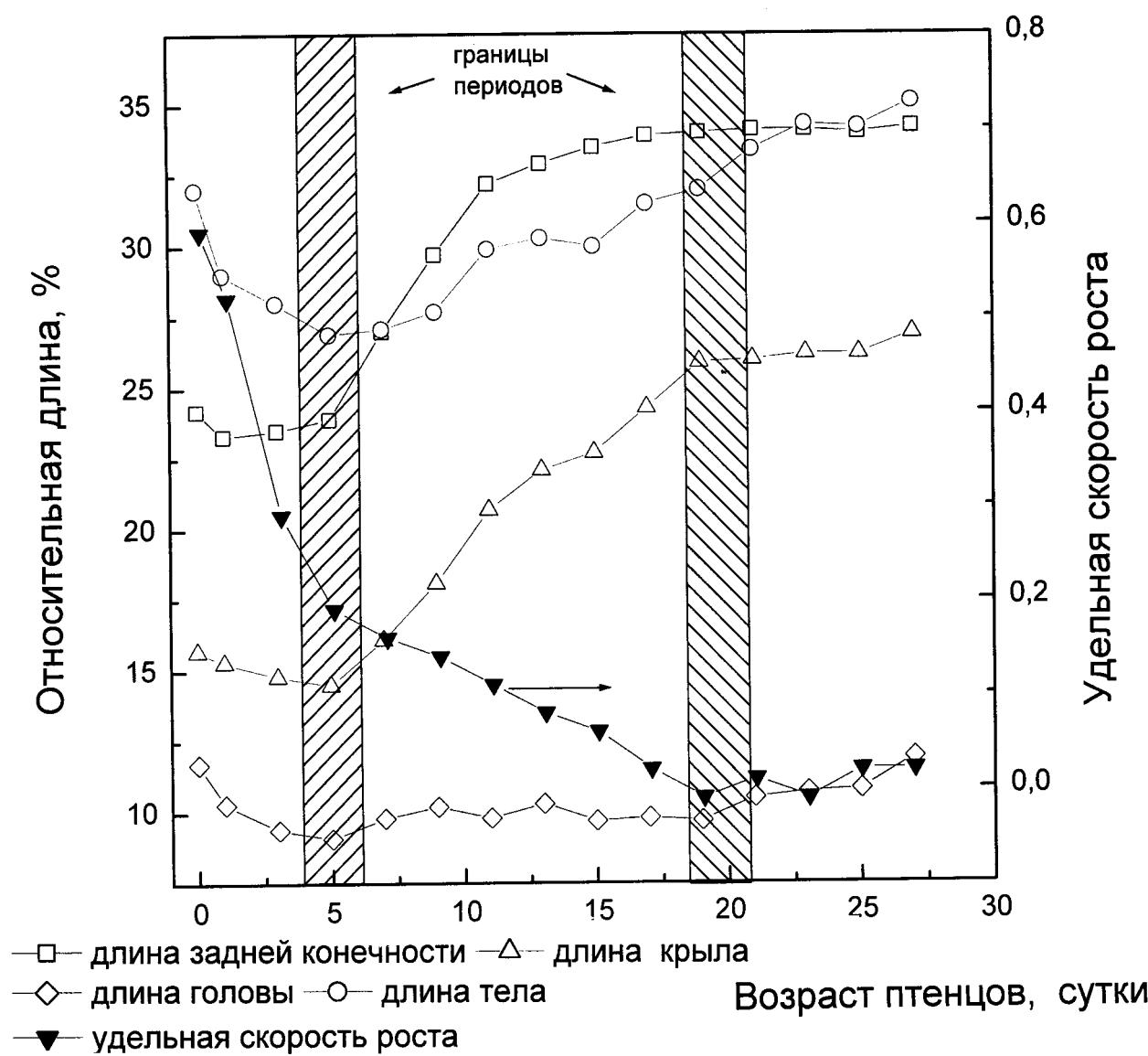


Рис. 3. Динамика удельной скорости роста тела и морфологических показателей птенцов *Pica pica*.

