

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ КРИОЛИТОЗОНЫ
Сибирского отделения Российской академии наук

На правах рукописи

УДК: 598.619:59.087 (571.56)

Исаев Аркадий Петрович

**ТЕТЕРЕВИНЫЕ ПТИЦЫ ЯКУТИИ:
РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ, ЭКОЛОГИЯ**

Диссертация
на соискание ученой степени доктора биологических наук

03.02.04. - зоология

Научный консультант: член-корреспондент РАН,
академик АН РС (Я), доктор биологических наук
Н.Г. Соломонов

Якутск – 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	10
Глава 2. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ ЯКУТИИ	33
Глава 3. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯКУТИИ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ	38
3.1. Географическое положение	39
3.1.1. Тундровая зона	40
3.1.2. Таежная зона	43
3.2. Орография и рельеф	47
3.3. Климат	52
3.4. Осадки и снежный покров	61
3.5. Гидрография	63
Глава 4. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МЕСТООБИТАНИЯ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ	64
4.1. Белая куропатка	64
4.2. Тундряная куропатка	68
4.3. Каменный глухарь	75
4.4. Обыкновенный глухарь	78
4.5. Тетерев	80
4.6. Рябчик	83
4.7. Дикуша	86
4.8. Выводы	92
Глава 5. ПИТАНИЕ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ	94
5.1. Белая куропатка	94
5.2. Тундряная куропатка	127
5.3. Каменный глухарь	138
5.4. Обыкновенный глухарь	156

5.5. Тетерев	159
5.6. Рябчик	166
5.7. Дикуша	175
5.8. Выводы	179
Глава 6. РАЗМНОЖЕНИЕ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ	182
6.1. Белая куропатка	182
6.2. Тундряная куропатка	193
6.3. Каменный глухарь	197
6.4. Обыкновенный глухарь	210
6.5. Тетерев	213
6.6. Рябчик	216
6.7. Дикуша	219
6.8. Выводы	221
Глава 7. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И ЕЁ ПРИЧИНЫ	223
7.1. Белая куропатка	223
7.2. Тундряная куропатка	236
7.3. Каменный глухарь	242
7.4. Обыкновенный глухарь	248
7.5. Тетерев	250
7.6. Рябчик	255
7.7. Дикуша	259
7.8. Факторы, влияющие на численность	261
7.9. Выводы	276
Глава 8. ЗИМНЯЯ ЖИЗНЬ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ	280
8.1. Зимний образ жизни и бюджеты времени тетеревиных птиц	281
8.2. Биоэнергетические параметры и изменение температуры тела птиц	294
8.3. Работа пищеварительной системы	302

8.4. Выводы	304
Глава 9. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ И РОЛЬ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ В ЭКОСИСТЕМАХ	307
9.1. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность тетеревиных птиц	307
9.2. Значение тетеревиных птиц в экосистемах	321
9.3. Влияние хищных животных на численность тетеревиных птиц	333
9.4. Болезни и паразиты тетеревиных птиц	348
9.5. Межвидовые взаимоотношения	352
9.6. Выводы	362
ОБЩИЕ ВЫВОДЫ	365
ЛИТЕРАТУРА	367
ПРИЛОЖЕНИЕ	434

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Тетеревиные как оседлые и относительно многочисленные виды птиц играют существенную роль в трансформации энергии и вещества в северных экосистемах и одновременно издавна служат объектом традиционного промысла.

Численность тетеревиных в последние 50-70 лет повсеместно сокращается, но причины этого выяснены далеко не полностью (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Потапов, 1985; Gullion, 1970; Lindström et.al., 1996; Blake, 2000; Potapov, Sale, 2013; и др.). Исследование динамики численности этих птиц в условиях Якутии с её обширными территориями, где антропогенный пресс по сравнению с другими регионами мира минимален, полезны для понимания общих механизмов такого сокращения. Работы в этом направлении могут также оказать решающее влияние на разработку практических рекомендаций по управлению ресурсами тетеревиных птиц.

Изучение тетеревиных в силу их уникальных особенностей представляет и теоретический интерес. Они питаются массовыми, грубыми веточными кормами и имеют поведенческие (сооружение и использование термических убежищ) и морфофизиологические адаптации (отрастание к зиме роговой бахромы на ногах, сезонная перестройка пищеварительного тракта для усвоения грубого веточного корм). Это обеспечивает им оседлый образ жизни в условиях резких природно-климатических изменений окружающей среды. Поэтому тетеревиные – удобная модель для выяснения особенностей экологии птиц, в том числе зоогеографического, этологического и биоэнергетического характера. Оценка их биоценотической роли важна не только с теоретической, но и с практической стороны, т.к. позволяет выработать наиболее эффективные способы рационального использования и повышения продуктивности популяций этих объектов охоты.

Все эти обстоятельства побудили автора провести настоящее исследование. В работе, посвященной изучению тетеревиных птиц огромного и малоизученного региона, проанализированы многолетние данные наблюдений, проведенных автором в период с 1984 по 2014 гг. в разных эколого-ландшафтных районах Якутии, а также обобщены материалы литературных и фондовых сведений за последние десятилетия.

Цель и задачи работы. Выявление особенностей характера распространения, динамики численности и экологии тетеревиных, обитающих в природных условиях Якутии.

Достижение этой цели подразумевает решение следующих задач.

1. Оценить современное состояние популяций тетеревиных Якутии, их распространение и динамику численности.
2. Выявить особенности питания, размножения и адаптации тетеревиных к зимним условиям.
3. Определить значение тетеревиных птиц в экосистемах и в охотничьем промысле.
4. Разработать пути оптимизации использования ресурсов, воспроизводства и сохранения тетеревиных.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Распространение обыкновенного глухаря и тетерева на территории Якутии ограничено продуктивностью лесных фитоценозов и климатическими условиями, определяющими адаптивный потенциал видов к существованию в наиболее экстремальных зимних условиях Северного полушария.

2. В разных районах Якутии пики численности белой и тундряной куропаток, тетерева и каменного глухаря в большинстве случаев совпадают между собой по времени и имеют периодичность 10-11 лет. Основными факторами, влияющими на многолетние изменения количества птиц, нередко выступают погодно-климатические условия, особенно резкие колебания погоды и дожди во время гнездования.

3. Тетеревиные птицы как первичные консументы являются одним из важных компонентов тундровых и северотаежных экосистем Якутии, где потребление ими растительных кормов в зимний период значительно и достигает 100 – 120 кг/км². В отдельные годы белая и тундряная куропатки становятся основными фитофагами в горных и равнинных тундрах.

4. Крупные зимующие птицы используют разные стратегии адаптаций для переживания низких температур: тетеревиные, питание которых менее калорийно, чем у врановых, используют термические убежища и имеют тенденцию к гипотермии, что значительно уменьшает энергетическую стоимость жизни; врановые поддерживают постоянно высокий уровень температуры тела, питаясь высококалорийными кормами.

Научная новизна работы. Впервые для столь крупного и разнообразного по природным условиям региона на основе многолетних собственных и литературных данных, а также анализа значительного количества фондовых материалов раскрыты основные особенности экологии тетеревиных птиц. В том числе впервые проведены долгосрочные исследования и выявлены общие причины динамики их численности. Впервые выявлены основные особенности распространения, размножения и питания птиц этого семейства в Якутии. Установлены особенности биологии малоизученных эндемичных видов востока России – дикуши и каменного глухаря.

Теоретическое значение. Для обширной северо-восточной территории России отмечена связь распространения тетеревиных птиц с ареалами древесных пород и структурой лесной растительности. Выявлены общие закономерности динамики численности этих птиц в зависимости от погодноклиматических условий. Установлена ведущая роль тетеревиных птиц как первичных консументов в горных и тундровых экосистемах Якутии. Определена экологическая стратегия переживания тетеревиными длительных зимних периодов с низкими температурами, связанная с использованием термических убежищ, с гипотермией птиц и особенностями их пищеварения.

В результате на примере изучения тетеревиных внесен существенный вклад в познание экологических особенностей птиц, в том числе их адаптивного потенциала.

Практическое значение. Результаты исследований составляют фундаментальную основу управления ресурсами тетеревиных птиц в Якутии. Итоги выполненной работы представляют собой информационную базу для дальнейшего долговременного мониторинга изменений состояния популяций тетеревиных птиц.

Полученные результаты предназначены для организации охотхозяйственных и природоохранных мероприятий, подготовки научно-популярной литературы и учебных курсов, необходимых для развития экологического образования, в том числе для студентов биологических специальностей ВУЗов.

Результаты фундаментальных работ автора использованы при выполнении ряда научно-практических разработок “Аэровизуальный учет численности тетеревиных птиц”, “Организация научных исследований в республиканском зоопарке “Орто-Дойду”, “Зимние маршрутные учеты охотничье-промысловых видов животных в РС(Я)”. Они также нашли применение при подготовке технико-экономического обоснования и оценке последствий строительства нефтепровода Восточная Сибирь – Тихий океан, магистрального газопровода Якутия – Хабаровск – Владивосток, Канкунской ГЭС и других промышленных объектов. Разработаны научные основы для реализации мероприятий по сохранению дикуши и предложена программа создания питомника по её разведению.

Апробация работы. Результаты исследований по теме диссертации доложены на II Международной орнитологической конференции (Улан-Удэ, 2003), Второй международной конференции “Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата” (Якутск, 2003), Международной конференции “Проблемы популяционной экологии животных”, посвященной памяти академика И.А. Шилова (Томск, 2006), Международной конференции

“Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World” (США, Бойзе, 2010), III Международной конференции “Biodiversity & Sustainable Energy Development” (Испания, Валенсия, 2014) и в ряде других международных конференций. Соискатель участвовал в работе Конференции по орнитологическим проблемам Сибири (Барнаул, 1991), Сибирской зоологической конференции, посвященной 60-летию ИСЭЖ СО РАН (Новосибирск, 2004), Региональной научно-практической конференции “Лесные исследования в Якутии: итоги, состояние и перспективы” (Якутск, 2006) и ряда региональных и республиканских совещаний, конференций и симпозиумов.

Публикации. Основные результаты исследований соискателя отражены в 114 научных публикациях, в т.ч. в 20 статьях в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 9 глав, заключения, выводов и приложения. Она изложена на 463 стр. и содержит 73 таблицы, 75 рисунков и графиков. Список использованной литературы включает 670 публикаций, в том числе 97 на иностранных языках.

Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной работе представлены результаты многолетних собственных исследований автора, а также материалы литературных, архивных и опросных сведений (табл.1).

Исследования выполнялись в рамках фундаментальных научных программ Института биологических проблем криолитозоны СО РАН: «Структура и функционирование горных экосистем Северо-Восточной Якутии» (1986-1995 гг.), «Биоразнообразие растительного и животного мира в геопаре равнина-горы на примере Приленского района» (2001-2006 гг.), «Динамика биологических ресурсов криолитозоны Центральной, Восточной и Южной Якутии: состояние, использование, мониторинг и охрана» (2007-2009 гг.), «Наземные экосистемы долины Средней и Нижней Лены» (2010-2012 гг.).

Специальные исследования по учету численности, распространению и некоторым сторонам биологии тетеревиных птиц проведены нами в рамках выполнения научно-практических работ (НПР) Департамента биологических ресурсов Министерства охраны природы Республики Саха (Якутия) (ДБР МОП РС(Я)):

1. «Корректировочный наземный учет численности каменного глухаря в бассейне р. Вилюй» (2000 г.);
2. «Учет численности охотничье-промысловых птиц Республики Саха (Якутия). Подпрограмма. Учет численности тетеревиных птиц в Центральной Якутии» (2001 г.);
3. «Авиавизуальный учет численности охотничье-промысловых видов животных РС(Я). Подпрограмма. Учет тетеревиных птиц» (2001 – 2002 гг.);
4. «Современное состояние дикуши в Якутии: экология, распространение, численность, стратегия сохранения» (2003 – 2004 гг.).

Места проведения полевых исследований автора и объем собранного материала (1984–2014 гг.)

Исследования 1	Районы полевых исследований и объем собранного материала 2
Стационарные исследования	<p><u>Северотаежная подзона:</u> 1. Долина нижнего течения р. Лена. Окрестности с. Кыстатем (1984 – 1987 гг., 2004 г.); 2. Осевая часть Верхоянского хребта. Стационар «Келе» (1989 – 1994 гг.); 3. Долина верхнего течения р. Яна. Окрестности п. Батагай (регулярно с 1997 г.);</p> <p><u>Среднетаежная подзона:</u> 4. Центральная Якутия. Окрестности г. Якутск (регулярно с 1990 г.); 5. Южная Якутия. РР «Суннагино – Силлигилинский» (2003 – 2004, 2006 – 2007, 2009 – 2011 гг.).</p>
Полустационарные исследования	<p><u>Тундровая зона:</u> 1. Анабарская тундра (Анабарский район, июль-август 2009 г.); 2. Халерчинская тундра (Нижнеколымский район, июль – август 2008 г.); 3. Окрестности п.Тикси (Булунский улус, октябрь – ноябрь 1999 г.).</p> <p><u>Таежная зона:</u> <u>Лесотундровая подзона:</u> 1. Окрестности с. Андрюшкино (Нижнеколымский район, апрель – май 1999 г.); 2. Долина р. Молодо (Булунский район, июль-август 2005 г.); 3. Окрестности п. Кулар (Нижнеянский район, июнь – июль 1996 г., июль – август 2000 г.).</p> <p><u>Северотаежная подзона:</u> 1. Северо-восточная Якутия: 1) Долина среднего течения р. Дулгалах (март – июнь 1989 – 1991 гг., сентябрь 1989 г., март – июль 1992 г.); 2) Долина р. Адыча (Верхоянский район, июнь – июль 2001 г., июль 2006 г., июль 2008 г, август 2013 г.); 3) Окрестности с. Ючюгей (Оймяконский район, июль – август 1994 г.). 2. Северо-западная Якутия: 1) Долина р. Арга-Салаа (Оленекский район, май – июнь 2003, 2004 гг.); 2) Долина р.Большая Куонамка (Анабарский район, август – сентябрь 2008 г.).</p> <p><u>Среднетаежная подзона:</u> 1. Центральная Якутия: 1) Уч. «Улай» (Мегино – Кангаласский район, зима 1989 – 1990 гг.); 2) НПП «Ленские столбы» (Хангаласский район, с 1989 – 2006 гг.); 3) Уч. Нуотара (Амгинский район, март – апрель 2003 г); 4) Долина Эркээни (Хангаласский район, регулярно с 1989 г.); 5) Окрестности с. Магарассы (Горный район, регулярно с сентября по декабрь 1999 – 2003 гг.);</p>

1	2
	<p>6) Окрестности с. Сеген-Кюель (Кобяйский район, февраль 2004 г.); 7) Окрестности с. Крест – Хальджай (Томпонский район, декабрь 2009 – 2010 гг., сентябрь 2012 г.); 8) Окрестности с. Синск (Хангаласский район, июль – август 2013 – 2014 гг.)</p> <p>2. Южная Якутия:</p> <p>1) Долина р. Алгама (Нерюнгринский район, май – июль 1999 г.); 2) Долина р. Чульмакан (Нерюнгринский район, июнь – июль 2003 г.); 3) РР «Чабда» (Усть-Майский район, май – июнь 2000 г.); 4) РР «Пилька» (Ленский район, май-июнь 2001 г., август – сентябрь 2002 г.); 5) РР «Унгра» (Алданский район, июнь-июль 2005 г., март, май – июнь 2009 г., март, июнь 2010 г.).</p> <p>3. Западная Якутия:</p> <p>1) Долина р. Чиркуо, РР «Чонский» (Мирнинский район, август – сентябрь 1990 г., июль – август 2002 г.); 2) Окрестности г. Виллойск (Виллойский район, ноябрь – декабрь 1998 г., март 2000 г., март 2003 г., ноябрь 2010 г.); 3) Окрестности с. Кутана (Сунтарский район, декабрь 2003 г.).</p>
<p>Учетные маршруты птиц включены только учетные маршруты птиц с остановками для наблюдения за ними</p>	<p><u>Водные маршруты на резиновых лодках с остановками для наблюдений:</u> Северная Якутия: нижнее течение Яны (июль 2000 г., 120 км), р. Молодо (нижнее течение Лены, август 2005 г., 164 км), р. Арга-Салаа (среднее течение р. Оленек, июль 2004 г., 205 км); Восточная Якутия: р. Адыча (верхнее течение Яны, июль 2001 г., 580 км), р. Келе (нижнее течение р. Алдан, июль – август 1989 г., 250 км); Западная Якутия: р. Чона (верхнее течение р. Виллой июль – август 2002 г., 120 км); Южная Якутия: рр. Гонам, Учур (среднее течение р. Алдан, август-сентябрь, 2003 г., 550 км), р. Пилька (верхнее течение Лены, июнь 2001 г., сентябрь 2002 г., 260 км.) р. Тимптон (среднее течение р. Алдан май – июнь 2007 г., 250 км, июль – август 2007 г., 250 км, август 2010 г., 300 км.). ВСЕГО: 3049 км.</p> <p><u>Пешие учеты птиц:</u> Стационары: окрестности с. Кыстатем (Жиганский район, 1985 – 1986 гг., 78 км), стационар Келе (Верхоянский, Кобяйский районы, 1989 – 1993 гг., 341 км), окрестности п. Батагай (Верхоянский район, регулярно с 1998 г., 647 км), окрестности г. Якутск (постоянно с 1989 г., более 1200 км), РР «Суннагино-Силлигилинский» (2004 – 2010 гг., 432 км); Полустационары: Общее с 1984 г. – более 4000 км. ВСЕГО: более 6000 км.</p> <p><u>Маршруты на лошадях:</u> Уч. Туора – Кердюген – база «Келе» (Верхоянских район, апрель – июнь 1898 – 1992 гг., 870 км), уч. Магылла (Верхоянских район, 2006 – 2010 гг., 320 км). ВСЕГО: 1190 км.</p>

1	2
	<p><u>Маршруты на снегоходах «Буран»:</u> Окрестности с. Кыстатем (Жиганский район, зимы 2004 – 2007 гг., 800 км); Суордах – Орто-Салаа (Верхоянский район, январь-февраль 1991 – 1992 гг., 260 км); Бетенкес – Туостах, декабрь 2008 г., 180 км), окрестности с. Андриюшкино (Нижнеколымский район, апрель – май 1999 г., 300 км), долина р. Нуотара (Амгинский район, март 2003 г., 125 км), Уч. Кюлят – р. Тюнг (Вилуйский район, март – апрель 2000 г., 240 км), Нерюнгри – р. Тимптон (Нерюнгринский район, март 2009 г., 150 км). ВСЕГО: 2055 км.</p> <p><u>Маршруты на автомобилях высокой проходимости и вездеходах:</u> Зимние учеты в центральных районах Якутии (октябрь 2001 – апрель 2002 гг., октябрь – ноябрь 2005 г., 2009 г., апрель 2011 г., общая протяженность 2650 км); Зимне-весенние учеты вдоль Станового хребта (март-апрель 2005 г., 580 км); Зимние учеты в Нерюнгринском районе (март 2004 г., март 2009 г., март 2011 г., общая протяженность 940 км); по трассе ВС-ТО (Алданский район – Олекминский район, июнь-август 2011 г., 1200 км); Зимние учеты в Алданском районе (март 2009 г., март 2011 г., общая протяженность 330 км). ВСЕГО: 5700 км.</p>
Авиаучеты охотничье-промысловых животных, включая тетеревиные	<p><u>1989 г.</u> Общая протяженность авиамаршрутов: в Западной Якутии – 9453 км, в Центральной Якутии – 7860 км.</p> <p><u>2001 г.</u> Общая протяженность авиамаршрутов: в Западной Якутии – 14015 км, в Южной и Центральной Якутии – 15900 км.</p> <p><u>2002 г.</u> Общая протяженность авиамаршрутов в Северо – восточной Якутии – 18030 км.</p>
Морфометрические параметры птиц	<p><u>Промеры взрослых птиц:</u> 471 экз. белой куропатки, 53 – тундряной куропатки, 54 – каменного глухаря, 5 – обыкновенного глухаря, 42 – рябчика, 55 – тетерева, 8 – дикуши, 6 – гибридов каменного и обыкновенного глухарей, 1 гибрид каменного глухаря и тетерева, 1 гибрид тетерева и белой куропатки.</p> <p><u>Промеры птенцов:</u> 14 птенцов (от 1 дня до 90 дней) каменного глухаря, 2 – обыкновенного глухаря, 24 (от 1 дня до 60 дней) – рябчика, 5 – дикуши, 24 (от 1 дня до 60 дней) – белой куропатки, 20 (начиная с недельного возраста до 90 дней) – тундряной куропатки, 12 (от 1 дня до 60 дней) – тетерева.</p>
Данные по размножению	<p><u>Обнаруженные гнезда:</u> (собственные находки, архивные и литературные сведения) Каменный глухарь – 15 гнезд, рябчик – 7, белая куропатка – 57, тетерев – 12, тундряная куропатка – 10.</p> <p><u>Наблюдения на токовищах:</u> Каменный глухарь – 62 дня. Тетерев – 5 дней.</p> <p><u>Суточный бюджет времени в период токования:</u> Белая куропатка – 12 суток, тундряная куропатка – 6 суток, дикуша – 2 суток (в неволе), тетерев – 3 суток (в неволе), каменный глухарь – 6 суток (в природе), 4 суток (в неволе).</p>

1	2
Изучение питания	<p><u>Количество обработанных зобов:</u> белая куропатка – 956, тундряная куропатка – 103, каменный глухарь – 188, обыкновенный глухарь – 8, рябчик – 127, и тетерев – 74.</p> <p><u>Количество обработанных желудков:</u> белая куропатка – 390, тундряная куропатка – 68, каменный глухарь – 101, обыкновенный глухарь – 4, рябчик – 71, и тетерев – 40.</p> <p><u>Почасовой отстрел белой куропатки для выяснения скорости потребления корма:</u> 51 экз.</p>
Изучение биоэнергетических показателей	<p><u>Количество потребляемого корма за сутки:</u> белая куропатка – 4 особи, тундряная куропатка – 2, тетерев – 1, каменный глухарь – 2, рябчик – 1.</p> <p><u>Суточный бюджет времени:</u> белая куропатка – 123 наблюдения, тундряная куропатка – 87, тетерев – 53, каменный глухарь – 92, рябчик – 73.</p> <p><u>Измерения температуры тела:</u> проанализировано 32728 измерений температуры тела и 8190 измерения температуры среды каменного глухаря и тетерева.</p>

Наблюдения по биологии отдельных видов и измерение биоэнергетических показателей проведены в рамках НПР с ГУ Республиканский зоопарк «Орто-Дойду»: «Организация научных исследований в республиканском зоопарке «Орто-Дойду» (2005-2013 гг.). Сведения по зимней численности птиц получены в ходе выполнения НПР «Зимние маршрутные учеты охотничье-промысловых видов животных в РС(Я)» Департамента биологических ресурсов МОП РС(Я) (2000-2005 гг.), Управления Россельхознадзора по РС(Я) (2007-2008 гг.), Департамента охотничьего хозяйства МОП РС(Я) (2009-2012 гг.).

Целенаправленные исследования по экологии тетеревиных птиц проведены также при поддержке грантов РФФИ:

1. 03-04-96055-р 2003 арктика_a (2003-2005 гг.) «Ресурсы куриных птиц севера Якутии: фауна, распространение, экология»;
2. 06-04-96029-р_восток_a (2005-2007 гг.) «Изучение экологии дикуши»;
3. 10-04-00248_a (2009-2012 гг.) «Тетеревиные птицы таежной Якутии: (распространение, численность, экология)».

Сведения о численности, распространении и некоторых сторонах экологии тетеревиных птиц получены также в ходе выполнения НИР по Госзаказам МОП РС(Я) и хоздоговорных работ, в которых автор являлся исполнителем или руководителем.

Диссертация подготовлена по результатам маршрутных и стационарных исследований автора, проведенных с 1984–2014 гг. на территории 32 (из 35) районов Республики Саха (Якутия). Стационарные исследования проведены на 5 ключевых участках, полустационарные работы (продолжительность 12 и более дней) – в 15 пунктах, в некоторых из них – неоднократно в течение ряда лет (рис.1., табл.1.).

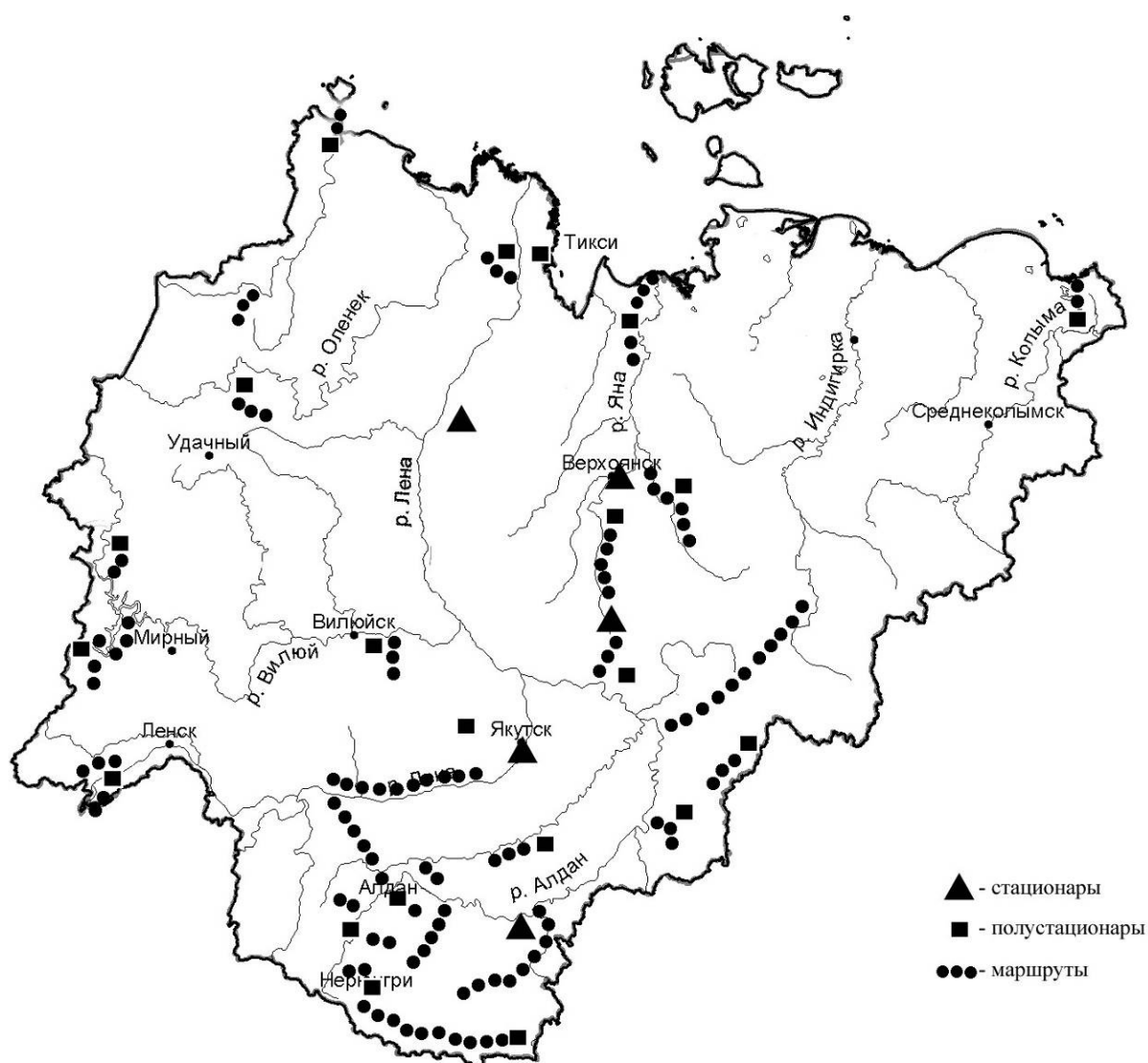


Рис.1. Карта-схема полевых исследований

Стационары:

Северотаежная подзона:

1. Долина нижнего течения р. Лена, окрестности с. Кыстатем ($67^{\circ}19'$ с.ш. $123^{\circ}19'$ в.д.), 1984-1887 гг., 2004 г. (рис. 2);

2. Осевая часть Верхоянского хребта, стационар «Келе» ($63^{\circ}6'$ с.ш. $139^{\circ}9'$ в.д.), 1989-1994 гг. (рис. 3);

3. Долина верхнего течения р. Яна, окрестности с. Бетенкес ($67^{\circ}38'$ с.ш. $135^{\circ}34'$ в.д.), регулярно с 1997 г. (рис. 4);

Среднетаежная подзона:

4. Центральная Якутия, окрестности г. Якутск ($62^{\circ}2'$ с.ш. $129^{\circ}36'$ в.д.), постоянно с 1990 г. (рис. 5);

5. Южная Якутия, ООПТ «Суннагино-Силигилинский» ($58^{\circ}29'$ с.ш. $129^{\circ}14'$ в.д.), регулярно с 2003 г. (рис. 6).