терморецепторы приводят к формированию условно-рефлекторной деятельности. При этом не происходит значительного увеличения головного мозга. Начало кормления птенцов приводит к интенсивному росту тела и ряда систем органов. Кривая удельной скорости роста птенцов достигает своего максимума в возрасте 1-3 сут в зависимости от дефинитивных размеров тела и продолжительности гнездового периода. Происходит усиленный рост задних конечностей, которые используются птенцами для опоры тела (у ряда видов формируется пятончая мозоль) и сильное развитие боковых выростов клюва. У некоторых видов развивается нижнечелюстной прогнатизм. За исключением типичных летунов, у большинства видов самым длинным элементом крыла является плечо, а задней конечности - кисть. Принципиальная смена типа питания и дыхания приводят к росту сердца и лёгких. Интенсивно развиваются элементы пищеварительной системы и железы внутренней секреции. Наблюдаются максимальные индексы почек, что свидетельствует об интенсификации обменных процессов в организме. Происходит увеличение числа эритроцитов и содержания гемоглобина в крови.

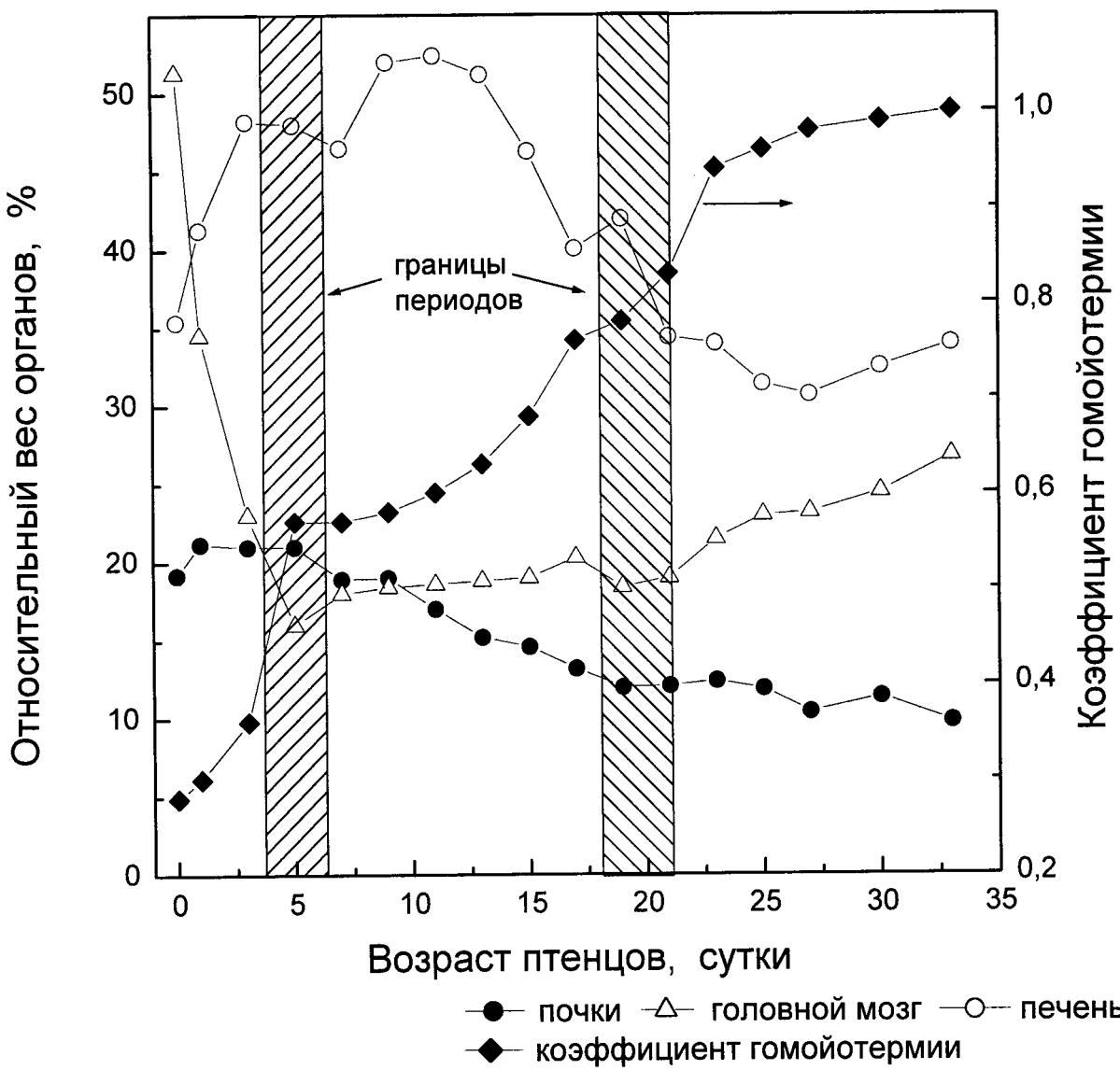


Рис. 4. Динамика относительной массы внутренних органов и коэффициента гомойотермии птенцов *Pica pica*.

В силу пойкилотермности птенцы интенсивно обогреваются родителями, и при слёте последних с гнезда быстро остывают и прекращают движения. В этот период наиболее проявляется “эффект группы”, при котором члены выводка образуют единое физическое тело, что способствует сохранению высокой температуры тела птенцов и поддержанию их активности (Royama 1966; Благосклонов 1969). К концу периода начинается рост контурного оперения, снижается интенсивность прироста массы тела.

Основными чертами первого периода являются начало активного взаимодействия птенцов с окружающей средой, включение ряда анализаторов, максимальные темпы роста организма и ряда его систем, пойкилотермность. Продолжительность данного периода у разных видов составляет 15-20% от всего времени нахождения в гнезде.

Второй период характеризуется преобладающим ростом частей тела и оперения. В начале периода у птенцов происходит становление химической терморегуляции, расходы на теплопродукцию приводят к снижению интенсивности роста массы тела. Сокращается интенсивность обогревания птенцов родителями, у многих видов обогревание прекращается вовсе. На