Рис. 2. Редкостойный лиственничный лес в долине нижнего течения Лены (Жиганский р-н, окрестности с. Кыстатем). Июль 2014 г. Фото М.А. Харитоновой.



Рис. 2. Долина р. Гнас. Окрестности стационара «Келе». (осевая часть Центрального Верхоянья). Сентябрь 2012 г. Фото Н.В. Мамаева.



Рис. 4. Окрестности стационара в долине верхнего течения р. Яна. Июль 2009 г.



Рис.5. Токовище каменного глухаря в бассейне р. Кенкеме. Окрестности г. Якутск.
Май 2006 г.



Рис. 6. Среднее течение р. Алдан. Окрестности стационара в Южной Якутии на территории Республиканского ресурсного резервата «Суннагино-Силлигилинский».
Август 2009 г.

При сборе материала по размножению продолжительные ежегодно в течение одного месяца наблюдения на токах каменного глухаря проводились в 1990 и 1991 гг. в местности Туора-Кердюген (среднее течение р. Дулгалах, северное предгорье Верхоянского хребта). Другие токовища глухаря, расположенные на местностях Кенкеме (Центральная Якутия) и Унгра (Южная Якутия), посещались разово или периодически. Общая продолжительность работ на токовищах 67 дней. При продолжительных наблюдениях посещаемости и поведения каменного глухаря использована методика, принятая для обыкновенного глухаря (Белко, 1989). Так в начале токования прилет и отлет птиц отмечали с 12-метровой вышки, построенной на краю токовища. В разгар токования наблюдения проводили на земле с установленных в центре и по периферии тока скородков. При изучении поведенческих реакций производили фотографирование и видеосъемку птиц. Для этого использовали как штатные, так и длиннофокусные (300-500 мм) объективы и видеокамеры с 10- и 20-кратным увеличением. Возраст присутствующих на токовище самцов глухаря различали по форме и размеру хвоста, что позволило выделять три возрастные группы: сеголетки, средневозрастные (2-3 года) и птицы старшей возрастной группы (4+) (Андреев, 1977б). Работы на токовищах тетерева проведены в Центральной Якутии в 2-х токах, расположенных в Горном (окрестности с. Магарассы) и Хангаласском районах (уч. Юрюнг–Бас). Общая продолжительность наблюдений на токовищах 10 дн. Кроме этого разовые наблюдения за поведением токующих птиц проводили или на экскурсиях, или путем подкарауливания, сидя на одном месте (Новиков, 1953).

В работе использованы сведения по 57 гнездам белой куропатки, 10 – тундряной куропатки, 12 – тетерева, 7 – рябчика и 15 – каменного глухаря. В гнездовой период фиксировали по мере возможности сроки откладки первого яйца, устанавливаемые прямым наблюдением. При установлении величины кладки учитывали лишь те гнезда, в которых она завершилась. Продолжительность инкубации определяли по срокам начала насиживания и

появления первого птенца. При наблюдениях за гнездами использовали актограф (Семенов-Тян-Шанский, 1960). Режим насиживания исследован на примерах белой куропатки – 62 час. и каменного глухаря – 42 час. При описании роста птенцов в природе использовано подразделение на возрастные группы (Михеев, 1948; Новиков, 1953). С целью изучения роста птенцов произведено взвешивание 54 птенцов белой куропатки, 20 – тундряной куропатки и 12 – каменного глухаря.

Для сравнения роста птенцов белой куропатки выбраны использованные А.В. Андреевым (1990) для анализа развития арктических птенцов ростовые характеристики:

dW — скорость линейного роста массы, или средний привес массы в интервале от $1/4$ до $3/4$ конечной массы;

T_1, T_2, T_3 — периоды, в течение которых достигается соответственно четверть, половина и три четверти конечной массы.

Взвешивание яиц и птенцов производили на весах ВЛТК–500 и торсионных весах 100 и 1000 г.

При сборе материала по питанию использованы общепринятые (Новиков, 1953, 1976) и специальные методы, широко применяемые в исследованиях тетеревиных птиц (Зверев, 1939; Долбик, 1959; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Борщевский, 1986а; Chapuis, Didillon, 1987). Исследовано содержимое зобов и мускульных желудков 956 экз. белой куропатки, 103 – тундряной куропатки, 188 – каменного глухаря, 8 – глухаря, 74 – тетерева и 127 – рябчика. Содержимое зобов высушивали до воздушно–сухого состояния. Длину и диаметр кусочков корма определяли с использованием штангенциркуля и микроскопа МБС–10. Взвешивание производили на весах АДВ-200. В теплое время года анализ содержимого зобов обычно проводили в день добычи птицы. При обработке данных использовали показатель частоты встречаемости (отношение числа зобов с конкретным кормом к общему числу наполненных зобов) и удельную частоту встречаемости (отношение встречаемости конкретного корма к суммарной встречаемости

всего корма). Качественный анализ осуществлялся методом видовых «фракций» растений или животных (Борщевский, 1986а), количественный – по их объемному содержанию (Семенов-Тянь-Шанский, 1960). Материал по питанию дикуши основывается на данных прямых наблюдений в природе. Для других видов наблюдения непосредственно в природе проводились в снежный период во время тропления и в случаях встреч с кормящимися птицами. В некоторых случаях использовали сведения, полученные путем анализа экскрементов (Долбик, 1959). При изучении сезонных изменений питания выделяли 5 периодов: зимний, весенний, летний, позднелетний, осенний и 2 переходных – ранневесенний и позднеосенний.

Величина суточного рациона рассчитана по формуле, предложенной А.В. Андреевым (1982):

$$Mf = mf \text{ Tr} + mf \text{ 1,7Ta},$$

где Tr – суммарное время ночного и дневного отдыха, Та- суммарный период кормежки, mf – скорость потребления пищи во время пребывания в лунке. В свою очередь, $mf = Pf / Tn$, где Pf – масса содержимого зоба, Tn- период ночевки. Нами всего были добыты в вечернее время вылетающими из лунок и непосредственно перед залеганием в ночевочную лунку 10 особей (белая куропатка – 4, тундряная куропатка – 2, тетерев – 1, каменный глухарь – 2, рябчик – 1).

Наполняемость зоба белых куропаток в зимнее время была определена путем почасового отстрела кормящихся птиц в долине Нижней Лены 20–27.11.1987 г. (n=18), в осевой части Центрального Верхоянья (890–1100 м н.у.м) 15-27.11.1990 г. (n=8), в Верхоянской котловине 15–20.02.1991 (n=8), в весеннее время – в Центральном Верхоянье 16–20.04.1991 г. (n=17). Анализ встречаемости корма в весеннем питании белой куропатки в разные годы (1987-1990 гг.) проведен для Центрального Верхоянья (n=104).

В работах приводится поясное время, имеющее в Средней Лене разницу с меридиональным +1,13 час. и +2,13 час. – Центральном Верхоянье.

Сбор материала по численности. Сведения по численности птиц в местах стационарных и полустационарных работ получены методами наземных учетов, проводимых на постоянных площадках, токовищах, на гнездовых территориях, прогонов на ленточных пробах, а также конно-пеших маршрутов. В летне-осенние периоды преимущественно использовались общепринятые методы учета тетеревиных – путем их прогона на ленточных пробах и осеннего маршрутного учета (Новиков, 1953; Данилов, 1963; Семенов-Тянь-Шанский, 1964; Гаврин, Дронсейко, 1977; Методические указания..., 1980). В зимний период использовали методические рекомендации по проведению зимнего маршрутного учета (ЗМУ) охотничьих животных (Методические рекомендации, 2009). Наиболее полные сведения получены нами в ходе проведения ежегодных (за исключением отдельных лет) ЗМУ белых куропаток на постоянных маршрутах на двух ключевых участках – с 1984 г. в долине нижнего течения Лены (Жиганский район) и с 1986 г. в бассейне верхнего течения Яны (Верхоянский район). Кроме того, в местах стационарных исследований при определении относительной численности птиц использовали метод регистрации всех встреч птиц (Коренберг, Кузнецов, 1963) с их картированием на топокартах М 1:10000 и 1:30000, а в последние годы – с использованием космоснимков территории. Всего за период работ пешими учетами птиц и экскурсионными маршрутами пройдено более 6000 км, конными – 2300 км (табл.1.).

Основным источником данных по численности птиц на всей территории Якутии являются ЗМУ, проводимые ежегодно во второй половине зимы по всем районам республики с 2000 по 2012 гг. Обработка данных учетов проводилась по методическим рекомендациям по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в России (2009). При проведении ЗМУ близкие виды (каменный и обыкновенный глухари, белая и тундряная куропатки) записывались без видового разделения («глухарь» и «куропатка»). Поэтому в

районах совместного обитания этих птиц в расчетах численности были использованы показатели, вычисленные от процента встречаемости того или иного вида. Следует отметить, что до 2006 г. учеты тетеревиных птиц проводились в республике без должного внимания и не столь тщательно, как пушных или копытных животных. Поэтому для обработки сведений ЗМУ 2000-2005 гг. нами были отобраны карточки учетов только постоянных и проверенных корреспондентов. С введением лицензирования на добычу тетерева и глухарей с 2006 г. и повышением качества учетов процент выбракованных карточек все же остается большим (более 50%). Как указывают И.П. Кокорина и Ю.С. Равкин (2010) учеты тетеревиных птиц имеют погрешности, т.к. при приближении человека они обычно затаиваются или уходят не взлетая. Поэтому полученные нами данные являются относительными, но тем не менее вполне отражают изменение численности массовых видов тетеревиных птиц по годам.

Данные учетных работ ЗМУ экстраполировались на 8 групп районов (табл. 2).

Таблица 2

Охотничье-хозяйственное районирование Якутии (по: Тавровский, 1970)

Районы	Площадь, тыс. км ² ; преобладающий тип ландшафта
Тундровый	587; тундра всех типов, лесотундра
Северо–западный	482; лесотундра, лиственничная редколесная равнинная тайга
Северо–восточный	573; лиственничная редколесная горная тайга, горная тундра
Вилуйский	318; светло–хвойная равнинная тайга, озерно–лесная низменность
Центрально–Якутский	221; светло–хвойная равнинная тайга, аласы
Колымо–Индигирский	264; озерно-лесная низменность, лиственничная редколесная предгорная тайга
Южно-Якутский	596; среднегорная тайга, с преобладанием лиственницы и с участием кедра

Кроме стандартных учетов во время прохождения сухопутных маршрутов на снегоходах «Буран» (пройдено 2055 км), на автомобилях высокой проходимости и вездеходах (5700 км) и водных маршрутов на резиновых лодках и катамаранах (3049 км) проводили кратковременные остановки для учета численности тетеревиных птиц и наблюдений за ними.

При проведении авиаучетов среди тетеревиных птиц, встречающихся в Якутии, наиболее подходящим объектом при учете с самолета Ан-2 является каменный глухарь и в меньшей степени – тетерев (Лабутин, Попов, 1970; Исаев, 2006). При оценке численности белой и тундряной куропаток более или менее достоверные сведения получают при авиаучетах в весенний период, которые приемлемы лишь в тундровой зоне (Перфильев, 1970а). Сведения по куропаткам, полученные в таежной зоне, довольно субъективны, дают информацию лишь о местах концентрации и предпочитаемых биотопах. Для рябчика и дикуши авиаучет бесперспективен.

Аэровизуальный учет численности каменного глухаря проведен нами попутно при авиаучетах диких копытных животных (табл. 1), во время которого учитывались рекомендации особенностей учета птиц с самолета в условиях светлехвойной тайги (Лабутин, Попов, 1970) и других лесных сообществ (Кузьмин и др., 1984). В работе использованы также результаты авиаучетов разных лет, где при учетах диких копытных животных был попутно проведен учет тетеревиных птиц. При расчетах численности использован пересчетный коэффициент, равный 3,5 и полученный нами по результатам сравнения данных авиаучета и корректировочного наземного учета (Исаев, 2006). Ширина учетной полосы при авиаучетах составлял 500 м (по 250 м с каждого борта). Общая протяженность авиамаршрутов 65258 км (табл.1).

Для выяснения состояния численности тетеревиных птиц в основных местообитаниях в Центральной Якутии использованы результаты широкомасштабных ЗМУ, проведенных нами в ноябре-марте 2001–2002 гг. и марте-апреле 2006 г. Учетными работами были охвачены девять

административных территорий Центральной Якутии общей площадью 176,6 тыс. км². Места для проведения работ выбирались с учетом распространения основных типов растительности (Атлас..., 1989), наличия дорог и населенных пунктов. Исходя из того, что показатели обилия, рассчитанные в среднем по выделам карты растительности не отражают действительного обилия тетеревиных птиц и удовлетворительные результаты получаются усреднением данных по группам выделов (Равкин, Коковина, 2011) при обработке данных использовали усредненные данные. Общая протяженность маршрутов составила: в ноябре-марте 2001-2002 гг. – 525 км, в марте-апреле 2006 г. – 268 км.

В горной части Якутии проведение учетных работ из-за сильной пересеченности рельефа, суровости климатических условий, своеобразия растительного покрова и освещенности отличается большой трудоемкостью (Реймерс, 1958; Абуладзе, 1989 и др.). Традиционные методы учета куриных в горных условиях практически неосуществимы (Витович, 1986). В горных территориях нами были использованы способы учета, которые более или менее давали достоверные сведения: на постоянных площадках и регистрация самцов на токовых участках в период брачной активности. В последнем случае учеты токующих и сидящих на сторожевых постах самцов белой и тундряной куропаток лучше вести во время маршрута на лошадях. Такие учеты были приурочены к периоду почти полного освобождения территории от снега, когда определились гнездовые участки куропаток (середина мая – начало июня). Как показали наблюдения, обнаруживаемость самцов белой куропатки на 76 % выше, чем самок, а тундряной – примерно 90 %. Поэтому при расчетах плотности использовалась поправка на встречаемость в зависимости от действительного соотношения полов, которое устанавливалось по наблюдениям на постоянных учетных площадках.

Учеты птиц на токовищах тетерева проводили по известным методикам – с подхода или временных засидок (Кириков и др., 1952; Кузякин, 1979;

Водопьянов, 1983). Такие же способы учета использовались для учета на токах каменного глухаря.

В летне-осенний период проводились учеты на постоянных площадках. Наиболее трудным в горных условиях оказалось проведение учетов в зимний период, особенно при оценке численности тундряной куропатки, и полученные в этот сезон года показатели дают только приблизительную оценку.

Некоторое представление о состоянии численности птиц дают данные анкетирования (n=242) осенне-зимних учетов охотников, проведенных в 2010-2012 гг. ГУ «Госохотконтроль» Департамента охотничьего хозяйства РС(Я). Другие виды анкетных сведений (учеты на токах и выводков) достоверны лишь для ограниченной площади, например на территории отдельного охотничьего угодья.

Материал по биоэнергетическим показателям птиц в природных условиях собран в зимние периоды 1989–1993 и 2002–2003 гг. на северном макросклоне Верхоянского хребта и в среднем течении р. Лена. В основу энергетических расчетов положены следующие основные компоненты: 1 – количество потребляемого птицей корма за сутки, его состав и калорийность; 2 – суточное количество экскрементов и их калорийность; 3 – суточный бюджет времени. Калорийность поедаемых растений и экскрементов определялась методом ускоренного определения питательной ценности кормов (Кочан, 1982). Для этого использовались части растений, собранные во время тропления кормящихся птиц и фрагменты корма из зобов добытых птиц. В последнем случае фрагменты пищи тщательно промывались. Калорийность экскрементов тонкого и слепого отделов кишечника измеряли по отдельности. Части растений и фракции выделений высушивались в сушильном шкафу при температуре 60–80° С. Всего проведено 23 измерения.

Суточное количество экскрементов (n=1380) определяли путём сбора твердых и жидких фракций в подснежных камерах, в местах отдыха и

кормежек птиц (Потапов, Андреев, 1973). Суточный бюджет времени реконструирован на основе комбинации методов расшифровки длительности периода кормёжки по следам и краткосрочного индивидуального хронометрирования (n=123, по: Дольник, 1982).

В качестве примера, характеризующего энергетические показатели куропаток, нами представлен материал по зимнему периоду 1990–1991 гг., когда в течение декабря-февраля были проведены наблюдения за птицами на северном макросклоне Верхоянского хребта (долина р. Орто-Сала). Среднесуточная температура в исследованные дни декабря составила -42°C , января -29°C и февраля -49°C . Так как наиболее точные параметры получены при -30° и -40°C , вычисления биоэнергетических показателей проведены в этих температурных условиях. Суточный бюджет энергии при -50°C рассчитан нами по суточному бюджету времени. Суточная активность белой и тундряной куропаток в зимний период реконструирована по итогам 73 встреч в Центральном Верхоянье (1990–1991 гг.). Известно, что, зная вес и количество выделяемых экскрементов в течение суток, можно найти экскреторную энергию (Потапов, Андреев, 1973). Экскреторная энергия (ее), величина утилизации энергии из пищи (МЕС) и суточный бюджет времени (ДЕВ) вычислены по формулам, предложенных А.В. Андреевым (1982):

$$ee = ee_d + ee_c = m_d \times q_d + m_c \times q_c,$$

где m_d и m_c – средняя продукция твердых и жидких экскрементов, г/ч;
 q_d и q_c – удельные калорийности двух фракций экскрементов, кДж/г сухой массы. В свою очередь

$$m_d = 46,44 M_d / T_n \times m^{0,6};$$

$$m_c = 46,44 M_c / 24 \times m^{0,6},$$

где M_d и M_c – средняя масса твердой и жидкой фракции, г; m – средняя масса птиц в выборке, г; T_n – период ночевки, час.

$$\text{МЕС} = 1 - \frac{ee}{gei},$$

где gei – валовая (большая) энергия корма.

$$DEB = M_f g_f MEC,$$

где M_f – общее количество корма, потребляемого птицей за сутки, g_f – энергетическая стоимость компонентов рациона.

Вторым способом вычисления является преобразование суточного бюджета времени (DTB) в суточный бюджет энергии. При вычислениях использована формула (по: Андреев, Линден, 1986):

$$DEB = NM (T_n + K_a T_a + K_r T_r),$$

где NM – метаболизм покоя во время пребывания в лунке, период ночевки – T_n , общее время дневной активности – T_a , период дневного отдыха – T_r , а коэффициенты K_a и K_r вычисляются как отношения средней продукции твердых экскрементов в период дневной активности, в период дневного отдыха и в течение ночи.

Для температурных измерений каменного глухаря и двух особей тетерева были отловлены птенцы этих видов в июле 2006 г. в Олекминском и Хангаласском районах Республики Саха (Якутия). Птиц выращивали и содержали на территории зоопарка Орто-Дойду (Хангаласский район). В период проведения экспериментов по измерению температуры тела птицы получали в изобилии веточный и зерновым кормом. В начале зимы птицы укрывались в утепленных убежищах (ящик с сеном), в середине – в вольере зарывались в снег. Температурные накопители DS 1922 L-F5 («Dallas semiconductor Corp.») и DS 1922 L/T (temperature logger iButtons) были имплантированы этим птицам в 2008 г. под кожу на спине между крыльями. Перед вживлением приборы программировались таким образом, чтобы измерения температуры тела проводились с частотой 1 раз в 60 или в 120 мин. После завершения эксперимента температурные накопители извлекали и проводили анализ данных. Проанализировано 32728 измерений температуры тела и 8190 измерения температуры воздуха в местах содержания экспериментальных животных.

В период исследований за каменным глухарем, тетеревом и дикушей в условиях неволи, птицы круглогодично содержались в некрытых вольерах

(3 x 6 м для тетерева и дикуши, 20 x 30 м – каменного глухаря) в условиях естественного для данной местности диапазона температур и освещенности.

Для выяснения роли птиц в экосистемах в качестве индикаторов используются данные по численности, биомассе, трофическим связям и энергетическим показателям, которые позволяют судить об экосистемных связях (Рашкевич, 1977).

При характеристике населения общей фауны птиц отдельных территорий использовали общепринятые методики маршрутных учетов (Равкин, 1967; Равкин, Ливанов, 2008).

Показатели биомассы птиц определяли с учетом того, что в популяциях как моногамных, так и полигамных видов тетеревиных птиц соотношение полов в основном равное (Потапов, 1985). При вычислениях использованы средние показатели массы тела для обоих полов: белой куропатки – 578 г, тундряной куропатки – 437, каменного глухаря – 2733, обыкновенного глухаря – 2974, тетерева – 1121, дикуши – 659, рябчика – 376 (табл. 3).

Сведения о количестве потребляемого корма и выделяемых экскрементов в сутки определены для зимнего периода по методике Р.Л. Потапова и А.В. Андреева (1973).

По нашим наблюдениям сезон питания веточным кормом у тетеревиных птиц приходится в средней тайге на период с середины октября до второй декады апреля (170-180 дней), в горах – с начала октября до конца апреля (200 дней), в северной тайге длится примерно 210 дней, в тундрах – с конца сентября до начала–середины мая (230-250 дней).

При определении сепарации белой куропатки пробы химуса брали из разных участков пищеварительного тракта (n=12) так же как в аналогичных исследованиях у каменного глухаря (Пшеников, 1991). Пробы высушивали при 90–105°C. Фракционирование проводили путем фильтрования через фильтры с ячейей диаметром 0,14 мм, взвешивание - на весах АДВ–200.

Масса тела тетеревиных птиц

Вид	Пол	Кол-во, особей	Масса, г
Белая куропатка	самец	134	612 (440–906)
	самка	87	543 (392–625)
Тундряная куропатка	самец	63	456 (405–539)
	самка	42	418 (390–500)
Каменный глухарь	самец	54	3527 (2700–4590)
	самка	35	1939 (1400–2750)
Глухарь	самец	12	4112 (2900–5200)
	самка	6	1836 (1750–2010)
Тетерев	самец	73	1259 (1100–1630)
	самка	27	983 (893–1010)
Дикуша	самец	5	680 (604–720)
	самка	4	638 (583–708)
Рябчик	самец	43	384 (315–480)
	самка	22	367 (305–405)

При анализе питания хищных птиц использовали литературные сведения, собственные материалы, полученные при обработке погадок и остатков пищи, которые были получены возле гнезд и присад ($n=327$), а также получены в результате прямых наблюдений за охотой хищных птиц в природе ($n=12$).

При изучении эндопаразитов руководствовались общепринятыми методиками (Новиков, 1953, Павловский, 1961).

Статистическую обработку материалов проводили с использованием стандартного пакета программ MS Excel.

Помимо собственных материалов в работе использованы наблюдения научных сотрудников и работников Министерства охраны природы Республики Саха (Якутия), относящиеся прежде всего к единичным регистрациям редкого вида – дикуши. Дополнительно привлечены архивные материалы.

Благодарности. Работа выполнена при содействии научного консультанта чл.-корр. РАН, советника РАН, академика АН РС (Я), доктора биологических наук, профессора Н.Г. Соломонова. В процессе подготовки диссертации получены ценные советы докторов биологических наук Р.Л. Потапова (Санкт-Петербург), А.А. Романова (Москва), кандидата биологических наук В.А. Шило (Новосибирск).

Неоценимую помощь в сборе, обработке материалов оказали доктора биологических наук Н.И. Гермогенов, А.И. Ануфриев, Ал.П. Исаев, кандидаты биологических наук З.З. Борисов, И.М. Охлопков, Н.А. Находкин, Ю.В. Лабутин, В.Т. Седалищев, А.Е. Пшенников, научные сотрудники С.М. Слепцов, Н.Н. Егоров, лаборанты И.П. Гаврильев, Р.А. Кириллин, Е.А. Николаев и С.Х. Гузаирова, аспиранты Е.В. Шемякин и В.В. Бочкарев (ИБПК СО РАН), кандидаты биологических наук Ю.С. Луковцев, А.Г. Дегтярев, главный специалист Ф.Г. Яковлев (ДБР МОП РС(Я)), кандидаты биологических наук А.А. Кривошапкин и Б.И. Сидоров (Северо-Восточный Федеральный Университет) и проходившие практику студенты Института естественных наук СВФУ П.А. Кириллин, С.П. Слепцова, М.А. Слепцов, А.Н. Евсеев и В.Ю. Габышев.

Определение растений в кормах птиц проводились кандидатами биологических наук В.И. Захаровой, А.А. Егоровой, младшим научным сотрудником Е.Н. Никифировой, беспозвоночных животных - доктором биологических наук Н.Н. Винокуровым, кандидатами биологических наук Т.Т. Васюковой, Н.К. Потаповой, А.И. Аверенским, В.А. Однокурцевым, остатки животных в питании хищных птиц - младшим научным сотрудником В.К. Васильевой и аспирантом Н.В. Мамаевым.

Большую помощь в проведении исследований оказали начальники Инспекции охраны природы Алданского района В.А. Колчанов, Нижнеколымского района Г.И. Вельвин, Верхоянского района В.Е. Миронов, инспекторы охраны природы А.В. Исаев, А.Г. Ложкин (Нерюнгринская ИОП), А.П. Кузнецов, Ю.Н. Ковалев (Алданская ИОП), охотинспектор П.Н.

Унаров (ГУ Госохотконтроль ДОХ РС(Я)), председатель ассоциации малочисленных народностей Южной Якутии А.З. Лебедев, начальник управления образования Верхоянского района М.А. Юмшанов, учителя П.С. Федотов, П.Р. Ноговицын (Хангаласский район), А.Н. Сыромятникова (Томпонский район), лесник В.Н. Михайлов (Горный район), табунщик К.К. Потапов (Верхоянский район), охотники–любители П.А. Харитонов, С.А. Шемяков (Жиганский район), А.А. Омукчанов (Верхневиллюйский район).

Автор искренно благодарен и признателен всем коллегам, добровольным и бескорыстным помощникам, без неоценимой помощи которых невозможно было выполнить большой объем исследований.

Глава 2. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ В ЯКУТИИ

История исследований орнитофауны Якутии довольно подробно описана в сводках и статьях А.И. Иванова (1929), А.Я. Тугаринова и др. (1934), К.А. Воробьева (1963). Начало изучения тетеревиных птиц совпадает с начальным этапом изучения всей фауны Якутии – с середины XIX – начала XX века), носившего фаунистический характер или характер открытия новых видов и сбора сведений по их биологии (Миддендорф, 1869; Маак, 1886; Бируля, 1907; Бутурлин, 1906; и др.). Второй этап изучения начинается в первые десятилетия советского периода (в 30-е годы XX века), который имел большую зоогеографическую направленность, хотя уже тогда были получены общие сведения по биологии отдельных видов (Иванов, 1929; Ткаченко, 1929, 1932; Романов, 1934а,б; Тугаринов и др., 1934; Михель, 1935; Дементьев, Щохин, 1935; Сдобников, 1959). Третий период начинается с 1960-1970-е годы, когда появились специализированные работы по тетеревиным птицам, нередко с детальным изучением различных сторон их биологии и ресурсов отдельных видов (Меженный, 1957; Егоров и др., 1959; Ларионов, 1962, 1964; и др.).

Первые сведения о тетеревиных птицах Якутии были получены в 1844 г. А.Ф. Миддендорфом (1869). В собранной им коллекции птиц, насчитывающей 78 видов, 5 относились к тетеревиным (каменный глухарь, рябчик, тетерев, белая куропатка и дикуша). По итогам этой экспедиции им впервые был описан новый вид – каменный глухарь. Кроме этого, А.Ф. Миддендорф нашел в бассейне Алдана азиатскую дикушу, ошибочно принятую им за горную дикушу. Впоследствии она была описана Г. Хартлаубом как новый вид (Потапов, 1990).

В 1854 г. в долине Средней Лены и в бассейне р.Виллой работал Р.К. Маак, и в его монографии «Виллойский округ Якутской области» (1886) приводятся сведения по 5 видам куриных птиц (белая куропатка, рябчик,

тетерев, каменный и обыкновенный глухари), отмечен при этом интересный факт, что в средней части р.Виллюй якуты отличают третью «породу» глухаря. Вполне очевидно, что в данном случае имеется в виду часто встречающийся на указанной территории гибрид между каменным и обыкновенным глухарями, у которого оперение заметно темнее, а клюв и ноги светлее, чем у обыкновенного. Следует также упомянуть монографию В.Л. Серошевского «Якуты. Опыт этнографического исследования», опубликованную в 1896 г. (переиздана в 1993 г.), в которой впервые были составлены краткие очерки по 4 видам тетеревиных (белая куропатка, рябчик, глухарь и тетерев). Тундряную и белую куропатку В.Л. Серошевский принимает как подвиды белой, подчеркивая, что эти птицы «наравне с зайцем, составляют во многих местах главную основу лесного якутского промысла, подобно тому, как утки - водного».

В начале XX века сведения о распространении и некоторых сторонах биологии тетеревиных птиц были получены в период Русской полярной экспедиции под руководством Э.В. Толя (Бируля, 1907), Колымской комплексной экспедиции С.А. Бутурлина (Бутурлин, 1906).

Этими исследователями было установлено, что на территории Якутии обитают 7 видов тетеревиных птиц: белая куропатка *Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758), тундряная куропатка *Lagopus muta* (Montin, 1781), тетерев *Lyrurus tetrix* (Linnaeus, 1758), обыкновенный глухарь *Tetrao urogallus* (Linnaeus, 1758), каменный глухарь *Tetrao urogalloides* (Middendorff, 1853), рябчик *Tetrastes bonasia* (Linnaeus, 1758) и дикуша *Falci pennis falci pennis* (Hartlaub, 1855).

Второй этап изучения тетеревиных птиц начинается в 20-х годах прошлого века, когда была организована Комиссия АН СССР по изучению производительных сил республики. Данные этих исследований отражены в орнитологической сводке А.И. Иванова (1929). Ряд сведений был получен в ходе зоологических экспедиций, проведенных в бассейне Виллюя в 1926 г. М.И. Ткаченко (1929), в Ленско-Хатангском крае в 1926 – 1927 гг. А.А.

Романовым (1934), в Верхоянье в 1927 г. М.И. Ткаченко (1932). Из перечисленных исследователей особенно следует остановиться на работах А.А. Романова, который в 1926 – 1927 и 1933 – 1935 гг. совершил поездки по бассейну Нижней Лены, по водоразделам рек Оленек, Анабар и их притоков. По итогам этих исследований впервые была опубликована отдельная работа по белой куропатке (Романов, 1934). Кроме того, следует отметить, что позднее по сборам и наблюдениям А.А. Романова была опубликована статья В.М. Сдобникова «Материалы по фауне и экологии птиц Ленско-Хатангского края» (1959). В 1934 г. А.Я. Тугаринов, Н.А. Смирнов и А.И. Иванов опубликовали сводную работу «Птицы и млекопитающие Якутии», в которой приводятся данные по боровой дичи. В качестве первоочередных задач дальнейшего развития исследовательских работ подчеркивалось необходимость детального изучения их биологии. В 1932, 1934–1935 гг. в бассейне р. Индигирка работал Н.М. Михель, который в сводной работе «Материалы по птицам Индигирского края» (1935) приводит сведения о тетеревиных птицах этого района. Некоторые сведения о них имеются в работе Г.П. Дементьева, А.Н. Шохина (1935).

Дальнейшее развитие исследований по этой группе птиц связано с созданием Института биологии ЯФ СО РАН в 1952 г. В эти годы появились первые публикации экологической направленности. Так работа А.А. Меженного (1957) посвящалась влиянию кормодобывательной деятельности каменного глухаря на формирование крон лиственниц. Подробный очерк биологии данного вида опубликовали О.В. Егорова с соавторами (1959). Г.П. Ларионов (1962) детально исследовал особенности питания тетерева. Особо следует отметить работы сотрудников Института, выполненные под руководством известного советского орнитолога К.А. Воробьева, который с 1955 по 1960 гг. совершил в Якутии ряд экспедиций, посетив Алдано–Учурский хребет, Олекмо–Чарское нагорье, Колымскую низменность, высокогорную область хребта Черского, горы Верхоянского хребта, тундры Хромо-Берелехского междуречья. Итогом поездок,

наблюдений и сборов К.А. Воробьева явилась монография «Птицы Якутии», являющаяся и сей день основным трудом по орнитофауне региона (Воробьев, 1963). Следует отметить также труд орнитолога-энтузиаста Б.Н. Андреева (1953), опубликовавшего работу по птицам Среднего Вилюя, которая в дальнейшем им дополнялась и дважды переиздавалась (Андреев, 1974, 1987). Автор приводит детальные сведения о распространении и некоторых сторонах биологии всех встречающихся на Вилюе тетеревиных птиц. Некоторые интересные наблюдения по распространению и биологии тетеревиных птиц опубликованы в трудах Е.П. Спангенберга (1960), В.И. Капитонова (1962), Н.А. Гладкова (1957, 1958), Б.Н. Городкова, Е.С. Короткевича (1957), П.Д. Ларионова (1959), В.Г. Кривошеева (1960), Н.А. Гладкова, В.С. Залетаева (1964), С.М. Успенского с соавторами (1962), С.М. Успенского (1963, 1965) и Г.М. Косыгина (1962).

В 1960–90-е годы детальные исследования тетеревиных птиц Якутии проводились В.И. Перфильевым (1967, 1970а,б, 1975), Г.П. Ларионовым (1962, 1964), Г.П. Ларионовым и др. (1980, 1991), Б.И. Сидоровым (1981, 1985), Ю.В. Лабутиным и А.Е. Пшенниковым (1993). Были проведены широкомасштабные исследования с применением авиационных учетов численности белой куропатки в Хромо-Индибирской тундре (Перфильев, 1970 а), каменного глухаря и тетерева на Лено-Вилюйском междуречье (Лабутин, Попов, 1970). Большой вклад в изучение биологии отдельных видов тетеревиных птиц на Северо-Востоке Азии внесли сотрудники ИБПС ДВО РАН А.В. Андреев (1974а,б, 1975, 1977б, 1979, 1980а,б, 1982, 1988, 1989, 1999), А.В. Кречмар с соавторами (1978, 1991). Сведения по фауне пухоедов оседлых птиц, в т.ч. тетеревиных, Центральной Якутии представлены в работах Т.Т. Васюковой, Б.И. Сидорова (1986). Т.Т. Васюкова с соавторами (1996) опубликовали также статью, посвященную эколого-фаунистическим особенностям эктопаразитов (пухоеды и перьевые клещи) птиц Верхоянья. Из работ по физиологии следует отметить исследования Р.Н. Воронина, В.Т. Седалищева (1982) по

сравнительному анализу морфофизиологических особенностей тетеревиных северной тайги Коми АССР и Якутии и интересную работу по сепарации химуса в толстом кишечнике каменного глухаря А.Е. Пшенникова (1991). Некоторые сведения по тетеревиным птицам Якутии приводятся в работах В.И. Бельк, Г.К. Конечных (1976), В.Т. Седалищева (1977, 2000а,б), Ю.В. Ревина с соавторами (1978), В.Г. Дегтярева (1985), И.И. Мордосова (1999). Здесь следует также особо отметить цикл монографий Р.Л. Потапова (1985, 1987, 1990), в которых автор обобщил многочисленные данные по тетеревиным птицам всей территории бывшего СССР, в т.ч. и Якутии.

Из работ последних лет необходимо отметить труды А.Г. Дегтярева по охотничье-промысловым птицам Якутии (2004), Д.И. Тирского по особенностям биологии каменного глухаря в Олекминском заповеднике (2009, 2011), Н.Г. Соломонова и А.И. Ануфриева с соавторами (2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012) по терморегуляции птиц. Некоторые сведения имеются в работах Э.В. Рогачёвой с соавторами (2008), Л.Г. Вартапетова с соавторами (2007, 2008, 2011, 2012), Н.Н. Егорова с соавторами (2002, 2009). Кроме этого, ряд статей по различным аспектам по разным вопросам экологии тетеревиных птиц нами с соавторами, начиная с 1989 г было опубликовано ряд публикаций (см. список литературы).

Более подробно анализ литературы по распространению, питанию и другим аспектам биологии тетеревиных птиц приводятся нами в соответствующих главах диссертации.

Глава 3. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЯКУТИИ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ

Географическое положение, огромная площадь территории с разнообразным рельефом и природными условиями своеобразно влияют на видовой состав, численность, распределение по территории и многие другие стороны экологии тетеревиных птиц. В настоящей главе дана краткая характеристика природных условий их обитания и предпринята попытка выяснения некоторых их особенностей, имеющих важное значение в жизни этих птиц. Следует отметить, что вопросы, связанные с экологией тетеревиных птиц, здесь будут только обозначены, а более подробно рассмотрены в специальных главах.

Геоморфологии, климату, почвам Якутии посвящено много специальных работ (Зольников, 1954; Изюменко, Мозолевский, 1963; Коржуев, 1965; Витвицкий, 1965; Еловская и др., 1979; Гаврилова, 1981, 1998; Сивцева др., 1984; Саввинов, 1989; Десяткин, 2008 и др.). При характеристике растительности нами использованы сводки и монографии отдельных авторов (Аболин, 1929; Куваев, 1956, 1985; Караваев, 1965; Поздняков, 1975; Щербаков, 1962, 1975; Галактионова и др., 1962; Уткин, 1965; Караваев, Скрыбин, 1971; Андреев и др., 1987; Перфильева и др., 1991; Тимофеев и др., 1994; Скрыбин, 1996; Энциклопедия Якутии, 2007; Тимофеев, 2003).

Животный мир Якутии также довольно подробно изучен и охарактеризован во множестве публикаций (Иванов, 1929; Воробьев, 1963; Егоров, Наумов, 1965; Тавровский и др. 1971; Кириллов, 1972; Андреев, 1974; Соломонов, 1975; Винокуров, 1979; Борисов, 1987; Лабутин и др., 1988; Ревин и др., 1988; Ревин, 1989; Мордосов, 1997, 1999; Соловьев, 1995 и др.).

3.1. Географическое положение

Якутия занимает почти всю северо-восточную часть азиатского материка, выходя на побережье двух морей (Лаптевых и Восточно-Сибирского) Северного Ледовитого океана. Она простирается с севера на юг на 2000 км, а с запада на восток на 2500 км и имея общую площадь в 3,1 млн. км². Свыше 40% территории Якутии находится за Полярным кругом, свыше 80% – севернее 60°с.ш. Почти вся континентальная территория Якутии лежит в зоне вечной мерзлоты, которая только на крайнем юго-западе переходит в зону её прерывистого распространения (Качурин, 1965; Максимов, 2003).

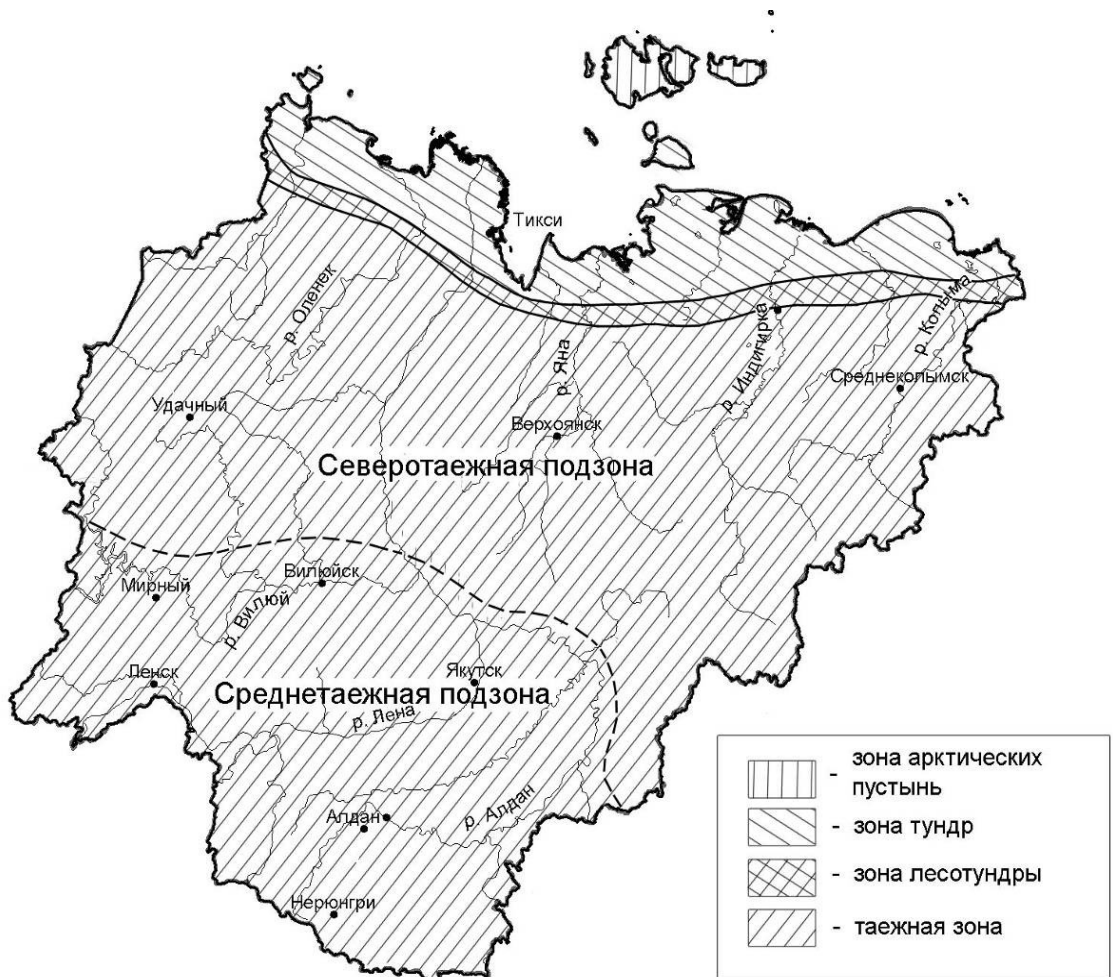


Рис.7. Природные зоны Якутии (по: Караваяев, Скрябин, 1971)

Территория Республики находится в пределах трёх географических зон: арктических пустынь и полупустынь, тундровой зоны с подзонами арктических и субарктических тундр и таежной зоны, представленной подзонами притундровых лесов, северной и средней тайгой (рис. 7.).

3.1.1. Тундровая зона

Из тетеревиных птиц в тундровой зоне Якутии обитают белая и тундряная куропатки, в лесотундре – оба вида куропаток, в зимний период туда залетает каменный глухарь. В северотаежной подзоне встречаются оба вида куропаток, каменный глухарь, рябчик, а на юго-западе этой зоны встречается тетерев, в среднетаежной подзоне обитают все 7 видов тетеревиных Якутии (белая и тундряная куропатки, каменный и обыкновенный глухари, тетерев, рябчик и дикуша). Из этой краткой характеристики географической приуроченности видов видно, что особенности распространения тетеревиных птиц в Якутии во многом определяются широтной зональностью.

Площадь тундры Якутии по данным Якутской комплексной землеустроительной экспедиции института «Росгипрозем» (1956–1966 гг.) составляет 40 млн. га. Она представлена восемью типами: тундрами арктическими, занимающими 9,2% площади, тундрами дельты Лены – 1,4%, тундрами субарктическими – 29,8%, тундрами травяными – 3,3%, тундрами каменистыми – 11,0%, болотами комплексными – 38,6%, пойменными кустарниками – 3,9%, тампами (приморскими лугами) – 2,8% площади тундровой зоны (Скробов, 1969).

Зона арктических пустынь расположена севернее 74°с.ш., и в неё входят все острова Новосибирского архипелага за исключением самого южного из них о.Большого Ляховского, на котором развиты тундровые экосистемы. Для этой зоны характерны холодный и ветреный климат, отсутствие сплошного почвенного и растительного покрова. Природа здесь

суровее и беднее, чем, например, на о-ве Врангеля, где сказывается согревающее воздействие Тихого океана (Витвицкий, 1965).

В арктических пустынях Якутии встречаются десять видов млекопитающих, птиц несколько больше, и все животные за небольшим исключением в той или иной мере связаны с морем (Успенский, 1969, Соломонов, 2009). В целом жизнь здесь сосредоточена лишь в прибрежной полосе морских берегов, а большая часть суши безжизненна. Из птиц зимой в арктической пустыне встречается только белая куропатка, плотность населения которой крайне низка. Условия обитания здесь в холодное время года чрезвычайно суровые, но в то же время есть сильно обдуваемые бес-снежные участки, где куропатки могут добывать корм. Пищей птиц служат кроме кустарниковых ив, побеги кустарничков и травянистых растений (Кищинский, 1975).

В арктическую тундру входят Ляховские острова, прибрежная часть тундры. Она характеризуется тем, что лишайники, мхи, травянистые растения образуют не сплошной покров, а лишь изолированные куртины. Самые благоприятные местообитания растений – это подветренные склоны, глубокие долины, западины. Растения имеют приземистую и стелящуюся формы, жесткие листья и разветвленную длинную корневую систему (Перфильева и др., 1991). В теплое время года из птиц кроме некоторых видов гусеобразных и ржанкообразных обычным видом арктической тундры является тундряная куропатка (Воробьев, 1963). В зимний период эта куропатка ведет кочующий образ жизни или откочевывает в южную часть тундры, реже в зоны лесотундры и тайги. Здесь белая куропатка в период гнездования встречается реже, чем родственный вид, и не остается на зимовку. Из арктической тундры белая куропатка отлетает в конце сентября – октябре, и пути её перекочевки приурочены главным образом к долинам рек (Перфильев, 1975).

Типичная или мохово-лишайниковая тундра характеризуется наличием многочисленных видов зеленых мхов. Среди лишайников обычны цетрарии,

тамнолии и кладонии. Из мелких кустарничков и травянистых растений чаще всего распространены осоки, разнотравье (мытник лапландский, дриада точечная, астрагал зонтичный, камнеломки и др.) и хвощи. Кустарники и крупные кустарнички, такие как береза тощая, ива красивая, багульник, встречаются реже. Сухие участки чередуются с мохово-осоковыми и осоково-пушицевыми увлажненными участками (Перфильева и др., 1991). В этих местах располагается основной гнездовой биотоп белой куропатки, которая предпочитает мохово-кустарниковые тундры, чередующиеся с прибрежными зарослями ивняков. Судя по литературным данным, в других тундрах Евразии именно на таких участках птицы гнездятся с максимальной плотностью (Михеев, 1948; Кречмар, 1966; Павлов, 1975; Скробов, 1975; Сыроечковский, Рогачева, 1980, и др.).

В кустарниковой тундре основной фон растительности составляют береза тощая и кустарниковые ивы (красивая, полярная), которые в зависимости от микро- и мезорельефа располагаются неравномерно. Высота и густота кустарников увеличивается в южном направлении, особенно это заметно в долинах рек, озер и зависит от высоты снежного покрова (Чернов, 1980; Андреев и др., 1987; Перфильева и др., 1991).

В кустарниковой тундре обычна, в отдельные годы многочисленна белая куропатка. Известно, что в тундрах, расположенных западнее Якутии, плотность населения куропатки в кустарниковой тундре может достигать 30 - 60 пар/км² (Михеев, 1948; Юргенсон, 1968; Павлов, 1975; и др.).

Схема откочевок птиц из тундры более или менее четко наблюдается у белой куропатки. В Анабарской тундре и восточнее от неё до Хромо-Индибирской тундры в ноябре куропатки собираются в южной её части, где концентрируются в высоких ивняках по берегам рек и озер. За пределы тундры птицы мигрируют в декабре-январе, однако в некоторые благоприятные годы незначительная часть остается зимовать в тундре (Романов, 1934а,б, Перфильев, 1975). Несколько иначе обстоит дело в дельте Лены, где массовые откочевки птиц из тундры в лесотундру наблюдаются в

ноябре, и куропатки на зимовку остаются крайне редко. В тундрах восточнее р. Индигирка самцы зимуют в кустарниковой тундре, а самки с выводками проникают по долинам рек Колыма, Анюй и Омолон далее к югу (Кречмар и др., 1991). Отсюда видно, что на всем протяжении якутской тундры основная масса белой куропатки откочевывает на зиму в лесотундру и северную тайгу. Такая схема откочевки по годам соблюдается не всегда и зависит от погодных условий. Например, в лесотундровой зоне бассейна р. Алазея в начале октября 1998 г. выпал обильный снег, затем было отмечено резкое потепление (до +3-5°C) и последующее за ним похолодание и образование наста толщиной до 3 см. Деревья были покрыты до весны коркой льда. В этот год большинство куропаток осталась на зимовку в кустарниковой тундре.

В целом, фауна тундры характеризуется бедным особенно в зимний период видовым составом, что объясняется суровостью и своеобразием условий существования. Для животного населения тундры характерно крайне неравномерное распределение по территории, очень сильные колебания численности по годам и по сезонам (Бобринский, 1960). Это относится также к обоим видам куропаток, которые в теплое время года распространены неоднородно, на отдельных участках являются обычными или массовыми, местами – редкими, и колебания их численности по годам бывают значительны. Если в бесснежный период белая и тундряная куропатки с кормами недостатка не испытывают, то зимой пищи для пропитания большого числа птиц в тундре недостаточно, доступные корма сохраняются в ограниченном количестве только на выдувах и в долинах рек. Тогда куропатки обычно встречаются здесь на зимовке в небольшом количестве.

3.1.2. Таежная зона

На долю зоны тайги приходится 87,4 % территории региона. Она представлена следующими подзонами: притундровой, северотаежной и среднетаежной (Андреев и др., 1987). Лесистость Якутии составляет 51,2% и

в разных районах различается от 11,5% в Эвено-Бытантайском (горы Верхоянья) до 91,7% в Нерюнгринском (Южная Якутия). Основной лесообразующей породой является лиственница (Каяндера, Гмелина и сибирская), на долю которой приходится 77,5% покрытой лесом площади (Щербаков, 1962, 1975).

Таежная зона состоит из трех подзон: притундровых, северотаежных и среднетаежных лесов. Оба вида куропаток встречаются во всех подзонах тайги, только тундряная держится в основном в горной тундре. Рябчик и каменный глухарь распространены в северотаежной и среднетаежной подзонах, последний вид залетает в лесотундру. Тетерев, обыкновенный глухарь, рябчик и дикуша обитают в среднетаежной подзоне.

Лесотундра или подзона притундровых лесов представляет собой полосу лиственничных редколесий шириной 60-220 км (Андреев и др., 1987). В западной части лесотундры преобладает равнинный и низкогорный рельеф, распространены фрагменты кустарниковой тундры и полигонально-валиковых тундроболот, в центральной приленской – горные тундры, горные и приречные лиственничные леса. Для восточной части характерна равнинно-горная лесотундра, здесь свойственно чередование облесенных и безлесных площадей. По мере продвижения на восток облесенность уменьшается, происходит увеличение обилия озер и заболоченности территории. В отличие от тундры подзона притундровых лесов характеризуется более продолжительным и теплым летом, возрастанием количества осадков в 1,5–2 раза. Почвы здесь оттаивают на большую глубину и отмечается интенсивное заболачивание. Наличие древесно-кустарниковой растительности значительно снижает скорость ветра и плотность снежного покрова (Формозов, 1990). Если в гнездовой период белая куропатка встречается здесь повсеместно, тундряная – только в горной части, то в зимний период основная масса белых куропаток скапливаются в речных долинах, тундряная куропатка – встречается лишь в отдельные годы во время

перекочевков на равнинных участках притундровых лесов. Регулярно в лесотундру зимой залетает каменный глухарь.

В подзоне северотаежных лесов в характере растительности много общего с лесотундрой, она, тем не менее, приобретает всё более таежный вид. В пределах подзоны выделяются две геоботанические провинции: западная – с господством лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*) с примесью ели сибирской (*Picea obovata*) и восточная – с преобладанием горных лесов из лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*). В первой из них наряду с елью сибирской присутствуют вкрапления кустарничково–осоковых болот, во второй преобладают высокогорья с преимущественным развитием горных тундр и плоскогорий с горными лиственничными лесами, где по долинам рек распространены чозениевые и тополевые леса, в лесном поясе встречаются криофильные степи. Низкогорный ярус характеризуется поясом редкостойных лесов из лиственницы Каяндера. Среднегорный подгольцовый пояс представлен лиственничными редколесьями и зарослями кедрового стланика (*Pinus pumila*). В высокогорном ярусе преобладают горные кустарничковые и кустарничково-лишайниковые тундры, характерны гольцы с каменистыми россыпями. Основные очаги лесной растительности в равнинной части сосредоточены в долинах крупных рек. В Колымо-Индибирской низменности распространены термокарстовые впадины с озерами. В Нижнеленской низменности преобладают редкостойные лиственничники с ерником (*Betula exilis*), ольховником (*Duschekia fruticosa*), голубикой (*Vaccinium uliginosum*) и мохово-лишайниковым покровом, сочетающиеся с плоскобугристыми болотами (Караваев, 1965; Караваев, Скрыбин, 1971).

В подзону среднетаежных лесов входит Центральная якутская равнина с сопредельными территориями и горные системы юга Якутии. В равнинной части доминирует лиственничная тайга с вкраплением сосновых и типичных темнохвойных лесов из ели сибирской, аласами, лугами, долинными комплексами, степными и лесостепными растительными группировками. В

горной части обычны темнохвойные леса с примесью в нижних участках склонов ели аянской (*Picea ajanensis*) и березы шерстистой (*Betula lanata*) на границе с горными тундрами.

Преобладает таежный тип растительности с повсеместным развитием светлохвойных лиственничных лесов. Леса этой подзоны отличаются от северотаежных большим разнообразием лесообразующих пород, богатым во флористическом отношении подлеском. Небольшие площади заняты еловыми и кедровыми (*Pinus sibirica*) лесами. Лиственничные леса занимают незначительные территории. Небольшие участки березняков (*Betula alba*, *B. platyphylla*) встречаются лишь в Центральной Якутии, где развиваются вокруг аласов и на междуречьях. Чистые тополевые (*Populus suaveolens*) леса крайне редки. Невелика роль в лесном покрове чозении (*Chosenia arbutifolia*), которая встречается в поймах горных рек. Из нелесных группировок растительности в подзоне средней тайги распространены заросли кустарниковых берез (*Betula fruticosa*, *B. exilis*), луга, степи, травяные и моховые болота, горные тундры и т.д. (Щербаков, 1975; Тимофеев и др., 1994).

В таежной зоне Якутии обитают типичные и широко распространенные в других районах тайги птицы, в т.ч. тетеревиные (Воробьев, 1963). Число видов особенно богато в южной части Якутии, где встречаются в непосредственной близости друг от друга оба вида глухарей, оба вида куропаток, обитают рябчик, дикуша и тетерев. Сюда проникают обыкновенный глухарь и тетерев – типичные виды западной тайги, и дикуша – эндемик Дальнего Востока, обитатель охотского типа тайги. Следует отметить, что в таежной зоне Северной Америки живет шесть видов тетеревиных, но нигде не встречаются одновременно больше трех видов. Такая же ситуация наблюдается и в Европейской части Евразии.

В целом, таежная зона Якутии предоставляет более разнообразные и благоприятные условия обитания тетеревиных птиц, чем тундра и лесотундра.

3.2. Орография и рельеф

По рельефу территорию Якутии можно разделить на две части: равнинную – западную и гористую – южную и восточную. Соотношение горных и равнинных территорий: равнины – 27%, горы, плато, плоскогорья – 73%, из которых ниже 1000 м – 51%, от 1000 до 2000 м – 16%, выше 2000 м – 6% (Черных, Булатов, 2002).