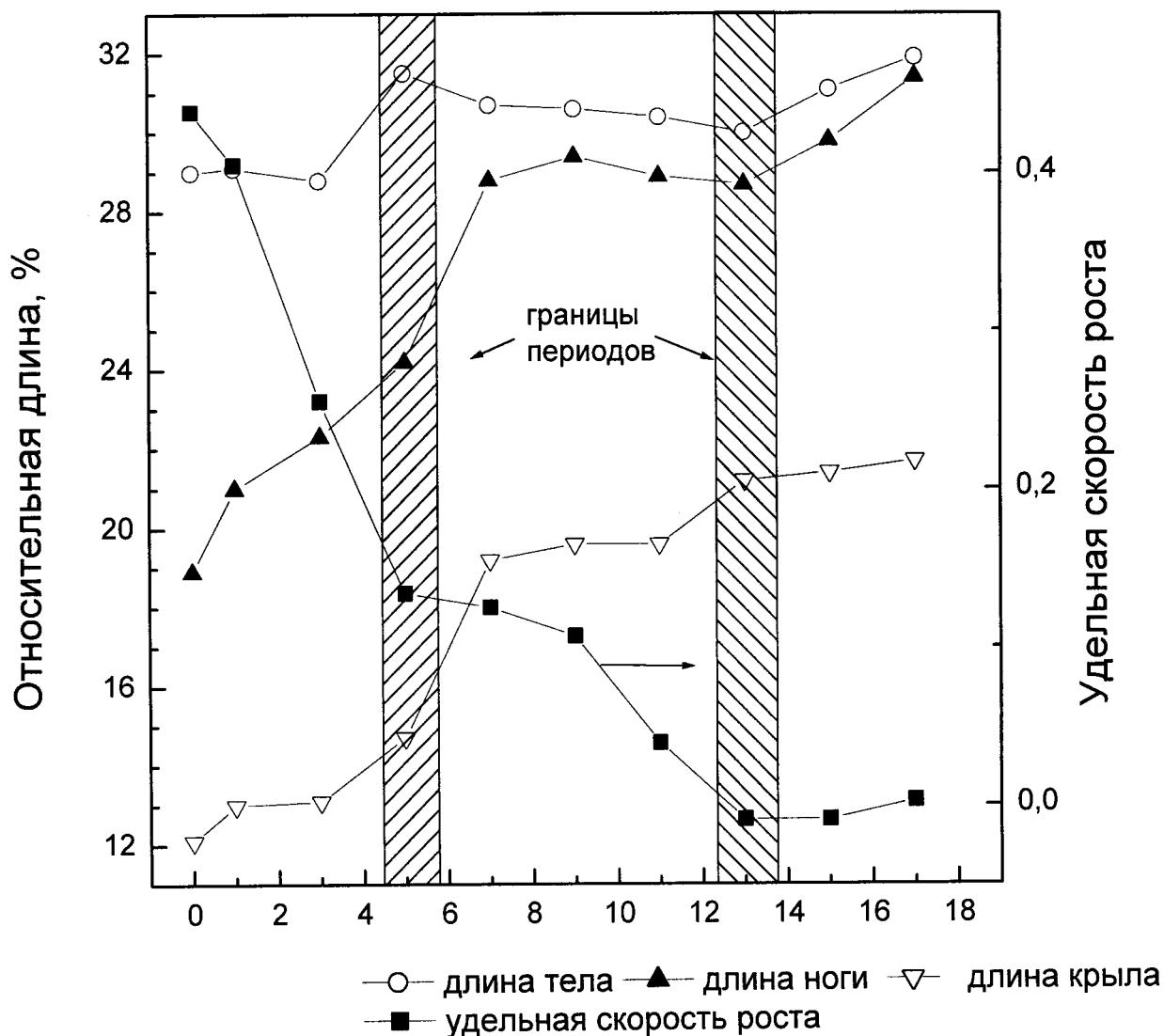


Рис. 5. Динамика удельной скорости роста тела и морфологических показателей птенцов *Parus major*.

птерилиях появляются и распускаются перья, в начале периода наиболее интенсивно растут задние конечности (особенно голень). Кривая роста крыла соответствует росту ноги, но несколько запаздывает. У большинства видов предплечье становится длиннее плеча, у ряда видов к концу периода конечности достигают дефинитивных размеров. Менее интенсивно увеличивается длина тела, синхронно с массой тела птенцов растут голова и клюв. Развитие мышечной системы приводит к большей двигательной активности птенцов, для опоры тела они начинают использовать лапы, приподнимаясь и перемещаясь в гнезде. В течение периода у большинства видов сердце увеличивается пропорционально массе тела. Элементы пищеварительной системы интенсивно растут и к середине периода достигают своего максимума, обычно превышающего значения взрослых птиц. Количество эритроцитов и уровень гемоглобина в крови постоянно увеличиваются, в то же время резко снижается интенсивность роста почек.

Включение зрительного анализатора принципиально изменяет отношения птенцов со средой, что приводит к большей активности птенцов и выработке у них ряда пищевых и оборонительных условных рефлексов.