Западная Якутия располагается на Среднесибирском плоскогорье, которое захватывает практически всю эту часть региона и представляет собой обширную плоскую равнину. На севере почти повсеместно расположено пологоволнистое Анабаро-Оленекское плоскогорье. Между Леной, Алданом, Олекмой и Чарой простирается обширное низкое плоскогорье - Приленское плато. Из-за монотонности геологического строения рельеф плато везде однообразный. По мере понижения к северу Приленское плато плавно переходит в Центральнаякутскую низменность. На юге плато подпирается горными грядами южносибирских плоскогорий и нагорий. Алданское нагорье обрамлено с юга Становым хребтом (максимальная высота 2412 м). На Олекмо–Чарском нагорье склоны покрывают горно-лиственничные леса, на вершинах произрастает кедровый стланик, далее располагается горная тундра. Олекмо–Чарское и Алданское нагорья составляют своеобразную переходную зону между Становым хребтом и Приленским плато.

К востоку от р. Лены начинается мощная горная страна, и скелет её образуют хребты и нагорья Лено-Чаунской горной дуги, которая тянется к юго-востоку от устья Лены к Алдану, Юдоме, а затем поворачивает на северо-восток в сторону Чаунской губы и Чукотского полуострова.

Верхоянский хребет, тянущийся субмеридиально вдоль р. Лена от ее устья до гор Сэттэ-Дабан (протяженность 1200 км, наибольшая высота 2389 м), является типичным для Северо-Востока Якутии горным сооружением. Его крайнюю северную часть образует вытянутый на 350 км Хараулахский

хребет (300-800 м над ур.м., наибольшая высота 1429 м), продолжением которого к югу служит хребет Орулган (протяженность 500 км, наибольшая высота 2389 м). В истоках р. Омолой на северо-восток отходит хребет Кулар (протяженность 380 км, наибольшая высота 1289 м). Здесь начинается собственно Верхоянский хребет, который восточнее истоков р. Томпо разделяется на две ветви: восточную, заканчивающуюся хребтом Сунтар-Хаята, и южную, образованную хребтом Сетте-Дабан. Здесь представлены горно-тундровые, горно-таежные и горно-степные ландшафты с сильно расчлененным рельефом. Для всего Верхоянского хребта свойственна асимметричность склонов: на западной и южной стороне крутые, а на севере более пологие. Речная сеть хорошо развита. Она образована плотной сетью водотоков. Рельеф контрастный, долины рек довольно глубоко врезаются в горы. Суточные колебания уровня рек в зависимости от температуры весной и осадков в летне-осенний период весьма значительны (Коржуев, 1965; Русанов и др., 1967; Гвоздецкий, Михайлов, 1987).

На Верхоянском хребте преобладают районы с типичным среднегорным эрозионным рельефом, отчетливо выражена высотная зональность в распределении растительности. Нижние части склонов на севере (до 200–300 м) и на юге (до 1000–1100 м) заняты редкостойными лиственничными лесами. Выше верхней границы древесной растительности располагается неширокий подгольцово-кустарниковый пояс, состоящий из низкорослых кустарников, преимущественно ольховника на западе и кедрового стланика на востоке. Выше более половины территории занимает зона горной тундры – кустарниковой, лишайниковой и каменистой. Если горы тундровой зоны включают только горную тундру и каменистые пустыни гольцового пояса, то в тайге количество таежных поясов возрастает. Так в горах Центрального Верхоянья лесной пояс поднимается до отметки 1000 и более м, далее следует полоса 200–400 м подгольцово-кустарникового пояса, затем с высоты 1200–1400 м следует горная тундра и пояс эпилитно-лишайниковой тундры (гольцы), в нижней части которого на курумах

встречаются лишайники, дерновники мха (Куваев, 1956, 1960; Прахов, 1957; Николин, 1981, 2013).

В Центральном Верхоянье верхние пояса гор (600–1200 м) занимает тундряная куропатка. Белая куропатка распространена широко и встречается вплоть до тундрового пояса. В гнездовое время она поднимается по долинам рек до 1150 м над ур.м. (рис.8).

В гнездовой период на северном макросклоне Верхоянской горной страны каменный глухарь и рябчик обитают до высоты 600 м. На южном макросклоне глухарь и тетерев встречались до высоты 400 м. Рябчик обитает в основном ниже 600 м, но по долинам рек может достигать 850 м.

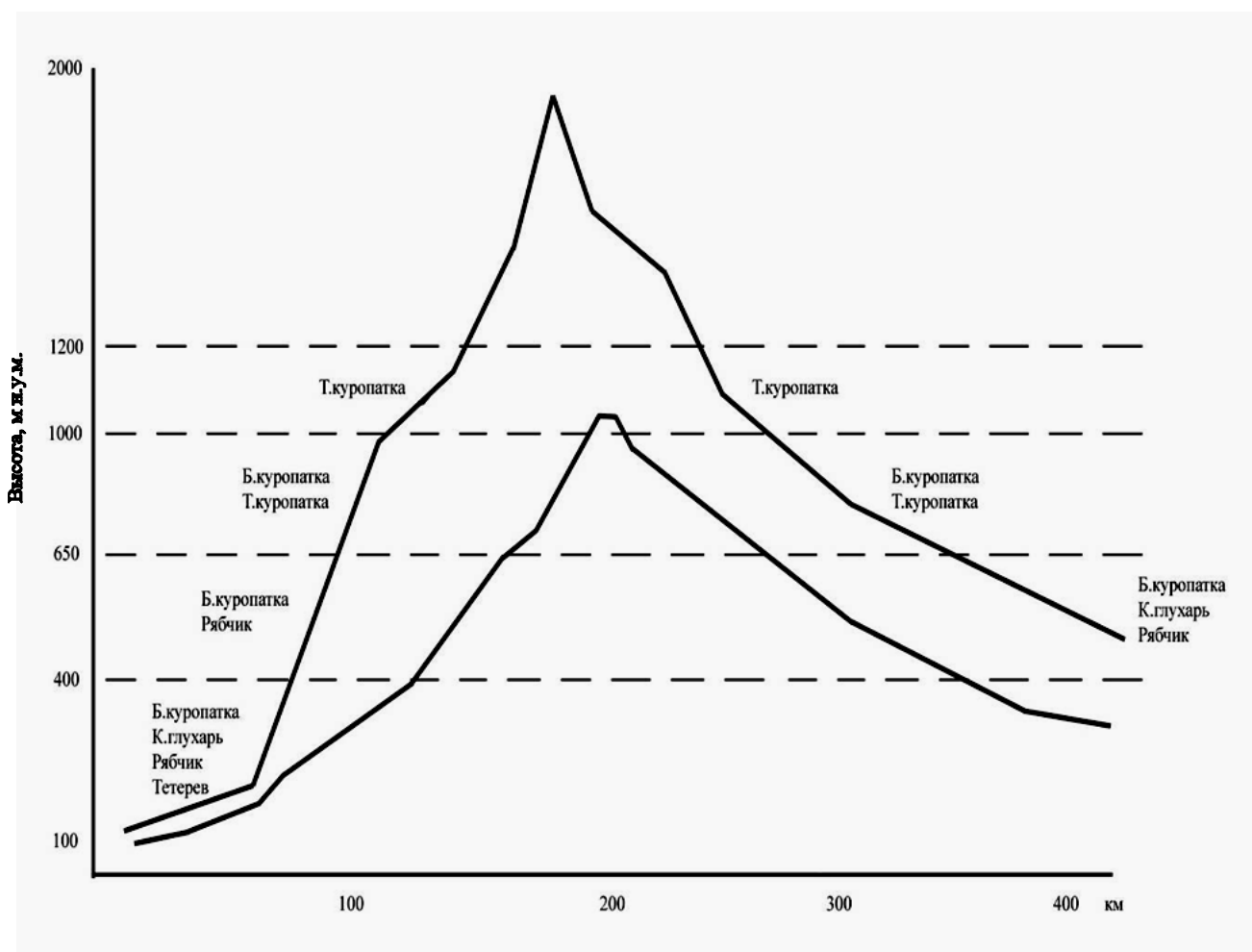


Рис.8. Схема вертикального распределение тетеревиных птиц в гнездовой период в горах Центрального Верхоянья.

Хребет Черского тянется от верховий Колымы до низовий Яны на 1500 км при ширине до 250 км. Хребет состоит из систем горных массивов,

плоскогорий и межгорных впадин с абсолютными высотами до 3000 м и более (г. Победа – 3147 м). Нижняя часть склонов покрыта лиственничной редкостойной тайгой, а выше 600–700 м начинается каменистая горная тундра. По наблюдениям Воробьева К.А. (1963) в бассейне р. Ольчан белая куропатка встречается в тундрах до высоты 1200–1700 м н. у.м.

Хребты Сетте–Дабан и Сунтар–Хаята лежат на юге Верхоянского хребта и имеют иной рельеф и геологическое строение. Хребет Сетте–Дабан вытянут на 250 км, его максимальная высота 1988 м, склоны гор покрыты лиственничниками, переходящими в заросли кедрового стланика, а выше – в горную тундру. В долинах рек произрастают лиственные леса из тополя, ивы и чозении. С северо–востока к Сетте–Дабану примыкает хребет Сунтар–Хаята, который вытянут на 450 км при абсолютной высоте до 2959 м (г. Мус–Хая). Его подножья покрыты лиственничными редколесьями со склоновыми болотами, выше которых находятся заросли кедрового стланика. С высоты 1400–1500 м начинается гольцово-тундровый пояс (Седов, 2001). Белая куропатка встречается здесь до подгольцово–кустарникового пояса, поднимаясь по долинам рек до отметки 1650 м, рябчик и глухарь – до 900 м.

Интересным является факт отсутствия, кроме случаев залета в Янскую и Оймяконскую котловины, тетерева восточнее Верхоянского хребта. Казалось бы, что одним из возможных причин такого является отсутствие или уменьшение количества основного корма (древесных форм берез). Известно, что горы препятствуют проникновению на северо–восток Якутии многих видов растений, которые по климатическим условиям могли бы здесь произрастать (Волотовский, 1988). Горные системы являются также определенным географическим барьером в распространении не только растений, но и многих видов животных, в том числе птиц. В то же время горы сами по себе не являются для птиц непреодолимой преградой (Ирисов, 1997). На наш взгляд, восточная граница ареала тетерева, не выходящая за пределы Верхоянского хребта определяется не распространением березы, а обусловлено, прежде всего, отличиями лесных сообществ.

Равнинная часть таежной зоны Якутии представлена несколькими разбросанными низменностями. Обширная Восточно-Сибирская низина, занимающая приморское пространство на северо-востоке Якутии от Омолоя до Колымы, своей южной частью заходит в таежную зону и состоит из нескольких равнинных участков. Низменность сильно заболочена и покрыта многочисленными озерами. На расположенной далее к востоку Колымской низменности преобладают мерзлотно-термокарстовые формы рельефа. Эта территория изобилует озерами и болотами.

Восточно-Сибирская низина отличается от двух других относительно низким положением рельефа и высокой степенью заозеренности территории.

На стыке Среднесибирского плоскогорья и Западного Предверхоянья располагаются Нижнеленская и Центральная якутская низменности. Нижнеленская низменность сливается с более широкой Центральноякутской низменностью, которая большей частью занята ленскими террасами (до 170 – 200 м). По обеим сторонам Нижней Лены тянутся плоские заболоченные низины с многочисленными старичными и термокарстовыми озерами. Распространены мари и лиственничные редколесья. Равнинная часть Центральной Якутии прорезается долинами крупных рек, таких как Лена, Алдан, Вилюй. Их долины и поймы имеют в жизни птиц особое значение. Благодаря тепляющему влиянию рек, хорошему дренажу почв на определенных уровнях речной долины и соприкасающихся с ней участках равнины складываются благоприятные условия, которые способствуют произрастанию наиболее разнообразных и продуктивных фитоценозов и созданию оптимальной для многих видов птиц среды обитания (Гермогенов, 2006). Равнинные пространства, как и горные системы, будучи одним из основных элементов рельефа, формируют особую среду обитания, в которой тетеревиные птицы проявляют специфические черты своей биологии.

Контрастность ландшафтов на территории Якутии четко просматривается в распределении влаги и температуры (Васильев, 2012). По распределению влаги выделяются ландшафты с наибольшим увлажнением

поверхности (годовое количество осадков более 400 мм, высота снежного покрова 50 см и более) и ландшафты с наименьшим увлажнением (годовое количество осадков менее 250 мм, высота снежного покрова 35 см и менее), а по распределению холода и тепла – сильнее выхолаживаемые зимой и лучше прогреваемые летом.

3.3. Климат

Климат Якутии предопределен высокоширотным расположением территории, нахождением в арктическом, субарктическом и умеренном поясах Евразии. Характеристики климата меняются, как в широтном, так и в долготном направлениях (табл. 4). Погодные условия также меняются в зависимости от рельефа, высоты местности, циркуляции атмосферы, мощности многолетней мерзлоты, характера растительности. Все это подчеркивает многогранность погодно-климатических воздействий на популяции животных того или иного местообитания.

На климат существенно влияет и то обстоятельство, что территория региона располагается в срединной части Евразийского континента, что и приводит к зимнему переохлаждению и летнему перегреву суши. Следует также отметить, что территория имеет общий уклон к северу, и в большинстве случаев её хребты вытянуты в субмеридиальном направлении. Это обстоятельство приводит к тому, что Северный Ледовитый океан оказывает на формирование климата Якутии наибольшее влияние (Максимов, 2003).

Климат региона резко континентальный, со среднегодовой температурой $-10^{\circ}\dots -12^{\circ}\text{C}$. Он отличается продолжительным зимним и коротким летним периодами, и по этим параметрам республика не имеет аналогов в Северном полушарии (Витвицкий, 1965, Гаврилова, 1998; Балобаев и др., 2003). Максимальная годовая амплитуда температуры воздуха превышает 100°C . Средняя температура января $-35,6^{\circ}\text{C}$, июля

+13,5⁰С. Среднее годовое количество осадков 200–290 мм и только в отдельных горных районах достигает 700 мм (Прикладной климатический справочник, 1960).

В целом, природно-климатические условия обитания животных здесь можно охарактеризовать как суровые. Особенностью зимнего температурного режима в горах Якутии является инверсия температуры, когда с увеличением абсолютной высоты местности она повышается на 2–2,5⁰С на каждые 100 м. Так, по данным метеостанции Сунтар-Хаята, расположенной на высоте 2074 м, средняя температура января составляет -28⁰С, тогда как в Оймяконской котловине около -50⁰С (Седов, 2001). Это объясняется тем, что для холодного времени года, особенно с декабря по февраль, для большей части территории характерны слабые ветры и штили. Возможно, поэтому в начале зимы из районов Верхоянской и Оймяконской котловин и северного предгорья самцы каменного глухаря перекачываются вверх в горы вплоть до осевой части хребта. Это связано, скорее всего, с тем, что на подножье гор в начале зимы мало снега и, если нет облаков, глухари, лишённые возможности как следует зарываться в снеговую толщу, мёрзнут. С повышением абсолютной высоты имеются участки с мощным снеговым покровом, в котором птицы могут устроить лунки. Кроме этого, температура воздуха несколько выше, а на обдуваемых ветром участках птицы могут найти разнообразный корм (зелень, ягоду и т.п.).

Во второй половине зимы в долинах горных рек, где обычно жируют каменные глухари, невысокие лиственницы, ветки которых ими охотно поедаются, местами полностью заметаются снегом. В середине и во второй половине зимы ветры здесь сильнее, чем в предгорьях и в котловинах. К тому же высота снега на участках, расположенных ниже, достигает глубины, достаточной для выкапывания термических убежищ. Всё это обуславливает обратную перекачку птицы вниз. В начале и середине марта большинство самцов каменных глухарей держатся уже вблизи своих токовищ. Массовые

Основные характеристики метеорологических условий Якутии

Район	Температура воздуха, °С				Средний максимум глубины снега, см* min	Высота снежного покрова, см**		Абсолютная температура**		Продолжи- тельность безморозного периода, дни**	Сумма осадков в год**
	средняя июля*	средняя июля**	средняя января*	средняя января**		max	min	max	min		
Тундра											
Тикси	8,5	7,0	-27,3	-33,3	5 - 13	44	18	33	-54	50	-
Лесотундра											
Саскылах	12,2	11,9	-29,3	-35,1	26 – 39	69	13	36	-58	56	228
Северотаежная подзона тайги											
Жиганск	16,6	15,9	-35,4	-39,3	41 - 61	100	38	35	-60	77	309
Верхоянск	17,2	15,2	-43,3	-48,2	20 - 30	51	11	36	-68	66	176
Среднетаежная подзона тайги											
Якутск	20,0	18,7	-36,6	-42,6	28 - 47	43	19	38	-64	93	234
Алдан	16,9	16,7	-26,9	-27,5	59 - 85	117	49	35	-51	93	624

* - данные за 2005-2012 гг. предоставлены WEB-сайтом "Расписание Погоды", gr5.ru

**Данные по «Справочникам...», подготовленным Якутским управлением гидрометеорологической службы (1966) и Якутским территориальным управлением пот гидрометеорологии (1989).

высотные перекочевки самок не установлены, они держатся небольшими стайками в предгорье и нижней части макросклонов.

Похожее поведение глухарей, но несколько наоборот, наблюдается в бассейне Омолона в Приохотской его области (Andreev, 1991a): самцы проводят зиму сначала в поймах рек, затем поднимаются на подножье склонов, а самки тяготеют к гребням гор.

Тундра. Зона тундры целиком входит в арктический климатический пояс, где с ноября по февраль длится полярная ночь. Морское влияние ощущается главным образом летом и только в узкой прибрежной полосе, где постоянно стоит туман и идут морозящие дожди. Снежный покров устанавливается со второй половины сентября. Нарастание снежного покрова идет медленно, и наибольшей толщины он достигает в январе. Весна начинается в конце апреля, снег на большей части сходит лишь в июне. В целом же переход от весны к лету протекает постепенно. Лето в среднем длится примерно два месяца. Снегопады возможны во все летние месяцы, что иногда губительно отражается на выводках тетеревиных птиц. Характерны резкие годовые изменения погодного режима весны, лета. Благоприятные для размножения птиц годы (ранняя, дружная, теплая весна) сменяются годами с неустойчивой погодой (Чернов, 1980). В неблагоприятные годы наблюдаются не размножающиеся птицы и отмечается большой отход птенцов у белой куропатки (Михеев, 1948; Тарасов, 1977а,б; Воронин, 1978, 1979; Потапов, 1985; и др.).

Известно, что губительное действие холодной погоды для гнездования куропаток несколько смягчаются микроклиматическими особенностями тундры - температура приземного слоя воздуха выше на несколько градусов, чем на высоте, и отмечается использование микрорельефа при устройстве гнезд (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кищинский, 1975; Потапов, 1985). Обнаруженные в тундрах Якутии гнезда белой куропатки ($n = 4$) располагались с учетом микрорельефа – защищены кочкарником со мхом, травянистым покровом и кустарниками.

Осень характеризуется изменчивой погодой, дождями с мокрым снегом, сменой направления ветров. Условия для зимовки птиц в тундре можно охарактеризовать как экстремально суровые (морозы в сочетании с низкой освещенностью и недоступностью корма).

Климат таежной зоны Якутии характеризуется как резко континентальный. Самые холодные месяцы года – январь и февраль, самый теплый месяц – июль. Характерны быстрое нарастание среднесуточных температур воздуха весной и быстрое падение их осенью. Свойственны большие амплитуды колебания не только годовых и месячных температур, но и суточных, что связано с высокой прозрачностью атмосферы вследствие сухости воздуха и малой облачности (Шашко, 1961). В весеннее и осеннее время регулярно отмечаются заморозки, вероятность которых в мае и сентябре достигает до 60%. Заморозки различной интенсивности могут наблюдаться в течение всего лета. Для северотаежной подзоны и лесотундры погодные аномалии – явление вполне рядовое, особенно в весеннее время, когда отмечается гибель многих видов птиц (Лабутин и др., 1986).

Зима в таежной зоне отличается большой продолжительностью – от 6 до 7,5 месяцев, длительными периодами морозной погоды, малым количеством осадков. Минимальные отметки температуры колеблются от -55° до $-67,8^{\circ}\text{C}$. В зимнее время на большей части таежной зоны Якутии устанавливается относительное безветрие, что приводит к стеканию холодных масс воздуха в межгорные котловины и ужесточению мороза в них. Ветреная погода начинает проявлять себя в конце февраля–марте (Витвицкий, 1965). В Восточной Сибири, в районах, где снег недостаточно глубок, а морозы жестоки, отмечаются случаи замерзания тетеревиных птиц (Формозов, 1976). Случаи гибели каменных глухарей от низких температур в Якутии, видимо, нечастое явление (нами достоверно отмечен только один случай), а погибших в такие дни тетеревов, рябчиков, белых куропаток находили довольно часто.

Наиболее опасными для птиц являются резкие перепады температур в начале и конце зимы (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Воронин, 1978; Кельберг, 1991). Резкие возвраты холодов в весенний период оказывают наиболее негативное воздействие на птиц (Потапов, 1985). Так, в горах Верхоянья весной 1989 г. наблюдалась массовая гибель белых куропаток. После схода снежного покрова в поймах рек северного макросклона Верхоянского хребта на 10 км маршрута встречено до 117 тушек белых куропаток. В этот год 28 марта в дневное время отмечалось потепление до плюсовых температур (+3°C), а 9 апреля наступили сильные морозы (-40°C). Холода держались около недели. В результате этого образовался твердый снежный наст, что не позволяло птицам устраивать подснежные камеры. Положение куропаток усугублялось обледенением побегов древесно-кустарниковых растений, что затрудняло кормление. Такая же ситуация повторилась и в марте 2000 г., когда на осевой части Центрального Верхоянья после схода снега было отмечено множество погибших белых куропаток. В этот год 19-21 марта здесь стояла теплая погода (+4°C), затем 22 марта температура упала до -36°C, и такие морозы держались до 28 марта. Высокая смертность белой куропатки и рябчика было отмечена весной 2001 г. в Центральной Якутии (Мегино-Кангаласский, Таттинский и Амгинский районы). Все погибшие птицы были сильно истощены. В этот год в этих районах с 28 марта по 15 апреля наблюдалась череда резких потеплений от +4 до +6°C (28 марта, 7 и 13 апреля) и следующих за ними похолоданий от -23 до -27 °C (3, 11 и 15 апреля). В этих условиях на снегу образовывалась ледяная корка. Как показали наблюдения, в таких ситуациях более крупные птицы менее подвержены негативному воздействию погодных условий: каменный глухарь и тетерев в отличие от куропаток и рябчика могли зарываться в снег, покрытый тонкой льдистой коркой.

Известно, что в середине срока насиживания, как показали наблюдения за каменным глухарем и белой куропаткой, кладки за определенный период охлаждения не гибнут даже при понижении температуры до -4°C (Михеев,

1948; Кирпичев, 1968). Наиболее опасны для тетеревиных птиц, при длительной охлаждении возвраты холодов в самом конце насиживания (Семенов-Тян-Шанский, 1960), когда для вылупившихся птенцов губительна температура даже около 0°C (Назаров и др., 1975).

Резкие потепления и похолодания в начале зимы также оказывают на тетеревиных птиц негативное влияние. Так, в ноябре 2007 г. в Нерюнгринском районе в результате резких колебаний температуры после холодов 1 ноября (-25°C) и отмеченного потепления до +3°C (7 ноября), затем похолодания до -14 °C (9 ноября) и последующего постепенного похолодания (до -28°C) отмечалась гибель большого числа как куропаток, так и рябчиков.

Длительность безморозного периода, в силу большой протяженности территории и сложности рельефа, очень разнообразна. Самый теплый месяц – июль, когда средняя температура в центральных, южных и юго-западных районах Якутии достигает 17–19°C, а на севере 12–15°C. На большей части равнин и низменностей максимальные температуры могут достигать 34–38°C. Благодаря большой продолжительности дня, прозрачности и сухости воздуха Центральная Якутия напоминает по количеству тепла район Ташкента (Витвицкий, 1965). В то же время на севере Якутии выпадение снега летом не редкость. Обычно он ложится неглубоким мокрым слоем и держится короткое время. Массовой гибели птиц и птенцов в таких случаях не отмечается. Но бывают годы, когда выпавший снег держится дольше обычного, и это уже приводит к гибели птенцов куропаток. Так в горах Центрального Верхоянья 10 июля 1987 г. выпал снег, растаявший только через 3 суток. Впоследствии встречи птиц с выводками здесь стали редкими. Такое явление наблюдалось также в тундрах Алазея-Колымского междуречья в 1999 г., когда в середине июля выпал снег, продержавшийся в течение двух суток. Впоследствии здесь, судя по опросным данным, неоднократно отмечались погибшие пуховые птенцы.

Определенное влияние на жизнь тетеревиных птиц в зимнее время оказывает ветер. В этот период года погода в Якутии отличается небольшими его скоростями, за исключением островов, побережий морей, а также долины Лены ниже устья р. Алдан, где скорости ветра составляют 5–7 м/с. Наименьшие скорости ветра отмечаются в зимние месяцы (январь, февраль), когда в Центральной Якутии они в среднем не превышают 1–2 м/с, а в котловинах долин рр. Яна, Индигирка и др. в эти месяцы средние скорости ветра составляют 0,2–0,4 м/с.

У птиц, обитающих на территориях с сильными ветрами (тундра и горы), например, у тундряной куропатки, выработался определенный прием защиты: в ветреную погоду она садится навстречу ветру, так чтобы ее обтекало воздушной струей, а в метель – с подветренной стороны камней, чтобы ее занесло снегом (Семенов-Тянь-Шанский, 1960). Такое же поведение у тундряной куропатки отмечено в горах Центрального Верхоянья (Исаев, 1994).

Известно, что длина светового дня глубоко и всесторонне влияет на жизненный цикл птиц. У одних видов птиц активация половых желез, а также миграционная активность прямо зависят от увеличения продолжительности светового дня, световой поры. У других птиц, в том числе тетеревиных, цикл размножения теснее связан с условиями среды обитания, но также находится под сложной фотопериодической коррекцией и зависит от продолжительности светового дня (Дольник, 1975, Ильичев и др., 1982, Stokkan et al., 1988). Хотя фотопериод сильнее всего влияет на репродуктивную функцию, было показано, что длина светового дня воздействует также на линьку, отложение жира и миграционное беспокойство. В экспериментах на белых куропатках было обнаружено, что сезонный диморфизм оперения тоже может контролироваться фотопериодом (Stokkan, 1979).

Жизнь тетеревиных птиц, обитающих в разных природных зонах Якутии, протекает в неодинаковых условиях освещенности. В летнее время

севернее 70°с.ш. царствует полярный день, а зимой – полярная ночь (рис. 9.). Длина светового дня имеет наиболее короткий промежуток в декабре, в феврале длительность его такая же, как и в октябре.

Световой режим оказывает влияние на кормовое поведение и суточный бюджет времени птиц. Например, в тундровой зоне зимой тетеревиным птицам приходится отыскивать пищу при очень слабой освещенности и затрачивать на поиски корма больше времени. В таежной зоне короткий зимний день в сочетании с сильными морозами не позволяет тратить время на поиски более питательного корма, вследствие чего им часто приходится потреблять более массовый, но чаще всего менее питательный корм. С этим обстоятельством связана постоянная потеря веса у зимующих куропаток (Андреев, 1992).

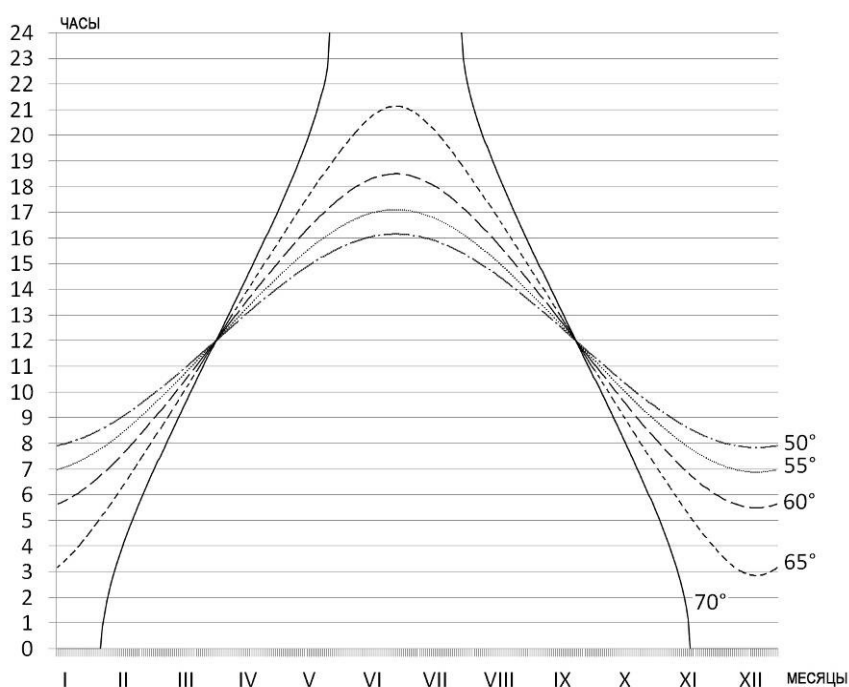


Рис. 9. Длина светового дня в Якутии в зависимости от северной широты (по: Г.Н. Витвицкий, 1965; с изменениями)

Обычным в Якутии, также как и во многих регионах, является ложный ток глухарей (каменного и обыкновенного) и тетерева, когда осенью можно услышать токование самцов, связанное совпадением продолжительности длины дня с весенним. В это время года отмечается возбуждение самцов

рябчика и тундряной куропатки. По сообщению А.В. Андреева осенью также много токует и дикуша.

Необходимо подчеркнуть, что, хотя фотопериодическая регуляция годового цикла широко распространена в животном мире, в частности у птиц фотопериод - это только один из многих факторов, который может влиять на их годовой цикл и синхронизировать размножение и миграцию (Хоффман, 1984).

3.4. Осадки и снежный покров

Континентальность климата Якутии проявляется и в режиме осадков. Преобладающая часть осадков приходится на три летних месяца, когда выпадает около 50% их годового количества (Витвицкий, 1965). В большинстве районов таежной зоны выпадает менее 250 мм осадков в год, а в некоторых ещё меньше – до 200 мм, т.е. столько же, сколько в полупустынях. В тундре годовое количество осадков уменьшается от 250 мм на западе до 150 мм на востоке. В Верхоянской и Оймяконской котловинах среднее годовое количество осадков, как и в Центральной Якутии не достигает 200 мм. Небольшое количество осадков объясняется господством антициклонического состояния погоды и большой сухостью приходящих воздушных масс. И только на западном и юго-западном склонах Верхоянского хребта и хребта Сунтар–Хаята годовая сумма осадков превышает 700 мм.

Значительной площадью и резкой орографической контрастностью выделяется Центральная якутская низменность, окруженная горами Среднесибирского плоскогорья с запада и северо-запада, Верхоянской горной страной с востока, Патомским и Алданским нагорьями с юго-запада и юга. Здесь формируется очаг засушливости с годовым количеством осадков 250 мм, высотой снежного покрова менее 35 см (Васильев, 2012).

Снег является важнейшим фактором в зимней жизни тетеревиных. От его глубины зависит благополучие тетеревиных птиц (Волков, 1968;

Потапов, 1985; Формозов, 1990). В морозы птицы проводят значительную часть дня в подснежных убежищах. Снег является своеобразным теплоизолятором, защищающим от низких зимних температур. Известно, что начало зимы для тетеревиных птиц в отдельных районах Якутии бывает крайне неблагоприятным, особенно для более крупных птиц (глухари и тетерева). Снега выпадает сразу не в таком количестве, чтобы птицам можно было в него зарыться. Морозы же в это время бывают довольно сильными (до -50°C), и при недостаточной глубине снега выживание тетеревиных птиц становится проблематичным. Считается, что первую часть зимы птицам помогают хорошо перенести их жировые резервы и обилие корма (Егоров и др., 1959, Андреев, 1980). В некоторых случаях малоснежье вызывает массовые откочевки птиц. Например, в 2006 г. в Горном районе в конце октября - начале ноября высота снега составляла всего около 10 см, морозы держались на уровне -27°C , в связи с чем отмечался отлет множества каменных глухарей и тетеревов. Регулярные массовые перекочевки белой куропатки из тундры в лесотундру и северную тайгу объясняется тем, что кроме бескормицы на птиц влияет и плотность снега. В тундре снег отличается большой плотностью (0,3–0,4 и выше), что составляет дополнительные трудности (Кищинский, 1975).

Снежный покров в большинстве районов Якутии сохраняется в течение 225–250 дней в году (устанавливается в сентябре – октябре и сходит в начале мая – первой половине июня). Высота снежного покрова вследствие преобладания в зимний период антициклонической циркуляции невелика.

Очень важна такая его особенность как неравномерность распределения. Наибольшая высота снежного покрова (40–60 см) наблюдается в верховьях Алдана, в долине Колымы, в некоторых горных районах. Дольше всего снег лежит в тундровой зоне (от 220 до 280 дней), где толщина снежного покрова колеблется от 10 до 50 см, на большей ее части – 20–30 см (Научно-прикладной справочник, 1989). Ввиду неравномерного распределение высоты снега по микрорельефу, открытым и защищенным

участкам, большинство видов тетеревиных птиц устраивают лунки по опушкам леса, небольшим полянам, а также в разреженном лесу с относительно высоким и рыхлым снегом.

Разрушение устойчивого снежного покрова происходит в более сжатые сроки, чем его образование, но в отдельные годы может длиться до 30 дней. В Центральной Якутии разрушение снежного покрова начинается к концу III декады апреля, а в арктической тундре лишь во II декаде июня. В горных районах сход снежного покрова обуславливается высотой над уровнем моря и экспозицией склонов.

3.5. Гидрография

Якутия отличается высокой плотностью и значительным разнообразием гидрологической сети. На её территории насчитывается около 700 тысяч рек и свыше 800 тыс. озер. Все реки относятся к рекам бассейна Северного Ледовитого океана. Самой большой из них является р. Лена, бассейн которой охватывает примерно 65 % территории республики. Её главными притоками являются Вилюй и Алдан. Крупными реками Якутии также являются Анабар, Оленек, Яна, Индигирка и Колыма.

Густая речная сеть испещряет не только равнины, но и горные системы. Коэффициент развития речной сети в бассейнах горных рек (Олекма, Витим, Томпо и другие) составляет 0,15–0,23 км/км², равнинных, например, в бассейне Вилюя – 0,04–0,09 км/км². Бассейны нижних течений Индигирки, Колымы и Яны имеют еще большую разреженность сети водотоков. А в горной части, например, в бассейне Индигирки коэффициент развития речной сети составляет 0,71–2,03 км/км², что объясняется развитием наледей и очагов оледенения (Коржуев, 1965). На горных реках летние паводки, вызванные интенсивным снеготаянием в горах или обильными дождями, часто превышают уровень весенних.

Озера также распределяются по территории неравномерно. В горах их меньше, но в низменностях они имеют широкое распространение. Большинство озер имеют термокарстовое или старичное происхождение в зависимости от развитой речной сети. Во многих озерах Берега многих озёр порастают ивняками и ольховниками, которые привлекают белых куропаток и рябчиков.

Большая часть крупных рек ввиду субмеридионального простираия долин служат местом типично сезонных миграций перелетных и перекочевок тетеревиных птиц и представляют собой оптимальные местообитания.

Глава 4. ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И МЕСТООБИТАНИЯ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ

Известно, что ни один вид птиц не населяет площадь своего ареала полностью, но занимает лишь наиболее соответствующие его экологическим особенностям участки – биотопы и местообитания (Данилов, 1967).

Общие сведения о распространении тетеревиных птиц Якутии и предпочитаемых ими местообитаниях отражены в работах О.В. Егорова с соавторами (1959), В.Г. Кривошеева (1960), В.И. Капитонова (1962). Однако эти данные приводятся лишь для отдельных районов и не представляют целостной картины размещения птиц на всей территории республики. Более подробно вопрос о распространении отдельных видов данной группы рассмотрен в обзоре В.И. Перфильева (1975). Картина распространения тетеревиных птиц Якутии, показанная К.А. Воробьевым (1963), и сегодня с незначительными уточнениями, является наиболее достоверной.

Следует отметить, что если распространение и местообитания белых куропаток в равниннотаежных и тундровых районах евразийской части ареала изучены довольно полно (Михеев, 1948; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Воронин, 1978 и др.), то в горных областях они исследованы не достаточно


(Кищинский, 1968а; Дулькейт, 1975). Мы попытаемся возместить эти пробелы на примере тетеревиных птиц горных районов Якутии, которые нам удалось исследовать в 1989–1994 гг., 2000–2012 гг.

4.1. Белая куропатка

Белая куропатка - широко распространенный и экологически пластичный вид, встречается практически на всей территории Якутии (рис. 10). Обитает она и в зоне арктической тундры на Новосибирских островах, где гнездится в малом количестве в прибрежной холмистой полигональной тундре (Кищинский, 1975).



Рис. 10. Ареал белой куропатки в Якутии

 — область распространения белой куропатки

Наиболее высокой численности вид достигает в тундре и лесотундре, но распространен там крайне неравномерно (Воробьев, 1963; Перфильев, 1975). В Евразии размещение белой куропатки по типам местообитаний подробно описано для тундр, расположенных западнее Якутии (Сдобников,

1957; Павлов, 1975; Воронин, 1978). Судя по этим данным, куропатка встречается в долинных кустарниках и в междуречных пространствах – открытых тундрах, кустарниковых зарослях и приозерных кустарниках. В восточной части Якутии основным гнездовым биотопом белой куропатки являются кочковатые мохово-кустарниковые тундры, чередующиеся с прибрежными зарослями ивняков и кочкарными болотами, которые распространены в подзоне южной тундры и лесотундры (Кречмар и др., 1991). По наблюдениям в июле-августе 2008 г. в западной части Якутии куропатки предпочитают мохово-лишайниковые (6,4 ос./км²) и мохово-кустарниковые тундры (5,1 ос./км²), чередующиеся с приречными зарослями ивняков.

В равнинной части таёжной Якутии типичным гнездовым биотопом белой куропатки, как и во многих районах ареала, являются болота и мари (Перфильев, 1975). Особенно значительны их площади на водоразделах крупных рек. Предпочитаемыми местами обитания белой куропатки здесь являются участки с ерниками (заросли кустарниковой березки, багульника, голубики низкорослых ив). Такие местообитания характерны для птиц только в течение 2–3 месяцев сезона размножения. Осенью птицы перемещаются в ягодники - на гари и вырубki. Зимой стаи белой куропатки большей частью кочуют по долинам рек (Сидоров, 1985). Биотопическое распределение куропаток в долине Нижней и Средней Лены подробно описано в монографиях З.З. Борисова (1987), Ю.В. Лабутина, Н.И. Гермогенова и В.И. Позднякова (1988).

Известно, что в горных районах Якутии белая куропатка населяет лесной пояс, границы ее обитания не постоянны и подвержены заметным сезонным сдвигам (Воробьев, 1963). Распространение и местообитания данного вида в горах более подробно изучено нами в центральной части Верхоянского хребта. На трансекте, проложенного с северо–востока на юго–запад наиболее высоко в горы куропатка поднимается только в период размножения, встречаясь в долинных ивняках на высотах до 1150 м с

плотностью от 0,6 до 13,2 особь/км². Весной на Янском плоскогорье (200–400 м н.у.м.) птицы охотнее всего заселяют опушки приречных ивняков, опушки лиственничного леса с зарослями кустарниковых берез. Иногда гнездовые участки располагаются среди тальниковых зарослей или лиственничного редколесья. Таким образом, в большинстве случаев гнездовые территории белых куропаток тяготеют к открытым участкам местности. При этом плотность гнездования отчётливо возрастает там, где растительность более мозаична, т.е. открытые участки местности и заросли древесно-кустарниковой растительности чередуются с большей частотой.

По данным аэровизуального обследования растительности в долинах крупных рек северного макросклона Верхоянского хребта на долю лугов приходится около 40 % всей площади (Андреев, Беляева и др., 1974). В среднем течении рек северного макросклона Центрального Верхоянья на высотах 400-800 м н.у.м. доля лугов (заболоченные вейниковые и пушицевые) и других открытых местообитаний (осоково-пушицевые заболоченные мари, лесные поляны и т.д.) составляет 60 % площади долины. При этом площадь участков, пригодных для гнездования белой куропатки, не превышает 40 % площади долины. Средняя плотность населения куропаток в этой местности составляет 5 ос./км², в отдельные годы достигает 18 ос./км².

Характер освоения белой куропаткой горных местообитаний варьирует по годам. Так в годы высокой численности птицы концентрировались в ивняках, произрастающих на аллювиальных конусах выноса в местах слияния рек и ручьёв. В годы, когда общая численность куропаток была низкая, они в этих ивняках встречались лишь ранней весной в период перекочевок.

На осевой части Верхоянского хребта (800–1800 м н.у.м.) верхняя граница распространения птиц проходит по границе леса, которая в долинах рек поднимается до 1150 м н.у.м. Известно, что многие виды животных предпочитают держаться в долинах рек (Максимов, 1974). В горах, в связи с большей мозаичностью местообитаний концентрация живых организмов в

долинах рек выражена ещё сильнее (Ковшарь, 1981, Соколов, Темботов, 1989). Поэтому на осевой части хребта в долинах рек, котловинах озер и межгорных депрессиях в пределах лесного пояса концентрируется 75% и более всего населения орнитофауны.

Долины рек южного макросклона Верхоянского хребта отличаются большей крутизной и меньшей разработанностью. Во все годы исследований численность белой куропатки здесь была низкой. Птицы встречались лишь в пойменных ивняках, вблизи широких марей или озер.

4.2. Тундряная куропатка

В период гнездования тундряная куропатка населяет в Якутии материковые арктические тундры, изредка встречается на Новосибирских островах (Кищинский, 1968б), обычна в тундровом поясе материковых гор (рис. 11., Воробьев, 1963). Зимой отмечаются незначительные перекочевки данного вида, вызванные многоснежьем и поисками корма (Исаев, 1994).

В Анабарской тундре тундряная куропатка широко распространена в подзонах арктических, кустарничковых тундр и в горных тундрах хр. Прончищева. Гнездится также в пределах подзоны мохово-лишайниковых тундр, но здесь она редка и сменяется белой куропаткой. На юге тундряная куропатка распространена до южной границы подзоны мохово-лишайниковых тундр (Воробьев, 1963). На гнездовье обычна в горах Хараулахского хребта (Капитонов, 1962), в верховьях р. Индигирки (Михель, 1935), в приколымской тундре встречается только в горной местности правобережья Колымы (устное сообщение А.В. Андреева). В качестве обыкновенной гнездящейся птицы найдена в высокогорной области Алдано-Учурского хребта (Воробьев, 1963). Тундряная куропатка нередко встречается на хребтах Сете–Дабан, Становой и в горной тундре Алданского нагорья (Исаев, Егоров, 2002; Исаев, Борисов, 2008, 2010; Исаев, Васильева, 2008а,б).

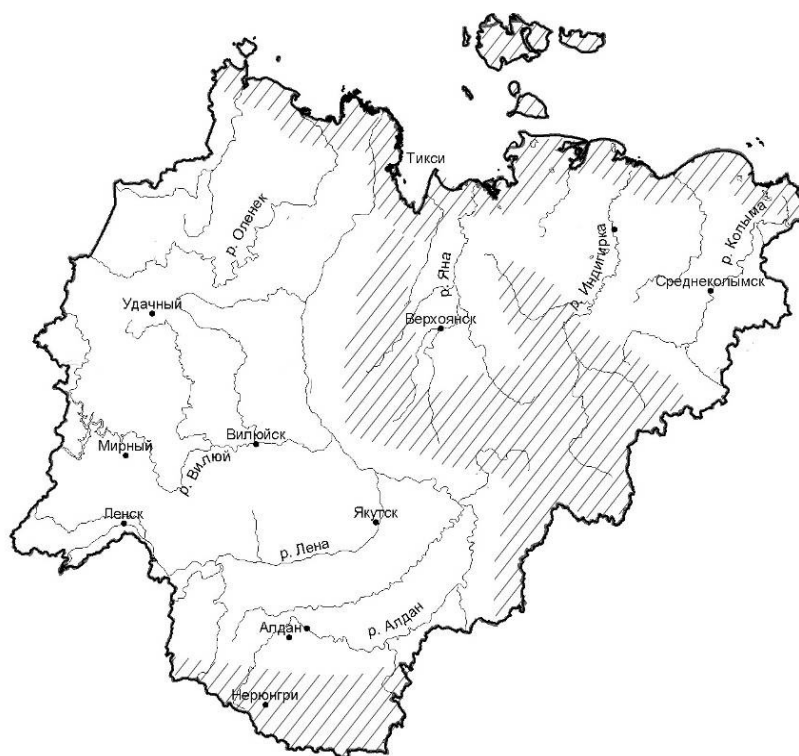


Рис. 11. Ареал тундряной куропатки в Якутии

▨ – область распространения тундряной куропатки

В горных районах Якутии тундряная куропатка является обычным видом (рис. 12., Перфильев, 1975). Вместе с тем сведений о её распространении в Якутии в литературе мало. Более подробно этот вопрос рассмотрен нами для Центрального Верхоянья (Исаев, Борисов, 2008), где нижняя граница распространения куропатки в репродуктивный период проходит на высоте 650 м, а верхняя - 1200 м н.у.м. Для сравнения укажем, что в континентальной части Колымского нагорья данный вид встречается на высотах от 300 до 1200 м н.у.м. (Кищинский, 1968а). Автор отмечает, что при соответствующих условиях (наличие горной тундры или участков долин с кедровым стлаником, зарослями ивы и ольховника) она может появляться в предгорьях до 100-метровой отметки. Такая картина наблюдается, например, на островах и некоторых участках побережья севера Охотского моря.



Рис. 12. Выводок тундряной куропатки в горной тундре. Август 2010.

Фото А.А. Кривошапкина.

В Центральном Верхоянье на вершинах Янского плоскогорья отдельные токующие самцы встречаются начиная с 480-метровой отметки и ниже. В другие сезоны года они там не встречаются. Лишь в отдельные годы зимой кочующие стаи появляются в долинах крупных рек на высоте 100–300 м н.у.м.. На южном макросклоне Верхоянского хребта в гнездовой период нижний предел распространения тундряной куропатки проходит на высоте 800–850 м н.у.м. В гольцовой тундре вид, скорее всего, не гнездится. Здесь мы встречали только одиночных кормящихся самцов.

В долинах рек северного макросклона Верхоянского хребта в годы высокой численности тундряная куропатка в массе встречалась начиная с высоты 650 м н.у.м. По мере дальнейшего подъема численность птиц возрастала. Куропаток обоих полов наблюдали не только на склонах у их подножья, но и на участках надпойменных террас, достаточно удаленных от мезосклонов. В годы низкой численности данного вида нижняя граница его распространения поднималась до 720–730 м н.у.м. Птицы держались

преимущественно на склонах гор, изредка у их подножья. В годы высокой численности в размещении птиц по долине отмечалось довольно равномерное увеличение плотности обитания куропаток по мере повышения абсолютной высоты. В годы депрессии их распределение носило мозаичный характер.

В разные годы одни и те же местности тундряная куропатка осваивает по-разному. Например, если в какой-то год на верховьях некоторых горных рек птицы почти не встречались, то в следующем году там отмечали высокую плотность их населения. При этом в среднем течении этих же рек количественное распределение птиц было обратное. В данном случае как и в других горных районах Северо-Восточной Азии (Кищинский, 1975) динамика размещения птиц на гнездовых участках обусловлена, скорее всего, обилием снежного покрова, особенностями его распределения и таяния, наличием и доступностью кормов. Замечено также, что тундряная куропатка охотнее всего заселяла ягодные места. Например, на участке подножья горы, где на кустах голубики сохранился урожай ягод, территориальные самцы куропаток встречались сидящими на сторожевых постах буквально через каждые 200–300 м, достигая плотности гнездования 11–25 пар/км².

На разных высотах осевой части Верхоянского хребта расселение тундряной куропатки также различалась по годам. В годы пиковой численности птицы гнездились главным образом в подгольцово-кустарниковом и тундровом поясах на высотах 800–1100 м н.у.м. и более реже появлялись в лесном поясе.

В годы невысокой численности птицы чаще встречались в субальпийском поясе гор (95% встреч), незначительно – в верхней части лесного пояса, ниже которого спускались крайне редко. В годы депрессии тундряная куропатка встречалась преимущественно в подгольцово-кустарниковом поясе на высотах 900–1000 м н.у.м.

В период гнездования распределение тундряной куропатки по поясам и отдельным местообитаниям гор также неравномерно. Это вероятно связано

не только с особенностями накопления и таяния снега (Кищинский, 1968), но и с численностью птиц. Так на осевой части Верхоянского хребта в годы высокой численности тундряной куропатки птиц было больше на обширных, рано оттаявших участках, обеспечивавших концентрацию гнездовых территорий. Например, в тундровой части гор птиц можно было встретить на совершенно открытых участках местности, лишённых каких-либо естественных укрытий. При низкой численности птиц они отдают предпочтение участкам с лучшими микроклиматическими и ветрозащитными условиями. Так в полосе горных тундр подгольцово-кустарникового пояса мы встречали территориальных птиц лишь вблизи укромных распадков (рис. 13).



Рис. 13. Основной гнездовой биотоп тундряной куропатки в тундровом поясе гор на осевой части Верхоянского хребта (1100 м н.у.м.).
Август 2012 г. Фото Н.В. Мамаева.

В конце марта – начале апреля 1992 г. вблизи стационара «Келе» численность тундряной куропатки достигала больших величин. Увеличение количества птиц началось здесь еще в середине апреля. Вначале встречались

стаи самцов, состоявшие из 8–17 особей, самки держались небольшими группами по 2–4 особи. В конце мая – начале июня птицы распределились по гнездовым территориям. В другие годы весеннее нарастание численности тундряной куропатки в районе стационара отмечается позднее - с начала апреля по начало мая. В середине апреля 1988 г. при пиковой численности тундряной куропатки стаи, состоявшие из нескольких десятков особей, поднимались в горы практически непрерывным потоком. В этом сезоне распределение птиц по гнездовым участкам завершилось только в конце мая.

В депрессивные 1990–1991 гг. перемещения тундряной куропатки из предгорий в верхние пояса гор не были столь отчётливо выражены. При этом нераспавшиеся стаи из 4 – 12 особей встречались до конца мая.

Выводки тундряной куропатки начинают собираться в стаи в первых числах сентября. В середине этого месяца на более кормных участках встречаются стаи, состоящие из 100 и более особей. По-видимому, перемещения птиц в середине – конце сентября преимущественно горизонтальные. В начале октября наблюдается некоторое движение птиц вниз. В это время тундряная куропатка в массе появляется в долинах рек на высотах порядка 740 м н.у.м, где они ранее были малочисленны.

В пиковые годы у тундряной куропатки хорошо выражены сезонные миграции. Кочующие птицы встречались в большом количестве на многих участках Янского плоскогорья, в частности вблизи г. Верхоянска и пос. Батагай, где ранее их не видели. Интересно отметить, что зимой 1986–1987 гг. в сопредельной Магаданской области (вблизи г. Магадан) наблюдали крупное движение этих куропаток (Потапов, 1990). Р.Л. Потапов подчеркивал, что такое обилие тундряных куропаток отмечалось здесь впервые за 10 лет. По сообщению А.В. Андреева за 40 лет наблюдений в Магаданской области это был единственный известный пример «инвазии» тундряной куропатки на приморские равнины Охотского побережья. По мнению этого исследователя, вероятнее всего это был год особенно благоприятный для размножения, но чрезвычайно многоснежный. Тогда на

продуваемых приморских равнинах они стригли кустарниковую берёзу. Можно предположить, что в годы с высокой численностью птиц для них характерны массовые миграции инвазийного характера.

О дальности перемещения тундряной куропатки косвенно можно судить по такому примеру. В зиму 1988–1989 гг. небольшие стаи куропаток из 3–6 особей, нередко держащиеся совместно с белыми, мы наблюдали вблизи г. Якутска (примерно в 300 км от ближайших мест гнездования вида). 9 марта 1989 г. одну самку тундряной куропатки нам удалось добыть неподалеку от с. Павловск (правый берег р. Лена напротив г. Якутска). Разлет птиц в зимнее время за пределы гнездового ареала происходил также и в годы низкой численности вида. Так в зиму 1989–1990 гг. тундряные куропатки встречались в долинах рек северного макросклона Центрального Верхоянья до высоты 200–300 м н.у.м. Но следующей зимой они здесь не встречались. Их наблюдали на сопках в среднем течении рр. Дулгалах и Сартанг. Тундряные куропатки держались небольшими стаями, состоявшими из 3–6 особей. Некоторые особи примыкали к стаям белой куропатки. Следует отметить, что смешанные стаи двух видов куропаток обычны и в других районах их совместного обитания, например, в бассейне р. Колыма (Перфильев, 1975; Кречмар и др., 1991). В годы депрессии численности в предгорьях Верхоянья тундряные куропатки не встречались.

Южный макросклон Верхоянского хребта. Численность тундряной куропатки здесь всегда низкая. В период гнездования отмечаются лишь единичные встречи, приуроченные к подгольцово-кустарниковому и субальпийскому поясу мезосклонов. Выводки отмечаются в распадках лесной зоны.

Резюмируя вышесказанное, отметим следующее. В долинах рек северного макросклона Верхоянского хребта в годы высокой численности тундряной куропатки в предгнездовой и гнездовой периоды наблюдается довольно равномерное увеличение плотности территориальных пар с повышением абсолютных высот от 650 до 1280 м н.у.м. Гнездовые

территории птиц располагаются на мезосклонах и надпойменных террасах горных водотоков. В годы низкой численности распределение тундрной куропатки носит мозаичный характер. Птицы заселяют в основном склоновые биотопы, реже - подножья мезосклонов.

4.3. Каменный глухарь

Северная граница распространения каменного глухаря совпадает с северным пределом лиственничной тайги и проходит между 69 и 70° с.ш. (Воробьев, 1963). В конце зимы и в сезон токования глухарь нередко добывается в низовьях Колымы в окрестностях п. Черский (Перфильев, 1975). По Индигирке Михель Н.М. (1935) нашел каменного глухаря в окрестностях с. Майор-Крест (67°38'). По Яне эту птицу нередко добывали вблизи с. Казачье (70°44', наши данные). По Лене вид встречается вблизи с. Говорово (70°13'), в северо-западной части Якутии - в верховьях Попигая (Тугаринов, Смирнов, Иванов, 1934).

Каменный глухарь гнездится на всей территории Центральной Якутии (Ларионов, 1964; Ларионов и др., 1991), обычен в бассейне Вилюя (Андреев, 1974). На северо-востоке Якутии он вполне обычен в районе Верхоянской впадины и на Бытантайском плато, встречается в районе Адычанского нагорья (Егоров, Лабутин, Меженный, 1959).

Распространение каменного глухаря в северной части Центрального Верхоянья носит мозаичный характер. Наиболее высокая отметка, где наблюдали одиночно токующего каменного глухаря – 550 м н.у.м. (Исаев, 1994).

Ареал каменного глухаря в значительной степени совпадает с распространением восточносибирских лиственниц (Каяндера, Гмелина, и др.) (Потапов, 1985) и лишь в на южной и юго-западной окраинах (в Монголии и Китае) несколько выходит за пределы распространения этих древесных пород (рис. 14). Такое совпадение ареалов птицы и дерева связано с тем, что

на большей части ареала птица зимой питается в основном (иногда – исключительно) концевыми побегами лиственниц.