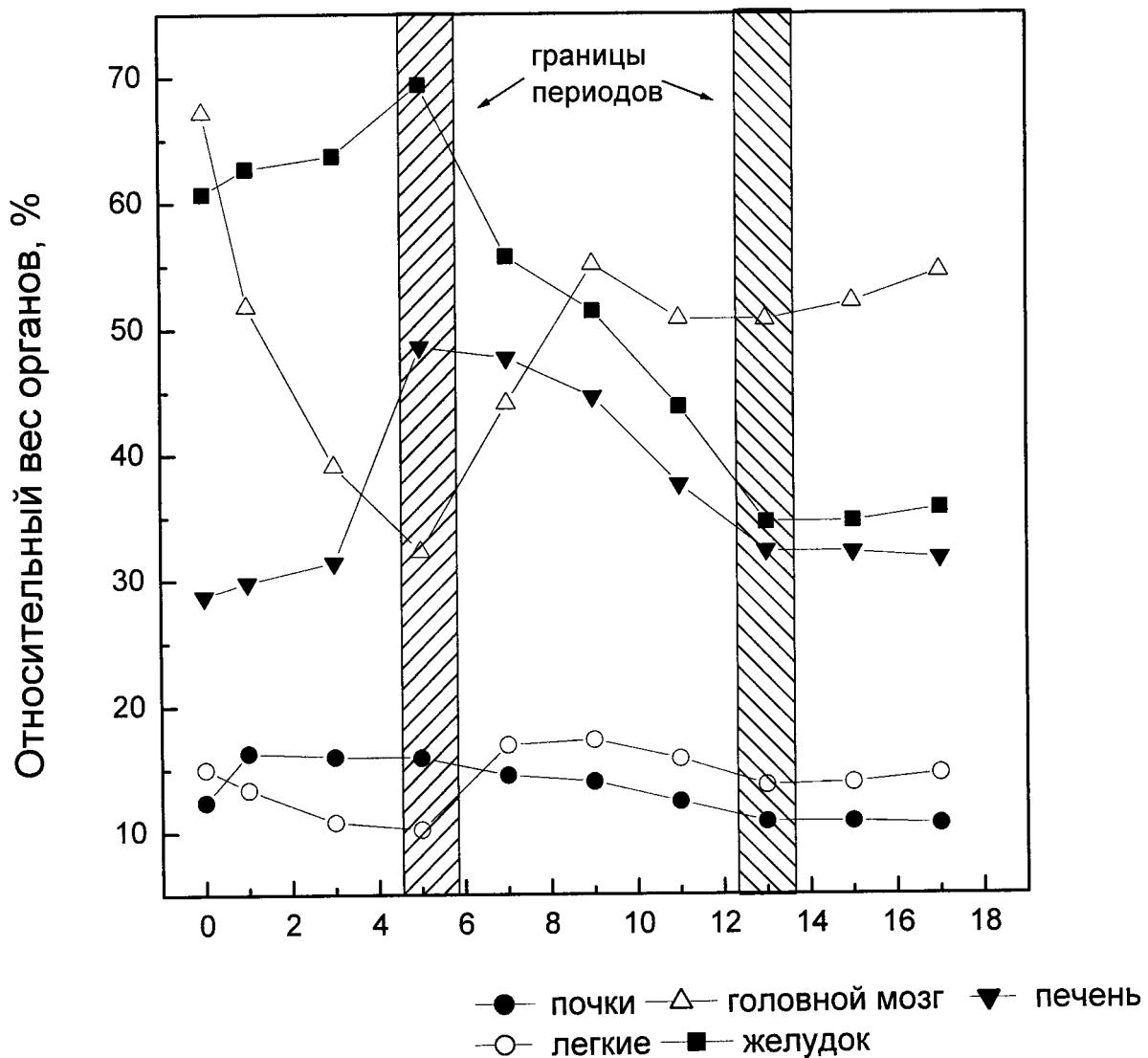


Рис. 6. Динамика относительной массы внутренних органов птенцов *Parus major*.

С этим связано увеличение относительного роста головного мозга в течение всего периода. В целом для второго периода характерно включение зрительного анализатора, формирование химической терморегуляции, интенсивный рост частей тела, оперения, головного мозга и элементов пищеварительной системы. Продолжительность периода занимает у разных видов от 25 до 55% времени нахождения в гнезде, что зависит от свойственных виду размеров тела и длительности гнездового периода.

Третий период является подготовительным к самостоятельной жизни птенцов. К его началу многие морфологические и физиологические показатели достигают величин, характерных для вылетающих птенцов. Продолжается рост осевого скелета и интенсивное развитие оперения, приводящее к закрытию всех аптерий. Масса тела птенцов увеличивается незначительно, у ряда видов к концу периода отмечено его снижение. Увеличивается головной мозг, а также содержание гемоглобина и количество эритроцитов в крови. Происходит редукция органов пищеварительной системы. Возникают формы физической терморегуляции ("пиломоторная" реакция оперения, регулируемая влагоотдача). Совершенствуется условно-

рефлекторная деятельность, развиваются пассивная и активная оборонительные реакции. Значительно возрастает двигательная активность, формируются повадки, характерные для взрослых птиц.