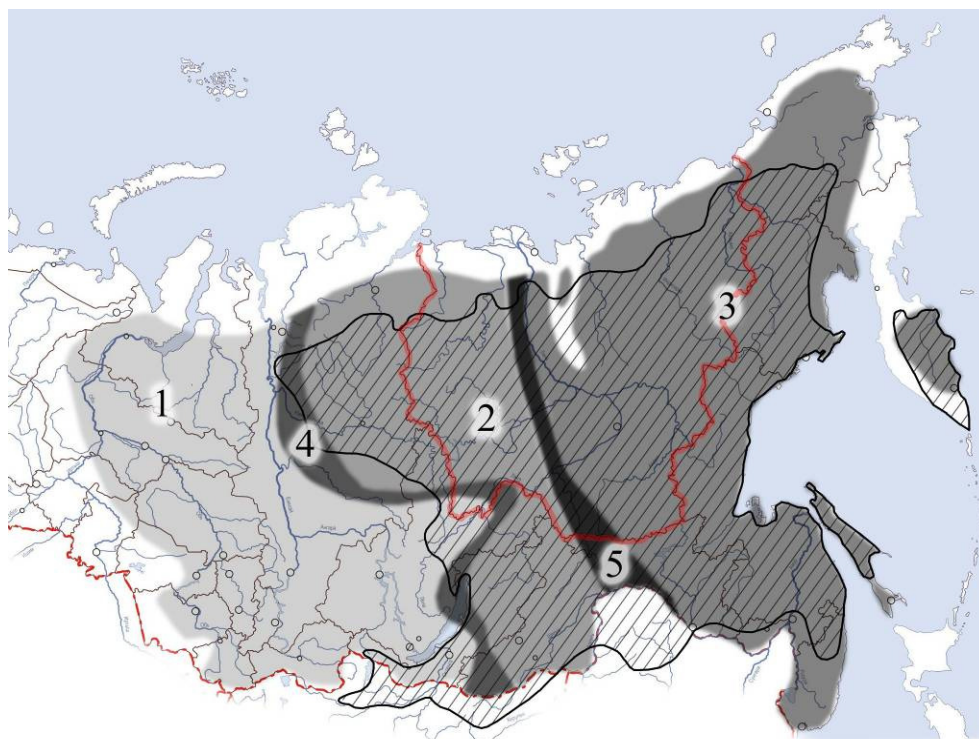


Рис. 14. Ареал каменного глухаря и распространение лиственницы различных пород на северо–востоке России (1 – 5): 1 – Л. сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), 2 – Л. Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.), 3 – Л. Каяндера (*L. cajanderi* Mayr), 4 – *L. sibirica* x *L. czekanowskii* Szaf... 5 – *L. gmelinii* x *L. cajanderi* (по: Коропачинский, 1983).

▨ – ареал каменного глухаря (по: Потапов, 1987).

--- – граница Республики Саха (Якутия)

Излюбленными местами обитания каменного глухаря являются разреженные лиственничные леса с обилием брусники или голубики, чередующиеся с густыми зарослями молодых лиственничников на горячих и болотах. На Камчатке помимо лиственничных лесов, глухари населяют и парковые леса из каменной березы. На юге ареала этот вид обитает и в смешанных лиственничных лесах, сосняках и кедрачах (Потапов, 1985). В Монголии в горной части встречается в разнообразных типах леса, в т.ч. редкостоях (Козлова, 1932) и смешанных лиственнично–берёзовых лесах. В целом по всему ареалу наблюдается отчетливая приуроченность каменного

глухаря разреженным насаждениям. Эта птица избегает массивы сомкнутых древостоев (Егоров и др., 1959; Мишин, 1960). Птицы не любят также пересеченной местности, предпочитая ровные, спокойные формы рельефа (Потапов, 1985).

Анализ состава биотопов вокруг токов с высокой численностью птиц характеризуется следующим образом. Более 40 % территории вокруг таких токов покрыты спелыми лиственничниками, 20 % их составляют молодняки лиственничника, оставшаяся часть занята марями, болотами. По сообщению А.В.Андреева в басс. Колымы птицы нередко токуют на горях – свежих и зарастающих.

По наблюдениям, проведенным нами в мае-июне 1990–1992 гг. в долине реки Дулгалах (бассейн Яны), более высокой численность каменного глухаря была выше в перестойных приречных лиственничниках с густым подростом лиственницы послепожарного происхождения или возникшего после рубки.

В июле в течение примерно 3–4 недель выводки каменного глухаря держатся неподалеку от гнездовых участков. Встречаются в приречных лиственничниках с увлажненными лесными полянами, на разнотравно-лишайниковых или разнотравно-брусничных вырубках 20–30-летней давности, вблизи стариц и марей. Самцы в это время держатся обособленно, в основном по одному, часто по луговым опушкам лесных островков вблизи проток или стариц. В августе выводки с подросшими птенцами перемещаются на приречные луга и подгорные мари. Птиц иногда вспугивали посреди широкого луга. В конце августа, в сентябре каменных глухарей часто отмечали на ягодниках: по старым гарям, в прирусловых лиственничниках, у подножья гор, иногда – на приречных террасах. В горной местности в начале и середине октября у глухарей отмечаются перемещения, чаще вертикальные, иногда на довольно большие расстояния. Наиболее высокая точка, где обнаружены следы жизнедеятельности глухаря – 1050 м

н.у.м. в долине р. Ньямнит (верховья р.Дулгалах). Данный участок удален от летних местообитаний вида примерно на 150 км.

Говоря об особенностях зимних местообитаний, надо подчеркнуть, что на Янском плоскогорье, как и в других районах Якутии и сопредельных областях (Егоров и др., 1959, Перфильев, 1975, Тархов, 1988), птицы чаще всего концентрируются на участках с хорошим лиственничным подростом. Интересно отметить, что по результатам наших наблюдений и анализа опросных сведений в зимний период часть глухарей, в большинстве случаев самцы, перемещается выше в горы, а другая часть, в основном самки, остаётся в предгорьях или откочевывает в сторону Верхоянской впадины. Судя по литературным сведениям, небольшие вертикальные перемещения птиц наблюдают и в других частях ареала вида (горы Сахалина, Мишин, 1960; горы Байкальского хребта, Кирпичев, 1960), но пространственной дифференциации между полами при этом не отмечают. По устному сообщению А.В. Андреева в Хабаровском крае зимой самцы остаются внизу на опушках марей, а самки чаще селятся на гребнях гор.

4.4. Обыкновенный глухарь

Ареал обыкновенного глухаря занимает юго-западную часть Якутии (рис. 15, Воробьев, 1963). В середине XX века в бассейне Вилюя северовосточная граница распространения вида проходила вдоль долготы г. Вилюйск (122° в. д.). В 1960-70 гг. отмечается некоторое расширение распространения вида к северу в районе рр. Малая Ботуобуя и Аппая. Б.Н. Андреев (1974) связывает это с усилением хозяйственной деятельности человека. Во-первых, начиная с 1930-х гг., в связи с организацией лесопромхозов началась интенсивная вырубка сосновых лесов. Во-вторых, в 1950-е получила развитие алмазодобывающая промышленность, что вызвало большой приток населения, появление и рост новых поселков, включая г. Мирный. Повлияло и строительство Вилюйской ГЭС.

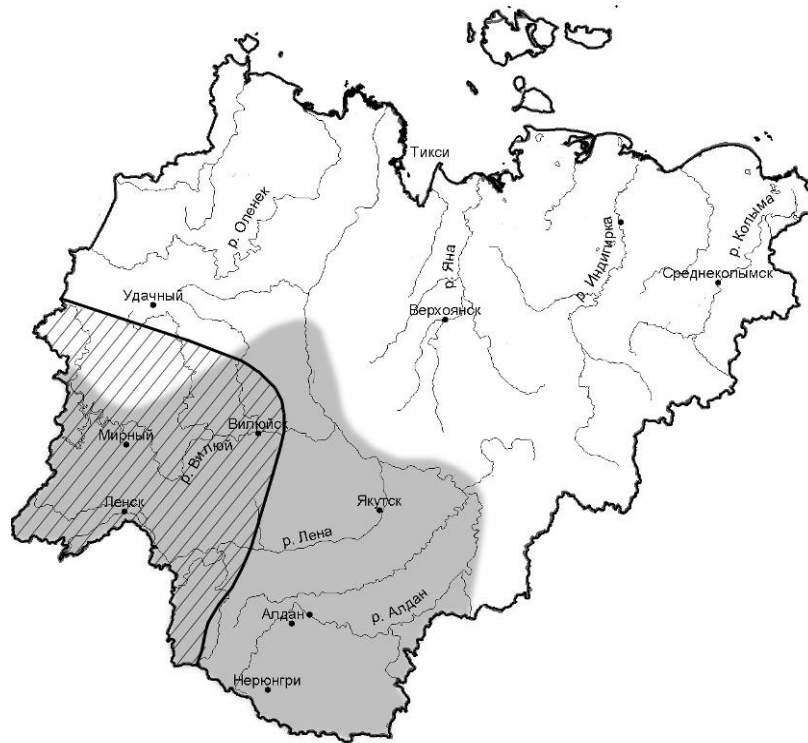


Рис. 15. Ареал обыкновенного глухаря и распространение сосны обыкновенной в Якутии

- ▨ - распространение обыкновенного глухаря
- - распространение сосны обыкновенной (по: Коропачинский, 1983)

Ареал обыкновенного глухаря отчетливо связан с распространением обыкновенной сосны (Потапов, 1985). Это дерево произрастая на меньшей, чем лиственница площади, занимает всё же обширную территорию, охватывая южные и центральные районы Якутии. При этом ареал обыкновенного глухаря меньше, чем область распространения сосны. Известно, что этот глухарь, населяя различные лесные формации, предпочитает чистые сосновые леса или леса с преобладанием сосны. Отсутствие птиц на юге Якутии объясняется тем, что сосновые насаждения встречаются там мозаично и на сравнительно небольших площадях. Отсутствие глухаря в центральной части Якутии, где сосновые леса или леса с преобладанием сосны занимают большие площади, объясняется, скорее всего, тем, что в первой половине зимы при неглубоком снежном покрове

там господствуют сильные морозы. В отличие от каменного глухаря данный вид не переносит длительные холода без термоубежища.

Как и во многих районах своего распространения (Потапов, 1985, 1987), глухарь избегает сплошной темнохвойной тайги, населяя при этом самые разнообразные типы леса различной густоты, ярусности, увлажненности, возраста основных пород. Предпочтение однако всегда отдаётся чистым соснякам или смешанным лесам с участием сосны, особенно в зимнее время.

Обыкновенный глухарь – птица в основном оседлая (Романов, 1979), хотя для некоторых популяций характерны сезонные перекочевки. Они известны на севере ареала, в центре его, и на юге (Кириков, 1966). Главная причина, заставляющая глухарей совершать перелеты – отсутствие в районах зимовки сосны, либо же достаточного количества гастролитов (Потапов, 1985; Савченко и др., 2009). Во всех случаях обыкновенный глухарь предпочитает крупные массивы леса, особенно если они обладают мозаичной структурой. Наилучшие условия формируются при чередовании сухих гряд и заболоченных понижений, верховых болот и лесных грив, сомкнутых участков древостоев и полян, зарастающих вырубок и прогалин, окружённых разновозрастными участками лесонасаждений.

Область постоянного распространения тетерева в Якутии в значительной степени связана с наличием березовых древостоев, и только там, где лиственничная тайга имеет значительные вкрапления березовых лесов и перелесков, а также открытые пространства полей и аласов, тетерев является обыкновенным и весьма характерным видом. Места обитания тетерева разнообразны, но на большей части республики они приурочены к равнинным ландшафтам.

Судя по литературным данным, тетерев обычен в бассейне Среднего Вилюя, где его северная граница проходит вблизи с. Энгердек в долине р. Мархи (Андреев, 1974), отмечен в долине р. Лены до 64° с.ш. (Ларионов и др., 1980). На юге республики встречается в долинах рек Мая и Юдома

(Перфильев, 1975). Наиболее обычен этот вид в средней Якутии, в междуречьях Лены и Вилюя, Лены и Амги (Ларионов, 1962; Ларионов и др., 1980). В долине р. Лена самая крайняя точка распространения тетерева в гнездовой период отмечена в 40 км южнее г. Жиганск (вблизи оз. Соболах, долина р. Хоруонка, 66° с.ш., 122 в.д.). В зимний период тетерев залетает до долины р. Молодо (69° с.ш., 123 в.д.). В мае-июне 2008 и 2009 гг. тетерев встречался в районе оз. Кустах на Лено-Хоруонгском междуречье (67° с.ш., устное сообщение Н.И. Гермогенова). На востоке птицы нередко проникают в долину Яны и Индигирки (Михель, 1935; наши данные). Сведения о том, что птицы залетают на Колыму (Никульцев, 1968), не подтверждаются.

Хотя тетереву суровые морозы не страшны (Потапов, 1985), распространение вида на север ограничивается, скорее всего, климатом и в специальной главе мы более подробно остановимся на этом вопросе.

Ареал тетерева в Якутии занимает всю среднетаежную подзону (рис. 16). Распространение древесных видов берез не ограничивает распространение вида на север и восток. Ограничения, скорее всего, накладывает сама структура лесных сообществ, формирующихся в условиях северной тайги. Эти леса в отличие от лесов среднетаежной подзоны имеют меньшее разнообразие лесообразующих пород, их подлесок и травяно-кустарничковый покров значительно беднее во флористическом отношении.

В центральных частях якутского сегмента ареала тетерева обычными местами его обитания служат смешанные леса, чередующиеся с полями, вырубками, марями и другими открытыми пространствами.

Восточная граница распространения тетерева проходит вдоль южного макросклона Верхоянского хребта. Здесь его местообитания приурочены к долинным лесам. В юго-восточных районах Якутии вид населяет предгорья хребтов, не проникая в горные леса.



Рис. 16. Ареал тетерева в Якутии

■ – распространение тетерева

В западных частях Якутии тетерев встречается в разреженных смешанных лесах, чередующихся с лугами и полями. Сплошных лесов и глухой водораздельной тайги тетерев избегает (Андреев, 1974). В гнездовое время он не связан с березовыми насаждениями и встречается в самых различных стациях: в долинах таежных «травяных» речек, по краям небольших лугов, ерниковых пустошей, а в населенной части Вилюя – вблизи пашен, на заброшенных усадьбах, на опушках лесов самого разнообразного типа. Везде тетерев избегает сплошного спелого леса с высокоствольными насаждениями, предпочитая смешанные лиственные леса на старых гарях и вырубках, а также березняки, чередующиеся с полями злаковых культур, редкое мелколесье и опушки с ягодниками.

В западной части Якутии, как верно подметил Б.Н. Андреев (1974), по характеру обитания в зимнее время тетерева следует считать кочующей птицей. В некоторые годы перемещения тетеревов приобретает характер хорошо выраженной миграции. В Центральной Якутии птица ведёт

временами оседлый, временами кочующий образ жизни. Его сезонные кочевки не регулярны, однако в отдельные годы они могут захватывать значительную часть популяции. Основной зимний корм тетерева – сережки березы, поэтому зимнее распределение тетеревиных стай полностью зависит от наличия берез – повислой и плосколистной.

Осенне-зимняя подвижность птиц может быть связана как с недостатком корма, так и характерными для этого вида птиц значительными колебаниями численности.

В период токования в апреле-мае птицы придерживаются открытых стадий. Как правило, тетеревиные тока формируются среди лугов, вырубок, пашен и лесных полян. Выводковые станции располагаются на окраинах лесных массивов и островов, мелколесий, вырубок и на других полуоткрытых и открытых участках, богатых кормами и с хорошими защитными условиями.

Таким образом, оптимальные местообитания в Якутии тетерев находит там, где есть сочетание открытых пространств и древесно-кустарниковой растительности. Тяготение к открытым ландшафтам характерно на всём ареале вида. В ландшафтах таёжной полосы сплошных лесов тетерев также избегает, встречаясь лишь на гарях и рубках (Потапов, 1985).

4.5. Рябчик

Во всей таежной зоне Якутии рябчик является обычным видом (Воробьев, 1963, Ларионов, 1964, Андреев, 1974, Перфильев, 1975). Северная граница его ареала доходит почти до северных границ леса (рис. 17, Перфильев, 1975). Считалось, что в западной части республики рябчик распространен не далее Муно – Тюнгского водораздела (примерно 67° с.ш.,



Рис. 17. Ареал рябчика в Якутии северная граница распространения лиственных лесов (по: К.А.Воробьев, 1963)

▨ - ареал рябчика

••• - северная граница распространения лиственных лесов

Воробьев, 1963). По нашим наблюдениям в августе 2008 г. этот вид редко встречался в долине нижнего течения р. Большая Куонамка (басс. Анабара, 70° с.ш.). Наиболее дальняя северная точка обнаружения птиц по долине Лены - устье р. Джарджан (69° с.ш.). Здесь в марте 2005 г. в приречном редкостойном лиственничнике был встречен одиночный самец (устное сообщение эколога ОАО «Нижнеленское» С.Ф. Лыткина). Судя по опросным данным, по Яне рябчик изредка встречается вблизи с. Сайды (69° с.ш.). На Индигирке 12 августа 1961 г. В.И. Перфильев (1975) добыл его в долине р. Берелях (70° с.ш.). На Нижней Колыме по наблюдениям Е.П. Спангенберга (1960) вид встречается вблизи пос. Зеленый Мыс (69° с.ш.). Детальные наблюдения с 1977 по 1995 гг. показали, что в этом районе рябчик давно

отсутствует, и северная граница его ареала проходит по долине Анюя и Омолона вблизи 68 с.ш. (устное сообщение А.В.Андреева).

Местообитания рябчика в центральных и южных районах Якутии довольно подробно описаны В.И. Перфильевым (1975). В гнездовой период эта птица обитает главным образом в прирусловых еловых и лиственничных лесах, предпочитая густо заросшие участки с буреломом и валежником. В июле-августе в выводковый период рябчики чаще встречаются по окраинам лесных лужаек и травяных болот в березняках. В августе выводки перекочевывают на ягодники, в зеленомошные ельники и высокоствольные лиственничники. Осенью рябчики концентрируются по речным долинам с зарослями ивы, березы и ольховника. В зимний период рябчики проявляют определенную тягу к опушкам леса, хотя на открытые места не выходят.

По итогам широкомасштабных учетов, проведенных нами зимой 2000-2001 гг. в ряде центральных районов Якутии, установлено, что рябчик, встречаясь в лесах самых разнообразных типов, предпочитает смешанные долинные леса, тяготея к участкам густых древесно-кустарниковых зарослей. В то же время следует отметить, что в долинах одних рек его довольно много, в других же рябчика либо мало, либо он полностью отсутствует. Замечено, что осенью рябчика особенно привлекают просеки, лесные дороги и поляны, окантованные зарослями ольховника, ив и других высокоствольных кустарников. Здесь раньше чем в других местах формируется снежный покров достаточной глубины, необходимый для устройства подснежных камер.

Наибольший интерес представляет распространение рябчика в долинах Верхоянского хребта, где восточная часть ареала вида более или менее изолирована от западной. По нашим наблюдениям в Центральном Верхоянье численность рябчика низкая, в предгорье северного макросклона он крайне малочислен, на южном – обычен, на осевой части – редок. На северном макросклоне вертикальный предел распространения гнездящихся пар проходит на высоте 500-600 м н.у.м. На южном макросклоне выводки

встречались до 860 м н.у.м. На этих высотах рябчик уже довольно редок. Некоторое увеличение численности птиц отмечается ниже 680 м. В частности, в среднем течении р. Келе (680–300 м н.у.м.) в летний период 1989 г. плотность населения рябчика составляла 1,4 ос./км². На обоих макросклонах Верхоянского хребта наиболее предпочитаемыми местообитаниями вида являются небольшие горные распадки, склоны которых покрыты густыми зарослями ольховником. На северном макросклоне Верхоянских гор такие биотопы редки и, видимо, именно это обстоятельство определяет более низкую их заселенность рябчиком.

В Южной Якутии рябчик, как и на всей лесной зоне Западной и Средней Сибири (Равкин, 1980), на гнездовании чаще встречается в темнохвойных лесах и ольховниковых сосняках и лиственничниках.

По данным индивидуального мечения, рябчик мало перемещается и после выводковой дисперсии ведёт строго оседлый образ жизни (Гайдар, 1973, Bergmann et al., 1982).

4.6. Дикуша

Видовой ареал дикуши почти полностью совпадает с распространением аянской ели (Потапов, 1985, 1987). В России лесные массивы этой древесной породы произрастают в горах Сихотэ–Алинь, на Сахалине, в Приамурье и Южной Якутии. Как вид встречается на Камчатке и Курильских островах (Коропачинский, 1983, Манько, 1987). Следует отметить, что хотя аянская ель распространена на северной части Японии, дикуша здесь не встречается. Не отмечена эта птица и в изолированном очаге от основной территории произрастания этой ели на Камчатке (рис. 18). Считается, что дикуша обитает только на территории России (Красная книга РФ, 2000), но не исключено её гнездование на северо-востоке Китая (Степанян, 2003).

В Якутии также область распространения азиатской дикуши почти совпадает с распространением аянской ели. В Республике эта ель встречается

в районе п. Чульман, в правобережной части р. Тимптон, в долине р. Алдан от устья р. Тимтон до устья р. Учур, на Учуро-Майском водоразделе и изолированными участками – в бассейне р. Мая (Манько, 1987).

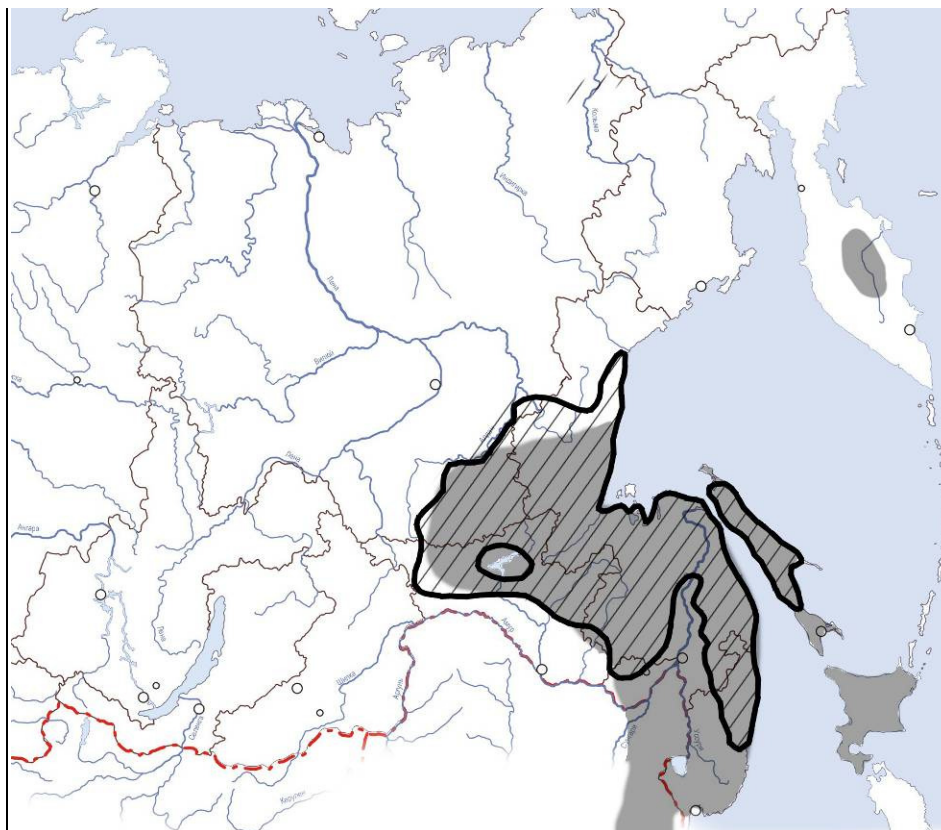




Рис. 18. Ареал азиатской дикуши (по: Потапов, 1987) и распространение ели аянской в Якутии и на Дальнем Востоке (по: Манько, 1987)

-  – ареал азиатской дикуши
-  – ареал ели аянской

Считалось, что во всей области распространения дикуша предпочитает темнохвойную горную тайгу, где аянская ель и пихта либо преобладают, либо вкраплены отдельными пятнами среди сплошных лиственничных лесов (табл.5). Позднее подробное изучение сезонного перемещения дикуши методом радиопрослеживания показало, что эта птица в такой же мере зависит от аянской ели, как и от даурской лиственницы (Andreev et.al., 2001; Andreev , Hafner, 2011).

Местообитания азиатской дикуши в разных частях видового ареала

Район, автор	Местообитание
Общее по всему ареалу (Потапов, 1985)	Наиболее типичное местообитание – сильно захламленная темнохвойная тайга, на склонах гор или сопок с покровом из мхов. Места обитания в летнее время могут быть весьма разнообразны, причем приверженность к горам заметно увеличивается по мере движения к югу. Зимой же все птицы концентрируются в елово-пихтовых лесах, дающий им главный зимний корм.
Якутия (Перфильев, 1975) Долина р. Алдан (Потапов, 1985)	Характерный обитатель влажного, тенистого и хвойного леса. Чаще всего на заросших аянской елью сопках вполсклона и очень редко – в хороших ельниках вдоль русел ручьев.
Бассейн нижнего Амура (Шульпин, 1936)	Весной держатся в ельниках у вершин сопок, где ель и пихта растут попеременно с кедровым стлаником и березой, а кедровый стланик образует местами непролазные заросли. Подрастающие выводки выходят на брусничники и могут далеко уходить от ельников, обитая в чистых лиственничниках и даже на марях. Поздней осенью уходят в темнохвойную тайгу, где проводят всю зиму.
Становой хребет, верховья Зеи (Воронов, 2000)	Держатся верхнего пояса тайги и в поясе кедрового стланика.
Верхнее Приамурье, бассейн Селемджи (Юдаков, 1972)	В верховьях ключей и на северных склонах водоразделов вверх до гольцовой зоны
Верховья р. Бикин (Потапов, 1985)	Весной и летом живут в холодных распадках, густо заросших темнохвойной тайгой, где 80 % почвы скрыто моховым покровом.
Центральный Сихотэ-Алин (Капланов, 1938)	В мае держатся на брусничниках в гольцовой зоне, где прилегающие склоны были покрыты в основном лиственничниками со старыми гарями. Встречаются в криволесье из каменной березы, березового стланика на высотах порядка 1300 – 1500 м над ур.м., где всюду обильны были брусничники с прошлогодней ягодой. В июле-сентябре дикуши держатся высокогорных мшистых ельников до высоты 1600 м над ур.м. близ участков мохово-лишайниковой тундры с кедровым стлаником, голубикой, брусникой, а также в елово-лиственничных лесах и на гарях с брусникой.
Сахалин (Нечаев, 1991)	Предпочитают горные елово-пихтовые леса из ели аянской и пихты сахалинской с отдельными деревьями каменной березы и рябины смешанной. Весной с появлением проталин птицы перемещаются на поляны, старые гари и зарастающие вырубki, а также в сухие и заболоченные лиственничные леса с кедровым стлаником и кустарниковым пологом из багульника и березы Миддендорфа и в высокогорные заросли из кедрового и ольхового стлаников. Чаще всего дикуши встречаются на окраинах хвойных лесов, граничащих с зарослями кедрового.



Рис. 19. Места обитания дикуши в зимний период. Долина р.Тимптон (бассейн Среднего Алдана). Март 2006 г.

В Якутии, как и в других районах ареала (Потапов, 1985) наиболее типичное местообитание – сильно захламленная темнохвойная тайга, на склонах гор или сопок с моховым покровом. В зимний период дикуши держатся на склонах гор в лесах с преобладанием аянской ели, приуроченных к узким распадкам (рис. 19). В отсутствие сплошных массивов ели птицы поселяются в распадках с преобладанием лиственницы, где аянская ель встречается единично. В середине зимы в долине Алдана изредка птиц наблюдали в пойменных лесах: в ельниках с обыкновенной елью и лиственничниках, где единично встречается аянская ель. Так отмечены случаи ночевки дикуши в начале и середине марта 2004 г. вблизи базы Васькина протока, расположенной в прибрежном лиственничнике. В окрестностях кордона в километровой полосе леса вдоль берега шириной 200-300 м (от устья р. Улахан-Дьюньюкээн до устья р. Кыракый-Дьюньюкээн) нами были обнаружены лишь четыре экземпляра аянской ели, из которых на двух имелись следы поедей хвои дикушей. Ночевочные лунки трех птиц мы

нашли в 50 м от этих елей. В начале января 2003 г. недалеко от указанного кордона в прирусловом ельнике из ели обыкновенной была встречена одна птица, сидящая в вечернее время в кроне дерева. В начале 1990-х годов в осенне-зимнее время вблизи кордона постоянно держались два и более выводка дикуш. Затем до 2003 г. дикуш здесь не встречали. Тщательное обследование участка показало, что в зимне-весенний период птицы некоторое время держались в двух километрах южнее кордона на северном подножье склона в смешанном елово-лиственничном лесу.