Четвёртый период начинается со времени оставления птенцами гнезда. Масса тела при этом резко снижается, затем постепенно возрастает и стабилизируется. Рост конечностей и осевого скелета у большинства видов приостанавливается. Интенсивно развивается оперение, увеличиваются клюв, сердце и легкие,— органы, непосредственно связанные с новыми функциями организма: полётом и самостоятельным питанием. В первые несколько суток после оставления гнезда наряду со снижением массы тела отмечается рост относительной массы почек. Продолжается редукция элементов пищеварительной системы, желточного мешка и фабрициевой сумки. Развиваются воздушные мешки. Гематологические показатели приближаются к уровню взрослых птиц. Продолжается рост головного мозга, особенно больших полушарий и мозжечка. Развивается способность к полёту. Птенцы ряда видов в начале периода докармливаются родителями, оставаясь неподалеку от гнёзд, затем эта роль родителей постепенно снижается. Слётки начинают участвовать в местных миграциях, приобретают черты поведения взрослых птиц и приступают к самостоятельной жизни. В середине и конце лета молодые птицы претерпевают постювенильную линьку. Осеню и зимой экология птиц оседлых, мигрирующих и перелётных видов значительно различается. Морфофизиологические предпосылки этого проявляются в изменении оперения и образовании жировых отложений.

Пятый период наступает со времени первого размножения птиц. У мелких и средних по размерам видов это происходит в возрасте 10-11 месяцев, чему предшествует сложное брачное поведение. В этот период происходит ряд биохимических и морфофизиологических изменений в организмах молодых птиц: рост гонад и других органов половой системы, гормональные перестройки, формирование брачного оперения, запасание питательных веществ в виде жира и гликогена, образование и инволюция наследных пятен. Лишь по окончании послебрачной линьки птицы в полном смысле становятся взрослыми.

Таким образом, наше исследование позволяет выделить в постнатальном онтогенезе полуптенцовых и птенцовых видов 5 периодов, 3 из которых приходятся на время нахождения птенцов в гнезде. На границах периодов изменяются взаимоотношения организма и среды, что ведёт к смене векторов органогенеза. В каждом периоде доминирующее значение имеет рост и развитие органов и структур, наиболее необходимых организму в данное время. По абсолютному времени периоды у разных видов птиц не совпадают, что определяется продолжительностью гнездовой жизни, дефинитивными размерами и временем наступления полового созревания.

Литература

- Базутин С.В., Кузнецов А.В., Шушкевич И.Н. 1991. Этапность в развитии птенцов некоторых хищных птиц // *Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф.* Минск, 2, 1: 41-43.
Бельский Н.В. 1945. Соотношение роста и дифференцировки в постэмбриональном развитии голубя // *Докл. АН СССР* 49, 9: 712-714.

- Бельский Н.В. 1946. Рост целого и части в постэмбриональном развитии голубя // *Докл. АН СССР* **51**, 1: 73-76.
- Бельский Н.В. 1948. Постэмбриональный рост и дифференцировка у птенцовых птиц в природе. Развитие черного стрижа (*Apus apus L.*) // *Докл. АН СССР* **61**, 3: 573-576.
- Благосклонов К.Н. 1969. Выводок в гнезде как надорганизменная система // *Орнитология в СССР. Материалы 5-й Всесоюз. орнитол. конф. Ашхабад*, **2**: 64-67.
- Воронин Р.Н. 1978. *Белая куропатка Большеземельской тундры*. Л.: 1-168.
- Давыдов А.Ф., Кескпайк Ю.Э. 1992. *Онтогенез терморегуляции у птиц*. СПб: 1-174.
- Денисова М.Н. 1958. Особенности роста и развития птиц в связи с условиями гнездования // *Уч. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской* **65**, 3: 149-190.
- Динесман Л.Г. 1940. Материалы к гнездовому периоду постэмбрионального роста некоторых видов птиц отряда воробьиных // *Сб. науч. студ. работ МГУ* **12**: 13-17.
- Кузнецов Б.А. 1972. *Дичеразведение*. М.: 1-180.
- Курочкин С.Л. 1985. Особенности постэмбрионального развития обыкновенного фазана в Северо-Западном Причерноморье // *Искусственное дичеразведение*. М.: 85-101.
- Ларионов Г.П., Котова О.Д. 1934. Биологические закономерности роста цыплят // *Тр. Ин-та Птицепрома* **3**, 2:14-19.
- Лекторский И.Н., Ирихимович А.И. 1936. Постэмбриональный рост цыплят и голубей в связи с развитием эндокринной системы // *Тр. Ин-та эксперим. морфогенеза* **4**: 189-205.
- Пиц Т.А., Бедная Л.П., Сыч В.Ф., Богданович И.А. 1983. Динамика морфофизиологических показателей постэмбрионального развития фазана (*Phasianus colchicus L.*) в условиях частичной гипокинезии // *Морфологические особенности позвоночных Украины*. Киев: 89-95.
- Познанин Л.П. 1959. Об этапности развития птиц // *Орнитология* **2**: 46-53.
- Познанин Л.П. 1979. *Эколо-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц*. М.: 1-294.
- Промптов А.Н. 1956. *Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц*. М.; Л.: 1-311.
- Родимцев А.С. 1984. Комплексный анализ и периодизация постэмбриогенеза сороки // *Пробл. регион. экол. животных в цикле зоол. дисциплин в педвузах*. Витебск, **1**: 143-144.
- Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П. 1978. Акселерация развития сенсорных и моторных механизмов птенцов как фактор системогенеза некоторых видов птиц // *Журн. общ. биол.* **39**: 289-296.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2004, Том 13, Экспресс-выпуск 263: 536-537

Случаи “усыновления” чужих птенцов у чёрной вороны *Corvus corone* на Южном Алтае

Н.Н.Березовиков, И.С.Воробьёв

Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан, пр. Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алма-Ата, 480060, Казахстан

Поступила в редакцию 3 июля 2004

Во время отстрела чёрных ворон *Corvus corone orientalis* у гнёзд с целью снижения их численности на территории Чердоякского лесничества Курчумского лесхоза (юго-западные отроги Нарымского хребта, Восточно-Казахстанская обл.) в 1980-1983 установлено два необычных факта.

В первом случае в мае 1981 в осиннике в окрестностях села Сергеевка (ныне Кайнар) от гнезда с птенцами “в пеньках” были добыты самец и самка. Изъять птенцов из гнезда на высокой осине не удалось. При случайном посещении этого места спустя 10 сут выяснилось, что 4 оперённых птенца живы и сидят на краю гнезда, а их кормит одна взрослая ворона.

В этом же районе в мае 1982 у другого гнезда с 5 птенцами также были застрелены оба родителя, а на следующий день, когда лесники вернулись, чтобы достать оставшихся птенцов, оказалось, что их опекает взрослая птица, явно “усыновившая” их.

Как в первом, так во втором случае “усыновить” осиротевших птенцов могла одна из ворон соседних пар, оставшаяся в живых после серии отстрелов и лишившаяся своих птенцов в результате разорения всех доступных гнёзд. Привлечённая громкими криками голодных птенцов, повинуясь родительскому инстинкту, она могла начать кормить их как своих. Только так можно объяснить эти два необычных случая.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2004, Том 13, Экспресс-выпуск 263: 537-538

О попытке разорения бурундуком *Eutamias sibiricus* гнезда садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum*

Н.Н.Березовиков

Лаборатория орнитологии, Институт зоологии Министерства образования и науки Республики Казахстан, пр. Аль-Фараби, 93, Академгородок, Алма-Ата, 480060, Казахстан

Поступила в редакцию 3 июля 2004

На восточном побережье озера Маркаколь (Южный Алтай) в лиственничном лесу на склоне горы 17 июня 1978 моё внимание привлекли тревожные крики самца садовой камышевки *Acrocephalus dumetorum* в густых зарослях красной смородины. Я увидел бурундука *Eutamias sibiricus*, взбирающегося на куст к гнезду этой птицы, расположенному на высоте 1 м. В гнезде, вжавшись в лоток, сидела самка камышевки, настолько плотно, что были видны только кончики хвоста и клюва. Пока бурундук взбирался на куст, самец камышевки быстро прыгал перед ним по стволикам и ветвям смородины, издавая тревожное трещание “чррре-чррре-чррре...”. Когда зверёк добрался до уровня гнезда, самка уселась на край последнего, раскрыла крылья и пыталась клеваться. Бурундук, не обращая внимания на птиц, уцепился передними лапами за край гнезда и пытался просунуть голову в глубокий лоток. Все движения зверька были уверенными и целенаправленными — он определённо стремился добраться до яиц в гнезде. Чтобы лучше рассмотреть происходящее, я приподнялся из-за соседнего куста и, по всей видимости, напугал бурундука. Зверёк сразу же прекратил попытки проникнуть в гнездо и, сопровождаемый самцом камышевки, неспеша перебрался