Рис. 20. Наиболее типичное местообитание дикуши в летний период – сильно захламленная темнохвойная тайга с моховым покровом.

В весенне-летнее время дикуша предпочитает тенистые распадки, сырые и холодные, густо заросшие темнохвойным лесом, сильно захламленные с почти сплошным моховым покровом (рис. 20). Места обитания в летнее время весьма разнообразны. В качестве примера можно привести описание одного распадка, в котором мы встречали выводок дикуш.

Распадок имел протяженность 250–300 м. К нему с одной стороны примыкал курумник, с другой – лиственничный редкостой. У подножья распадка шириной 40–50 м произрастали перестойные лиственницы с подлеском из подроста аянской ели и густой ольховник высотой до 3–5 м. По всей протяженности распадка росли средневозрастные и перестойные деревья – лиственница и аянская ель, много было сухостоя и валежника, местами встречались островки густых зарослей ольховника, подрост лиственницы и ели. Подстилка моховая (глубиной до 20 см), местами лишайниково-моховая, бруснично-моховая с зарослями густого багульника. Местами росли ерник (кустарниковая береза), ива и кедровый стланик. На отдельно стоящих или произрастающих по опушкам елях на множестве подрастающих деревьев аянской ели было видно, что верхушки их побегов и хвоя объедены, скорее всего, в зимний период (поеди располагались на высоте 80–120 см от земли). Встречаются участки брусничников с хорошим урожаем ягоды. Выше середины ключа молодняк лиственницы с елью и ольхой становится гуще. В верховье распадка растет лиственничный редкостой, появляется тополь, ель отсутствует.

По опросным данным и нашим наблюдениям птицы чаще встречаются на склонах гор и очень редко в ельниках вдоль русел рек и речек. В долине реки Гонам чаще всего птицы держатся склонов северной экспозиции в лесном поясе в средней части и выше и лишь изредка спускаются ниже. Подрастающие выводки выходят в брусничники и могут далеко уходить от ельников, обитая в чистых лиственничниках. Иногда в это время птицы встречаются выше границы леса – в брусничниках гольцового пояса. В июле-сентябре дикуши обитали в ельниках близ участков мохово-лишайниковой тундры с кедровым стлаником, голубикой, брусникой, а также в елово-лиственничных лесах и на гарях с брусникой. Поздней осенью дикуша уходит в темнохвойную тайгу, где проводит всю зиму, держась на подветренных склонах или в глубоких распадках.

4.8. Выводы

1. Особенности распространения тетеревиных птиц в Якутии в целом определяются широтной зональностью: в тундровой зоне обитают белая и тундряная куропатки, в лесотундре – оба вида куропаток, залетает каменный глухарь, в северотаежной подзоне – оба вида куропаток, каменный глухарь, рябчик, на юго-западе зоны встречается тетерев, в среднетаежной подзоне – все 7 видов тетеревиных птиц (оба вида куропаток, оба вида глухарей, тетерев, рябчик и дикуша).

2. Куропатки рода *Lagopus* в тундре распространены неравномерно: тундряная предпочитает арктическую тундру, белая – мохово-кустарниковую. Для тундры характерно крайне неравномерное распределение птиц на местности: на отдельных участках тундровых ландшафтов куропатки являются обычными или массовыми, на других – редкими или полностью отсутствуют. Характерны заметные колебания численности по годам и по сезонам. Если в бесснежный период куропатки с кормами недостатка не испытывают, то в зимний период пищи для поддержания большого числа особей в тундре недостаточно, и основная масса птиц откочевывает в лесотундру и северную тайгу.

3. Таежная зона Якутии предоставляет более разнообразные условия для тетеревиных птиц, чем тундра. В лесотундре в зимний период белая куропатка концентрируется в речных долинах, тундряная куропатка встречается в лесной области лишь в отдельные годы в периоды многоснежья и перекочевков, каменный глухарь регулярно залетает в предтундровые леса в первой половине зимы.

4. В среднетаежной подзоне Якутии число видов больше, чем в северной тайге. Сюда проникают обыкновенный глухарь и тетерев – типичные виды тайги западной Палеарктики, а также дикуша – обитатель дальневосточной тайги. Для каждого из этих видов выбор местообитаний, в первую очередь, обусловлен спецификой их зимнего питания.

5. Динамичность и мозаичность пространственной структуры населения тетеревиных птиц в горах определяются адаптивными особенностями видов и спецификой условий существования в горных ландшафтах: тундровый пояс населяется преимущественно тундряной куропаткой - видом более приспособленным к обитанию в суровых условиях горной тундры. Практически все пригодные биотопы до высоты горнотундрового пояса (лесного и подгольцово-кустарникового поясов) осваиваются белой куропаткой – видом широко распространенным и наиболее пластичным. В горнотаёжных долинах обитают лесные виды - каменный глухарь и рябчик. Кроме этого в лесном поясе горных территорий юго-западной Якутии на участках с березовыми лесами встречается тетерев. В лесах из аянской ели, произрастающих на склонах гор южной Якутии, обитает азиатская дикуша – узкоспециализированный эндемик дальневосточной тайги.

6. В таежной полосе Якутии наиболее опасны для тетеревиных птиц резкие перепады температур в начале и конце зимы. Распространение некоторых видов тетеревиных птиц (обыкновенный глухарь, тетерев, дикуша) ограничено ареалами кормовых растений, служащих основными объектами зимнего питания, и наличием соответствующих лесных сообществ.

Глава 5. ПИТАНИЕ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ

Питанию тетеревиных птиц посвящен ряд обобщающих работ (Теплов, 1947а; Vump et al., 1947; Новиков, 1952; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Ивантер, 1963, 1974; Потапов, 1985, 1987, 1990; Кузьмина, 1977 и др.). Сведения по этому вопросу содержатся в большом числе специальных статей и в фаунистических сводках. Хотя питание большинства видов отряда курообразных птиц исследовано довольно полно, его изучение в конкретных биоценологических условиях продолжает оставаться одной из актуальных задач северной биологии (Потапов, 1985). Наши исследования посвящены, прежде всего, выяснению видовых особенностей, количественной и качественной характеристики питания тетеревиных птиц в условиях Якутии, а также изучению сезонной смены кормов для выяснения биоценологической роли каждого из исследуемых видов.

5.1. Белая куропатка

Наиболее полный анализ питания белой куропатки по всему ареалу вида представлен в работе Р.Н. Воронина (1978). На территории бывшего СССР в питании птиц встречается 216 видов растений из 45 семейств. Животные корма включают беспозвоночных – пауков, моллюсков и насекомых. Последние представлены 7 отрядами и 18 семействами (Кузьмина, 1977).

Обзор питания белой куропатки в Якутии приведен в работах В.И. Перфильева (1975) и Г. П. Ларионова с соавторами (1980). Более частные данные находим в работах А.А. Романова (1934а,б), К.А. Воробьева (1963), Б.Н. Городкова, Е.С. Короткевича (1957), А.А. Кищинского (1965, 1974), Б.Н. Андреева (1974, 1987), Ю.В. Ревина с соавторами (1978) и А.В. Андреева (1980б, 1982, 1999). Достаточно детально исследовано питание птиц в

северной тайге нижней Лены (Исаев, 1992) и в горах Верхоянья (Исаев, 1994). Всего в питании белой куропатки в Якутии отмечено 83 вида растений и 25 видов - беспозвоночных животных (табл. 6, 7).

Зимний период. На материковом севере Евразии и в Северной Америке в снежное время года рацион белой куропатки довольно однообразен. Он включает только концевые побеги и почки нескольких видов ив и берез (Михеев, 1948; Новиков, 1952; Irving et al., 1967a; Moss, 1973; Павлов, 1974; Воронин, 1978; Андреев, 1980; Потапов, 1985; Зимин, Ивантер, 1986; Brittas, 1988).

В пределах России из обширного списка работ по питанию белой куропатки в зимний период можно выделить исследования, проведенные на востоке Азии – на Анадыре (Портенко, 1939), Магаданской и Камчатской областей (Кищинский, 1975), Сахалине (Нечаев, 1991), в южной полосе лесной зоны Азии – Алтае и Саяне (Дулькейт, 1975), Западной Сибири – Большеземельской тундре (Воронин, 1978), Кольском полуострове (Семенов-Тянь-Шанский, 1960), лесотундре Западной Сибири (Бахмутов, Бойков, 1978), Карелии (Ивантер, 1974, Зимин, Ивантер, 1986), лесостепи Западной Сибири (Юрлов, 1960), в восточных и центральных районах европейской части России – Ленинградская обл. (Потапов, 1985) и др. Анализ этих работ показывает, что на северо-востоке Азии, Магаданской и Камчатской области, северо-востоке и лесотундре Западной Сибири основным кормом куропатки являются побеги с почками ивы, в других регионах – кроме ивы, охотно поедаются концевые побеги, почки и сережки березы, в лесостепи Западной Сибири - побеги, почки ивы и плоды шиповника (табл. 8). Больше предпочтение птицы отдают березе в лесной зоне северо-западе Западной Сибири и южной части Азии (Алтае и Саяне). На севере Европы в питании куропаток зарегистрировано 38 растений, но основу пищи в течение года составляют всего 10–12 видов, и зимний рацион на 90–95% состоит побегов и почек ивы и карликовой березы (Воронин, 1978). На Таймыре белая

куропатка употребляет в пищу до 20 видов растений, из которых в рационе преобладают лишь три вида ивы и карликовая береза (Павлов, 1971).

Таблица 8

Основные объекты зимнего питания белой куропатки в пределах РФ

Район, источник	Месяцы, число зобов	Основной корм	Второстепенный корм
Северо-восток Азии			
Анадырь (Портенко, 1939)	XII-III n=16	кп, п – ива	орешки – кедровый стланик
Север Дальнего Востока: Магаданская и Камчатская области (Кищинский, 1975)		кп, п – ива	кп, п – ольховник, тополь душистый, береза Миддендорфа, голубика, орешки – кедровый стланик, п – каменная береза
Южная полоса лесной зоны Азии			
Сахалин (Нечаев, 1991)		кп, п – ива и береза Миддендорфа	
Алтай и Саяны (Дулькейт, 1975)		кп, п– береза карликовая, ива альпийская	я – брусника, зеленые части растений
Западная Сибирь			
Кольский полуостров (Семенов–Тян–Шанский, 1960)	X-IV n=201	кп, п, с – береза карликовая и бородавчатая кп, п – ива, черника	П– рябина, п – осина, л – брусника, л – подбел болотный
Тиманская тундра (Михеев, 1948)	III - IV	Кп, п – ива	Л, пб – подбел болотный
Большеземельская тундра (Воронин, 1978)		кп, п – ива, кп, п, с – береза карликовая	л – брусника, багульник и подбел, кп –водяника
Лесотундра Западной Сибири (Бахмутов, Бойков, 1978)	X-IV n=68	кп – ива	кп, п – береза карликовая, с – береза извилистая, п – ольховник, я –шиповник, морошка, дриада
Карелия (Ивантер, 1974)		кп, п, с – береза карликовая и бородавчатая, кп, п – ива	
Лесостепь Западной Сибири (Юрлов, 1960)		кп, п – ива, пл – шиповник	см – культурные злаки, кп, п, с – береза
Центральные районы европейской части РФ			
Ленинградская обл. (Потапов, 1985)		кп, п, с – береза, кп, п – ива	п – малина, кп – багульник
Кировская обл. (Сотников, 1999)		кп, п – ива и береза	

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л - листья, п - почки, хв - хвоя, пб - побеги, пл - плоды, с - сережки, см - семена, кор - коробочки, я - ягода.

В разных районах Якутии основу зимнего рациона белой куропатки также формируют несколько видов ив и берез. Только на Новосибирских островах наряду с концевыми побегами и почками ив кустарников ивы поедаются вегетативные части зеленых растений - стебли камнеломки, лапчатки, крупки, семена и коробочки мака полярного (табл. 6). По наблюдениям А.А. Бирюли (1907) белые куропатки на Новосибирских островах держатся вблизи стад диких оленей и кормятся на участках их тебенёвки. В.М. Сдобников (1957) указывает, что эта связь обусловлена характером снегового покрова и имеет место, видимо, лишь на арктических островах и в северной полосе материковой тундры. По устному сообщению А.В. Андреева в низовьях Колымы в конце зимы куропатки часто бегают возле пасущихся лошадей и делают то же самое. В целом в тундрах Якутии в питании куропатки встречаются 23 вида растений (Воробьев, 1963; Перфильев, 1975; наши данные), из которых основу корма составляют побеги и почки ив красивой и полярной, а также берез тощей и Миддендорфа. Если у птиц в лесной зоне соотношение вегетативных частей ивы и березы в рационе в среднем примерно одинаково, а в некоторые периоды встречаемость последней даже выше, то в тундровой зоне установлено бесспорное преобладание побегов ивы. Состав кормов зависит от флористических особенностей районов. Например, в низовьях Колымы, на Анюях и Омолоне кроме нескольких видов ив птицы охотно поедают побеги чозения. В середине зимы их рацион на 75-98 % состоит из побегов этого растения (Андреев, 1979). Следует отметить, что в других районах Якутии чозения в рационе птиц встречается только в горных местах.

Видовой состав второстепенных кормов в холодное время года зависит от географического положения района и флористического состава его растительности. Обычно рацион включает мужские сережки и побеги ольховника, кустарниковых берез, голубики, лиственницы, ольхи, чозения,

багульника, коробочек и стеблей травянистых растений, мхов, семян осоки, плодов рябины и шиповника и ягод. Рацион островной популяции белой куропатки включает, кроме того, части травянистых растений - семена ясколки, побеги лютика снежного, звездчатки Эдвардса и листья ложечной травы (Кищинский, 1975). Наиболее разнообразным оказался список второстепенных кормов белой куропатки в горных районах Якутии. В Верхоянье куропатка находит на снежных выдувах генеративные органы багульника, травянистых растений, мхов, ягоды голубики и брусники, плоды шиповника и стебли трав. В Алданском нагорье состав второстепенных кормов также заметно богаче, чем в равнинных районах Якутии. Следует отметить, что хотя в просмотренных нами зобах белой куропатки из горных районов Якутии (n=277) не были обнаружены орешки кедрового стланика, скорее всего, они редко поедаются как и в соседних регионах, как Анадырь (Портенко, 1939), Магаданская и Камчатская области (Кищинский, 1975).

Заслуживает внимания питание куропаток Верхоянской котловины, где в долине р. Адыча до октября-ноября в рационе птиц встречается хвощ пестрый и камышковый. В годы обилия зайца-беляка хвощи отмечены в питании куропаток в течение всей зимы. В других районах Якутии это растение в рационе птиц встречается лишь в конце лета или ранней осенью и только на Колыме белые куропатки поедают хвощи (полевой и топяной), с августа до октября – до тех пор, пока не установится устойчивый снежный покров (Егоров, Кривошеев, 1965). Наличие хвоща в осенне-зимнем рационе белой куропатки в долине Адычи объясняется, скорее всего, тем, что в начале зимы в местах произрастания хвоща выпасают табуны якутских лошадей, и куропатки охотно посещают их копки. В 2008 г. в условиях высокой численности зайца, хвощи в рационе куропаток встречались в течение всего снежного периода. В районе наблюдений толщина снега составляла лишь 20 см, и заяц-беляк в течение всей зимы кормился, выкапывая из под снега вегетативные части травянистых растений, включая хвощи. Другая особенность питания птиц Верхоянья состоит в том, что в

наиболее холодные месяцы зимы, в январе – феврале куропатки часто поедают побеги лиственницы (встречаемость 30,1 %, n = 46). Этот корм встречается в качестве второстепенного в зимнем рационе птиц и в других районах Якутии. Так в бассейне среднего течения Анабар встречаемость побегов лиственницы составляет 20,9%, (n =34), в нижней Лене – 10,5%, (n =38), Алданском нагорье – 7,6 % (n = 26). Побеги лиственницы не встречены в рационе птиц, обитающих в юго-западной и центральной частях Якутии. В экспериментальных условиях куропатки также поедают побеги лиственницы (Андреев, 1992).



Рис. 21. Наброды белой куропатки на местах кормежки.
Алданское нагорье. Март 2011 г.

В таежной части Якутии, по данным В. И. Перфильева (1975), в зимний период побеги ивы встречаются в 87 % обработанных зобов, побеги березы – в 75 %, встречаемость серёжек березы также высокая – 54,3 %. В Лено-Вилуйском и Лено-Амгинском междуречьях в осенне-зимний период во всех исследованных зобах обнаружены побеги березы и лишь в 37,5 % – ивы (Ларионов и др., 1980, 1991). В Южной Якутии в зобах зимующих птиц (n=104) встречаемость концевых побегов ивы составляет 67 %, березы – 63

%. В северной тайге бассейна нижней Лены побеги ивы отмечены во всех исследованных зобах (100 %), березы – 62 % (n=104). В лесотундре нижнего течения р. Анабар (n=35) в декабре – феврале основу рациона белой куропатки составляют побеги и почки ивы (встречаемость 91,8 %), побеги и почки березы (63,5 %), мужские сережки кустарниковой березы (50,6 %). В горах Центрального Верхоянья встречаемость концевых побегов ивы составляет 89 %, березы – 40 % (n=136). Таким образом, в зимнем питании белой куропатки из более южных районов Якутии берёза играет более заметную роль. По мере продвижения к северу предпочтение отдаётся побегам ивы.

Следует отметить, что частота встречаемости компонентов пищи не отражает истинного значения того или иного корма в питании птиц. Показатели массы характеризуют особенности питания птиц точнее (Семенов-Тянь-Шанский, 1960). Отношение массы того или иного компонента пищи к общей массе содержимого зоба будем называть «массовая доля». К сожалению, по Якутии нет соответствующего анализа основных кормов по весовым показателям, тем более в сезонном их аспекте. Имеются данные лишь по весеннему питанию куропаток, населяющих низовья Колымы (Andreev, 1988a). Для сравнительного описания потребляемых кормов по весу использованы данные по зимнему питанию белых куропаток, собранные нами в северотаежной зоне в бассейне нижней Лены, в горах Центрального Верхоянья и в средней тайге – Алданское нагорье. В бассейне нижней Лены в поздне-осеннем рационе куропаток преобладает ива (табл. 9). После выпадения снега предпочтение отдается березе, потребление которой увеличивается до середины зимы. Во второй половине зимы объем потребления березы идет на убыль и возрастает массовая доля ивы, которая в конце зимы достигает 68 %. Следует отметить, что роль кустарниковой березы снова возрастает в весеннем питании птиц. Таким образом, использование этого ресурса белой куропаткой обусловлено периодами, когда растения не скрыты снегом. В горах Центрального Верхоянья массовая

доля ивы преобладает в течение всего снежного периода и заметно возрастает к концу зимы, достигая ранней весной 61 % абсолютного сухого веса всех кормов. Увеличение содержания в зобах побегов, почек и сережек березы до 48 % отмечается в середине зимы. К весне потребление березы заметно снижается и в начале мая составляет всего 7 % массы корма. В южной части Якутии с момента установления снежного покрова и до середины зимы белая куропатка предпочитает поедать березу, а со второй половины зимы и в ранний весенний период – иву.

В равнинных районах северной тайги, при различной динамике соотношения основных кормов, в течение снежного периода прослеживается общая тенденция увеличения потребления березы к середине зимы (табл. 9).

Таблица 9

Соотношение основных объектов питания белых куропаток
(% от общего веса всех кормов)

Нижняя Лена (n=129)									
Вид растения	Сен. n=7	Окт. n=17	Нояб. n=21	Дек - Янв n=21	Фев. n=31	Март n=16	Апр. n=10	Май n=6	Среднее
Ива	41,9	22,4	30,6	32,9	49,3	50,3	61,2	67,7	41,5±12,9
Береза	12,4	55,1	59,0	63,3	48,2	23,8	30,5	25,5	45,9±15,8
Прочие корма	45,7	22,5	10,4	3,8	2,5	25,9	8,3	6,8	12,5±11,7
Верхоянье (n= 173)									
	Сен. n=9	Окт- нояб n=11	Дек. n=33	Янв. n=19	Фев. n=12	Март n=22	Апр. n=39	Май n=28	Среднее
Ива	53,4	60,4	63,9	51,8	65,0	78,1	68,3	66,2	65,0±7,2
Береза	31,8	26,0	35,4	47,9	33,8	19,1	17,2	6,7	25,1±12,6
Прочие корма	14,8	13,6	0,7	0,3	1,2	2,8	14,5	27,1	9,9±9,7
Южная Якутия (n=104)									
	Сент. n=11	Окт. n=26	Нояб. n=14	Дек.- янв. n= 11	Фев. n=19	Март n=14	Апр.- май n=9	Среднее	
Ива	21,4	18,2	39,2	29,9	57,5	64,1	59,7	39,6±18,3	
Береза	10,0	48,3	54,7	68,4	40,3	35,2	13,3	41,0±17,1	
Прочие корма	68,6	33,5	6,1	1,7	2,2	0,7	27,0	19,5±19	

Это объясняется, очевидно, уменьшением пищевой избирательности куропатки в период наибольших холодов и необходимостью потребления более доступного корма, в частности наиболее доступной кустарниковой березы. Сказанное подтверждает известное положение о том, что в середине зимы энергетические затраты на поиск корма не могут быть выше определенной величины и предпочтение прежде всего отдается массовым и доступным видам растений (Потапов, 1974; Андреев, 1980).

Интересно отметить, что в тундрах Колымы и Анадыря во время пика численности белой куропатки запасы кормов истощаются настолько быстро, что птицы вынуждены потреблять все более и более толстые побеги и, наконец, только кору (Андреев, 1982, 1999).

В исследованных нами таежных районах Якутии различия в размерах поедаемых побегов, почек ивы и березы в годы пика и депрессии численности белой куропатки не были обнаружены. Вероятнее всего в таежных районах Якутии белая куропатка не испытывает острой нехватки в основных зимних кормах.

В горах на разных высотах объемы потребления различных зимних кормов белой куропаткой значительно разнятся. Так в середине зимы в предгорьях северного макросклона Верхоянского хребта потребление ивы птицами заметно меньше, а березы значительно больше, чем у куропаток, обитающих в осевой части хребта (табл.10). Анализ содержимого зобов показывает, что рацион белых куропаток из горной части более разнообразный, в нём довольно часто встречается чозения. Другим отличительным моментом в питании белой куропатки в предгорьях является поедание хвоща в местах тебеневки лошадей и копок зайца-беляка, а также использование плодов (семян) шиповника в качестве гастролитов.

Состав второстепенных кормов белой куропатки в Якутии весьма разнообразен. Для островной популяции куропаток характерно использование вегетативных частей травянистых растений, уходящих под снег в зелёном состоянии (звездчатка), а также семян и коробочек ясколки

(Кищинский, 1975). В северной тайге в качестве второстепенных кормов выступают кора ивы, сережки ольховника, побеги лиственницы, ягода и побеги голубики. Такой же набор кормов характерен в лесотундре (Андреев, 1982). В таежных районах состав этих кормов более разнообразен (табл.10).

Таблица 10

Встречаемость и количество корма в зимнем питании белой куропатки в предгорье северного макросклона и на осевой части Верхоянского хребта (декабрь– февраль 1991-1992 гг.)

Вид корма	Предгорье, 270-350 м н.у.м., n=21			Осовая часть, 980-1100 м н.у.м., n=24		
	Число зобов с данным кормом, шт	Встречаемость, %	Соотношение от общего веса кормов, %	Число зобов с данным кормом, шт	Встречаемость, %	Соотношение от общего веса кормов, %
Ива, побеги, почки	16	76,2	57,9	24	100	94,3
Береза, побеги, почки	21	100	40,5	17	70,3	3,4
Лиственница, побеги, хвоя	5	23,8	0,05	2	8,3	0,01
Чозения, побеги, почки	1	4,8	0,04	7	29,2	1,7
Ольховник и ольха, побеги, почки	-	-	-	6	25,0	0,4
Голубика, побеги, почки	-	-	-	2	8,3	0,2
Шиповник, плоды	1	4,8	0,01	-	-	-
Багульник, кор.	-	-	-	1	4,2	0,01
Политрихум, кор.	-	-	-	1	4,2	0,01
Хвощ, побеги	1	4,8	0,03	-	-	-

В качестве второстепенного корма выступают чаще всего побеги и почки ольховника, чозении и голубики. Встречаются вершинки побегов лиственницы, плоды шиповника, побеги и коробочки багульника. В небольшом количестве поедается ветошь трав, регулярно встречаются небольшие комочки земли. Единично, возможно, случайно, поедается таллом кустистых лишайников. Камешки в зобах встречаются единично. Удельный вес второстепенных кормов в северной тайге составляет 9,9–12,5 % от общего веса всех кормов, в средней тайге – 19,5 %. Потребление второстепенных кормов снижается к середине зимы и в декабре–январе составляет 0,3–3,8 % (табл. 9). Между тем эти корма, поглощаемые птицами

регулярно или периодически, имеют в это время года для птиц исключительно важное значение (Семенов-Тян-Шанский, 1960).

Размер фрагментов растительных кормов, потребляемых белой куропаткой (кусочки побегов ивы и березы), составляет в среднем 10 мм в длину, 1,4 мм в диаметре, а их вес от 1,4 до 16 мг (в среднем 7,8 мг, сухой вес). Максимальная длина кусочков достигает 41,5 мм. В просмотренных нами зобах общее количество фрагментов доходило до 6120 шт. По наблюдениям других исследователей в максимально наполненных зобах может быть до 6600 кусочков растений, и для того, чтобы добыть такое большое количество пищи, птица должна пробежать по снегу около 1 км и сделать не менее 10000 движений клювом (Новиков, 1970). Многие исследователи отмечают, что способ питания куропаток на земле требует большей затраты времени по сравнению с питанием на деревьях других видов тетеревиных птиц (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Андреев, 1980; Потапов, 1985; и др.). Исходя из того, что белая куропатка только за одну кормёжку способна съесть до 2500 кусочков побегов берёзы и ивы (Новиков, 1970), по нашим расчетам для этого потребуется не менее 3 часов непрерывного кормления

Величина суточного рациона рассчитана нами по максимально наполненным зобам 6 куропаток (масса птиц без содержимого зоба: 2 самца – 610 и 580 г, 4 самки – в среднем 510 г) добытых в вечернее время в середине-конце января 1991 г в Верхоянской котловине при средней температуре воздуха – 42,2°C и минимальной – 53,1°C. Средний сырой вес содержимого равнялся 89,41 г, воздушно-сухой – 40,21 г. На долю побегов и почек березы пришлось 64%, ивовых побегов и почек 36%. При продолжительности ночевки 15,3 ч., суммарной времени ночного и дневного отдыха – 20,3 ч., получим величину суточного рациона равной 68,14 г сухого веса. Этот результат несколько выше данных А.В. Андреева (1980б), где указанная величина составляет 55–57 г сухого вещества в сутки. Возможно, это объясняется тем, что рацион куропаток вычислен автором при условии,

когда содержимое зоба на 75–98% состояла из побегов чозении. По нашим расчетам, ежечасная потребность в корме составляет 5,84 г сырого, или 2,63 г сухого вещества в час, что вполне соответствует аналогичным данным из других частей ареала. Так, на Аляске куропатка потребляет 4,6 в ноябре и от 4,0 до 6,6 г в январе (Irving et.al., 1967a), на севере Европы в снежный период года – 4-5 г/ч. (Воронов, 1978), в северо-востоке Азии в декабре – 4,9 г сырого и 2,29 г сухого вещества в час (Андреев, 1979). Этот показатель зависит от времени суток: с утра птица более избирательна, склёвывает ветки потоньше, почки почаше, к вечеру начинает торопиться, клюёт все подряд и всё менее избирательно (Андреев, 1982).