на соседний ствол лиственницы, осмотрелся и скрылся. Чтобы убедиться в сохранности содержимого гнезда, я через некоторое время вернулся. Самка продолжала плотно сидеть на кладке из 3 яиц и слетела лишь тогда, когда я почти дотронулся до неё рукой.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2004, Том 13, Экспресс-выпуск 263: 538-539

О питании клестов-оловиков *Loxia curvirostra*

И.И.Шурупов

Второе издание. Первая публикация в 1985*

С 1958 по 1983 год мы проводили фрагментарные наблюдения за питанием клестов-оловиков *Loxia curvirostra* в Московской области. Некоторые аспекты трофических связей клестов, наблюдавшиеся нами, ещё не описаны в орнитологической литературе.

В местах возможного будущего гнездования клесты появляются весной в годы цветения ели *Picea abies*, цветочные почки и завязи которой служат им основными кормами до достижения семенами полузрелой стадии. Цветение не всегда завершается благополучным плодоношением. В такие годы во второй половине лета клесты откочёвывают в поисках кормовых мест. Основные сроки их размножения приурочены ко второй половине зимы и ранней весне (февраль-март), когда увеличивается продолжительность светового дня и добывание семян становится менее трудоёмким. В предвесенний период чешуи шишек уже не так плотно прилегают друг к другу.

Массовое высыпание семян ели происходит во второй половине марта-апреле, в зависимости от условий погоды. Чередование сухой и дождливой погоды ранней весной вызывает удлинение сроков рассеивания семян, иногда до первых чисел июня. Находя в шишках достаточное количество семян, клесты растягивают время размножения.

В мае раскрываются шишки сосны *Pinus sylvestris* и клесты переходят на питание её семенами. Обильный урожай семян сосны и большая численность клестов определяют заметность такого перехода. Особенно массовым и контрастным он был весной 1958 года. В годы неурожаев или небольших урожаев семян сосны клесты во второй половине весны и летом собирают выпавшие семена ели на не заросших травой участках почвы под пологом леса, а также семена, попавшие в воду и снесённые течением на голые песчаные и глинистые отмели лесных ручьёв и речек.

В орнитологической литературе есть сведения, что клесты употребляют в пищу насекомых, когда отсутствуют семена хвойных (Бёме 1954). Зимой 1982/1983 в Подмосковье урожай семян ели был несколько выше среднего.

* Шурупов И.И. 1985. О питании клестов // Орнитология 20: 200-201.

Первые клесты появились в лесу уже 24-25 мая. Их численность увеличивалась всё лето и в начале осени. Зимнее обилие было средним, но тем не менее клесты интенсивно гнездились. Несмотря на обилие специфической пищи, некоторые клесты-еловики в феврале-марте употребляли в пищу почки ели. Кроме этого, со второй половины января клесты в 18-м квартале Лосиноостровского лесопарка постоянно посещали сухостойную ель, сильно поражённую малыми короедами*. Они отдирали небольшие кусочки коры и выбирали жуков и их личинок. Одновременно можно было наблюдать от 1 до 9 птиц. Насекомых поедали и самцы, и самки. В начале апреля к ним присоединились молодые клесты. Последний раз клесты на сухой ели отмечены нами 21 апреля.

В середине апреля мы обследовали 9 сухостойных елей в Хлебниковском лесопарке в Дмитровском районе. Шесть из них были поражены короедами. Каждая имела явные следы посещения клестами (характерные испражнения на сучках и стволе и кусочки отодранной коры — типичная работа этих птиц). В мае 1983 г. мы неоднократно наблюдали клестов, собирающих насекомых с листьев берёз *Betula pendula*, рядом другие особи обрабатывали еловые шишки, которые в том году сохраняли семена до начала июня. Вероятно, в небольшом количестве белковая пища необходима для клестов и их развивающихся птенцов. И птицы с успехом находят её даже в зимнем лесу.

Литература

Бёме Л.Б. 1954. Род клесты *Loxia* Linnaeus, 1758 // Птицы Советского Союза. М., 5: 272-286.



* Мы исследовали три участка коры с этой ели общей площадью 67.2 м² и обнаружили 13 взрослых жучков и 34 личинки. При комнатной температуре они ожили.