Птицы с максимально наполненными зобами были добыты 16 и 17 января 1991 г. в Верхоянье при температуре среды –38-47°С и весили 118,7 и 128,2 г сырой массы (табл.11). Известно, что содержимое зобов максимально увеличивается в декабре-январе и вес их может достигать 143 г/сырой массы (Бахмутов, Бойков, 1978) и куропатки вынуждены потреблять за один прием до 8 раз большее количество корма, чем летом (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Westerkoop, 1966).

Таблица 11

Вес максимально наполненных зобов белых куропаток,
добытых в разных районах Якутии

Район	Время и дата добычи	Среднесуточная температура воздуха, °С	Вес зоба, г/сырого веса
Южная Якутия (ср. теч. р.Алдан, Алданский район)	18 ч 10 мин 27.10.2004	-26	54,8
Центральная Якутия (окр. с. Магарассы, Горный район)	17 ч 15 мин 30.11.2005	-38	82,3
Северо-запад Якутии (долина р. Арга-Салаа, Оленекский район)	16 ч 10 мин 15.12.2007	-44	89,4
Северо-восточная Якутия (ср. теч. р.Дулгалах, Верхоянский район)	15 ч 15 мин 17.12.1990	-38	118,7
	16 ч 20 мин 01.03.1991	-47	128,2

По данным Р.Н. Воронина (1978) в Большеземельской тундре в январе в первую половину дня зоб куропаток наполняется незначительно (до 5 г сырой массы) и с 13 ч повышается, достигая максимума к 16 ч (70 г). В лесотундре Западной Сибири в полдень средний вес зоба составляет 60 г сырой массы, а вечером – 107 г (Бахмутов, Бойков, 1978). По нашим наблюдениям в бассейне нижней Лены и горах Центрального Верхоянья во второй половине ноября отмечается три пика наполняемости зоба. К 17 ч. поясного времени - она достигает 73-82 г/сырой массы (рис. 22, 23).

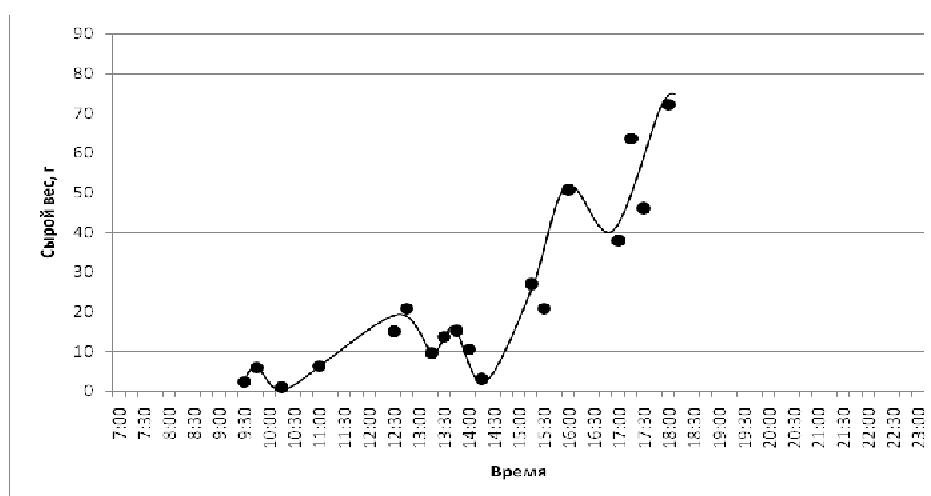


Рис. 22. Наполняемость зоба белой куропатки в бассейне нижней Лены. 20-27 ноября 1987 г (n=18). Средняя температура воздуха -38,1°С, минимальное - 49,6°С.

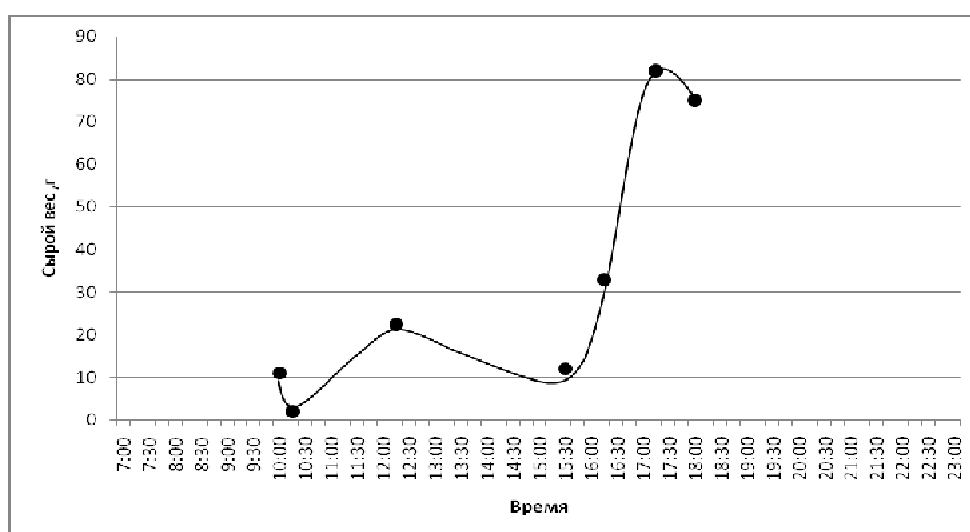


Рис. 23. Наполняемость зоба белой куропатки на северном макросклоне Центрального Верхоянья (500-720 м н.у.м). 15-27 ноября 1990 г (n=8). Средняя температура воздуха -41,1°С, минимальная -52,8°С.

В Верхоянской котловине в феврале при средней температура воздуха $-51,4^{\circ}\text{C}$ и минимальной $-58,6^{\circ}\text{C}$ отмечается два пика наполняемости зоба (рис. 24). У трех птиц, добытых вечернее время с 18 час 00 мин. до 18 час. 20 мин., сырой вес содержимого зоба составлял 63-68 г.

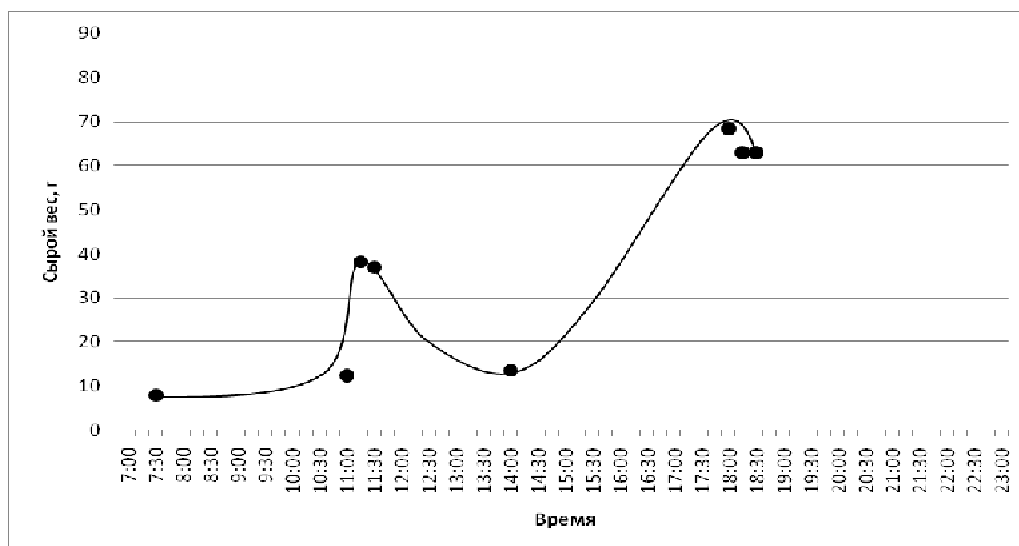


Рис. 24. Наполняемость зоба белой куропатки в Верхоянской котловине (долина среднего течения р.Дулгалах). 15 - 20 февраля 1991 г (n=8). Средняя температура воздуха $-51,4^{\circ}\text{C}$, минимальное $-58,6^{\circ}\text{C}$.

Приведенные сведения подтверждают вывод других исследователей о том, что максимальная степень наполнения зоба приходится на период наиболее коротких зимних дней; в меньшей степени она связана с зимними холодами (Irving et.al., 1967a; Потапов, 1985). В то же время по мере огрубления качества питания к весне, общее потребление пищи возрастает (Андреев, 1992).

Ранней весной в предгорьях северного макросклона Центрального Верхоянья у птиц отмечено 3 повышения кормовой активности: утром – примерно 10–11 час., днем – 16 час., вечером – в 18 и небольшое – в 20 час. (рис. 25). Судя по прямым наблюдениям, наиболее раннее утреннее кормление приходится на 7 час. 05 мин. Следовательно, в Верхоянье у белой куропатки наблюдается 4 пика кормовой активности. В Центральном Верхоянье самец белой куропатки с максимально наполненным зобом весом 32,1 г (сырая масса) добыта 16 апреля 1991 г. в 18 час.10 мин. Таким образом,

как и в других частях ареала (Irving et.al., 1967a) с удлинением светового времени уменьшается степень наполнения зобов.

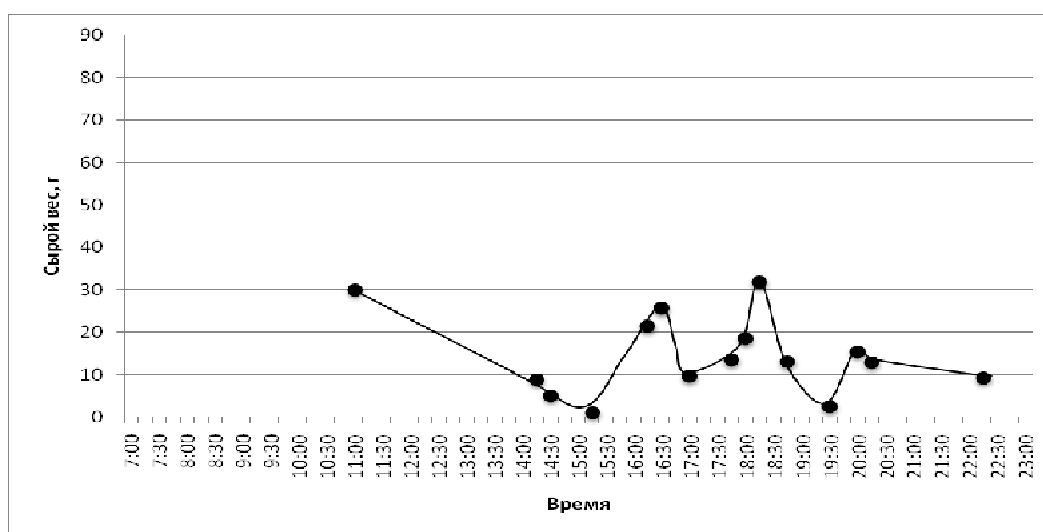


Рис. 25. Наполняемость зоба в предгорьях северного макросклона Центрального Верхоянья. 16 - 20 апреля 1991 г (n=17).
Средняя температура воздуха -13,1°C, минимальное -29,7°C.

Период зимнего питания белой куропатки в южной части Якутии длится с середины – конца октября до середины апреля (170-180 дней), на Яно-Адычанском плоскогорье – с середины октября до второй декады апреля (180-200 дней), в горах Центрального Верхоянья – с начала октября до конца апреля (230-240 дней), в тундрах Якутии с конца сентября – до начала – середины мая (230-250 дн.). Таким образом, разница в продолжительности потребления зимних кормов между северными и южными популяциями белой куропатки достигает двух месяцев и более.

Весенний период. В весеннее время питание белой куропатки, переходя от грубого веточного к мягкому зелёному и ягодному, становится более разнообразным (Михеев, 1948; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1977; и др.). Основными кормовыми растениями птиц остаются ивы и березы. В это время года их побеги с набухающими почками становятся более питательными.

На Кольском полуострове в весенний период главным кормом птиц становятся побеги черники (Семенов-Тян-Шанский, 1960), в лесостепной зоне Западной Сибири – семена культурных злаков и сорняков, перезимовавшие листья лабазника и лапчатка (Ульянин, 1949; Юрлов, 1960), а в других областях северной Евразии, сохраняя в основном зимний корм, куропатки поедают листья и перезимовавшие ягоды брусники, водянки, стебли хвоща, листья андромеды и других эрикоидных кустарничков (Потапов, 1987).

В Центральном Верхоянье на весенний тип питания куропатки переключаются со II декады апреля до конца мая. Основным кормом остаются побеги ивы – 59,0 % общего веса кормов и березы – 13,9 % (n=100, табл. 13). В начале этого периода побеги ивы отмечены во всех исследованных зобах (n=28). Их набухающие, в основном концевые почки, встречены в 32,1 % зобов, мужские серёжки березы – в 25,0 %. В совокупности серёжки составляли 74,8 % общего веса всех кормов. В питании птиц преобладали ивы красивая и скальная.

В период весенних перекочевок птиц наряду с этими растениями в их питании большую роль играют побеги и почки (в равной пропорции верхушечные и боковые) чозении крупночешуйчатой и ивы грушанколистной. В отдельных случаях куропатки могут питаться только этими видами растений. Нам не раз приходилось наблюдать, как в зарослях указанных видов растений скапливались довольно большие стаи куропаток, которые, не отлучаясь или отлетая лишь на ночевку, кормились здесь по нескольку дней. Роль побегов березок Миддендорфа и тощей резко возрастает в период таяния снега.

На осевой части хребта, в отличие от предгорий, зимний тип питания белой куропатки полностью сохранялся почти до конца апреля. В зобах птиц, добытых в это время (n=13), масса веточного корма составляла 99,8 % общего веса зобов, хотя зелёные части растений встречались в них уже с середины апреля. К концу апреля – началу мая встречаемость весенних

кормов (ягоды и зеленые части растений), не характерных для зимнего питания, достигала 56 %. С III декады мая их доля выросла до 98-100 % общего веса кормов (в сухом выражении).

По наблюдениям В.И. Перфильева (1975) в таежной зоне Якутии, в апреле–мае вегетативные части ивы встречались в 58,3 % просмотренных зобов белой куропатки, березы – 52,8 % (n=72).

В бассейне нижней Лены в районе белой куропатки (n=16) почки и побеги ивы отмечены в 94 % зобов, сережки, побеги и почки кустарниковой березы – в 69 % (Исаев, 1993б). В этом районе веточный корм сохраняет ведущую роль до II декады мая, затем наблюдается постепенное снижение его значимости. На северо-западе Якутии (среднее течение Анабара) период весеннего питания куропаток заканчивается в конце мая (n=8). Больше всего птицы поедают вегетативные части ивы (88 % встречаемости), а также побеги и сережки кустарниковой березы (75 %). В центральной части Якутии, на Лено-Виллюйском междуречье весной в рационе птиц найдены побеги и почки кустарниковой березы (40 % встречаемости) и ягоды брусники (66,6 %) (Ларионов и др., 1980, n=15). В Южной Якутии в апреле–мае основными кормами птиц становятся сережки, побеги и почки кустарниковой березы, которые отмечаются во всех исследованных зобах (встречаемость 100 %) , а также почки и побеги ив – 89 % (n=9) Переход к весеннему типу питания отмечен здесь уже в I декаде апреля.

Таким образом, по всей Якутии весеннее питание белой куропатки основывается на веточных кормах – вегетативных побегах и почках ив и берез. При этом в южной части Якутии березы используются в заметно большей пропорции, чем ивы. На Лено-Виллюйском междуречье в дополнение к березе поедаются ягоды брусники, а побеги и почки ив имеют второстепенное значение. В северной тайге и тундровой зоне значение ивы заметно возрастает. В приарктической Якутии ива становится главным, нередко единственным источником весеннего питания белой куропатки.

В горах Центрального Верхоянья второстепенными весенними кормами белой куропатки служат побеги березы (17,8 % встречаемости), ягоды брусники и голубики (17,9 %) и листья грушанки (14,3 %). Все вместе они составляют 20,8 % от общей сухой массы кормов. Реже встречаются листья лапчатки и таволги - 4,4 %. Ягоды брусники и голубики начинают единично встречаться со второй декады апреля, а в мае их встречаемость составляет уже 78 %.

В исследованных районах по мере таяния снега в рационе птиц начинают встречаться сохранившиеся с осени ягоды брусники, водяники и голубики. В отдельные годы они могут выступать в качестве основного весеннего корма птиц. Цветочные и листовые почки древесно-кустарниковых и травянистых растений, стебли и листья трав и вечнозеленых кустарничков, спорангии мхов, входящие в состав весеннего питания белой куропатки, играют второстепенную роль.

Встречаемость тех или иных видов корма различается по годам и зависит от его доступности и массовости. Так, в осевой части Верхоянского хребта в 1988-1989 гг. наблюдалось хорошее цветение пушиц (влагалищной и узколистой). В эти годы цветы и побеги пушицы встречались в 72,7 % исследованных зобов (табл.12). В другие годы эти растения в питании белой куропатки не встречались совсем или регистрировались в значительно меньшем количестве. В 1988 г. под снегом сохранилось много ягод брусники и степень их потребления возросла до 81,8 % (по встречаемости).

Степень поедаемости того или иного вида растений может определяться локальными особенностями участка. Так, в горах Верхоянья у куропаток, добытых вблизи наледей, где в изобилии произрастал хвощ, во всех исследованных зобах (n=5) были обнаружены побеги только этого растения. У птиц, добытых на участках с большим обилием перезимовавших ягод водяники черной, их встречаемость составила 71,4 %, а абсолютный вес достигал 40 % от общего сухого веса (n=7).

Встречаемость видов корма в весеннем питании белой куропатки
Центрального Верхоянья в разные годы, %

Вид корма	Годы			
	1987, n=35	1988, n=11	1989, n=42	1990, n=16
"Веточный" корм Ива, побеги и почки	100	100	92,9	68,8
Береза, побеги и почки	51,4	63,6	54,7	50
"Летняя зелень", цветы, ягода и беспозвоночные Ива, листья	-	27,3	11,9	6,3
Береза, листья	-	27,3	9,5	37,6
Брусника, листья	8,6	9,1	9,5	-
Грушанка, листья	11,4	-	4,1	-
Хвощ, побеги	-	-	9,5	12,5
Пушица, соцветия	-	72,7	28,6	-
Брусника, ягода	2,9	81,8	30,9	18,8
Голубика, ягода	-	36,4	-	18,8
Беспозвоночные животные	-	18,2	-	-

Различия в объёме потребления основных кормов куропатками связаны, скорее всего, с ходом весны. Так, в горах Верхоянья в затяжную весну 1990 г. доля веточных кормов достигала 94 %, тогда как в обычные годы (1987 и 1989 гг.) – 90 %, а в 1988 г., отличавшемся ранней весной, всего 69 % общего веса всех кормов (рис. 26).

Интересное явление наблюдалось в низовьях Лены в 1986 г., когда массовая доля кустарниковой березы в весеннем питании белой куропатки составлял 82,4 % общей массы всех кормов. В 1987 г она была равна 33,5 %, а остальное – побеги ивы. Такие различия можно объяснить тем, что со II декады марта по I декаду мая 1987 г. снежный покров стоял фактически на одном уровне, глубина снега изменилась лишь на 2 см (с 47 см в марте до 45 см в I декаде мая), а в 1986 г. наблюдалось постепенное снижение глубины снежного покрова, что позволяло куропаткам постоянно объедать кусты на разной высоте.

В исследованных автором зобах (n=9) птиц, добытых в весенний период в южных районах Якутии, почки и побеги ивы отмечены во всех

экземплярах, сережки и побеги, почки кустарниковой березы – в шести, ягоды брусники и голубики – в пяти. Единично встречались побеги голубики, цветущие «серёжки» ивы, камешки.

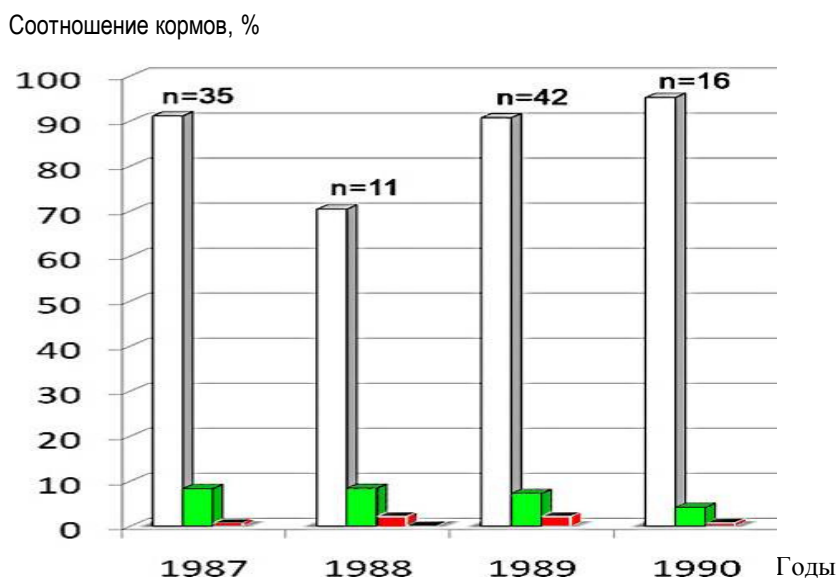


Рис. 26. Основные виды корма в весенний период в разные годы в Центральном Верхоянье (соотношение от общего веса кормов, %).

- - «веточный» корм
- - «зелёный» корм
- - ягода

В исследованных районах Якутии с наступлением весны у куропаток наблюдается сначала постепенное, затем довольно резкое снижение объема потребления веточных кормов. При возврате холодов и выпадении снега их роль снова возрастает. Так, в середине мая 1989 г. в Центральном Верхоянье при резко наступившем похолодании частота потребления грубых кормов увеличилась с 73 до 100 % встречаемости (рис.27).

Если в зимний период в питании самцов и самок белой куропатки заметных различий не отмечается, то весной их рационы заметно разнятся. У Рацион самок отличается большим: они поедают 39 видов растений (n=62), самцы – 22 (n=94). В Центральном Верхоянье кроме того, веточный корм в питании самцов остается основным более продолжительное время (табл.13).

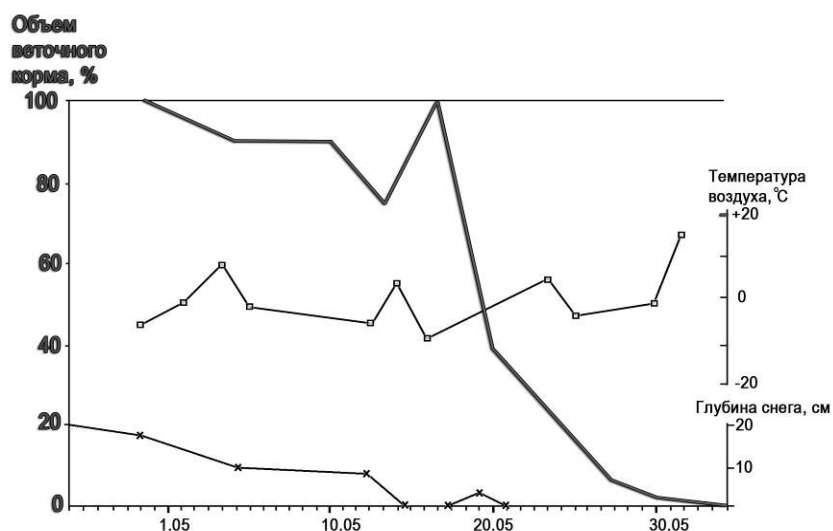


Рис. 27. Изменение объема веточного корма в питании белой куропатки в весенний период (% от общего веса кормов), температуры воздуха и глубины снежного покрова в предгорьях Верхоянского хребта в апреле-мае 1989 г.

— - объем веточного корма (n=42);
 ---- - среднесуточная температура (по данным метеостанции Екючу, Верхоянский район);
 --x-- - глубина снежного покрова (наши наблюдения).

Таблица 13

Массовая доля веточного корма в весеннем питании самцов и самок
 белой куропатки в Верхоянье, %

Пол	Даты			
	25.04-01.05	05.05-10.05	15.05-20.05	25.05-30.05
Самец	100 (n=25)	91 (n=27)	67 (n=21)	39 (n=15)
Самка	100 (n=11)	86 (n=15)	43 (n=10)	3 (n=8)

Летний период. Летнее питание белой куропатки, по сравнению с другими сезонами, отличается повышенным разнообразием – в пределах бывшего СССР в нём зарегистрировано 128 видов растений (Кузьмина, 1978). Основу рациона составляет зеленая масса не только травянистых растений и полукустарничков, но также листья кустарниковых видов ив и

берез, а также ягоды и семена. В различных частях ареала соотношение этих групп кормов разное.

На о-ве Котельном животные корма и ягоды в питании белой куропатки не обнаружены. В основе летнего питания островной популяции – зелёная масса (стебли, листья, побеги) полярных растений, их цветы и семена (Бируля, 1907). А.А. Кищинский (1974), изучая зимнее питание белой куропатки на Новосибирских островах, отметил, что оно очень сходно с летним.

На Кольском полуострове список поедаемых белой куропаткой растений определяется составом флоры. В основе зеленые части растений, а концу лета – ягоды (голубика, черника, брусника и водяника) и семена осок; кроме того птицы поедают в небольшом количестве насекомых (Семенов-Тян-Шанский, 1960). В Тиманской тундре семена осок, кукушкина льна и коробочки лютиков составляют значительную часть рациона (Михеев, 1948). На Камчатке основой летнего питания белой куропатки являются верхушечные побеги и листья ивы и карликовой березы (Гизенко, 1968).

В лесной полосе Европы кроме листьев трав куропатки поедают луковички гречишника и коробочки политриховых мхов (Теплов, 1947а; Семенов-Тян-Шанский, 1960). Из беспозвоночных встречаются насекомые, пауки (Кузьмина, 1978) и моллюски (голый слизень) (Михеев, 1952).

В лесостепи Западной Сибири основными кормами служат листья, бутоны и цветы бобовых (горошек, чина), важное место занимают ягоды земляники и костяники, зерна хлебных злаков и семена сорняков. Зеленые части растений имеют существенное значение лишь в первой половине лета, в середине лета преобладают семена диких и культурных злаков (просо, пшеница, овес, овсюг, луговник), гречишных, бобовых, сложноцветных и осок. В июне животные корма встречены в 30 % зобов, в июле – 5,7 %, в августе – 10 % (Ульянин, 1949; Юрлов, 1960).

На Аляске основными кормами птиц являются листья и ягоды голубики, пазушные луковички горца, верхушечные почки хвоща (Weeden, 1969).

В тундровой зоне Якутии птицы охотно поедают листья ивы, березы, багульника, подбела, дриады, арктоуса, семена осок, хвощей, цветы пушицы ягоды брусники, морошки и водяники (табл.14). В летний период в тундрах отмечается особенно высокая степень поедаемости белой куропаткой пушицы влагалищной (Перфильев, 1975), составляющей в Колымской тундре 56 % от всего объема кормов (Николин и др., 1989). Такое явление, видимо, встречается здесь крайне редко. По устному сообщению А.В. Андреева, в Колымской тундре пушица бывает обильной только в годы депрессии лемминга.

Основу летнего питания белой куропатки в таежной части Якутии также составляют зеленые части растений, семена трав и ягоды кустарников, в меньшей степени – беспозвоночные животные. Птицы охотно поедают листья ив и кустарниковой березки, цветы пушицы, коробочки багульника, листья подбела, побеги хвоща, листья щавеля и лапчатки, ягоды и листья голубики, брусники, а также (Воробьев, 1963; Перфильев, 1975). В период цветения трав добавляются цветы, а позднее - их семена, соцветия осоки, спорангии мхов. В Центральном Верхоянье и Южной Якутии излюбленным кормом белой куропатки являются побеги и листья бобовых. Высокая встречаемость гусениц бабочек и имаго кобылок отмечается в Лено-Виллюйском междуречье (Ларионов и др., 1980).

В таежной зоне состав второстепенных кормов зависит от флористического разнообразия местности; В целом он заметно богаче, чем в тундре (табл. 14).

Участие тех или иных кормов в летнем питании белой куропатки зависит также от их урожайности и доступности. В начале лета наблюдается сначала постепенное, затем резкое увеличение разнообразия кормов, что

Основные объекты питания белой куропатки в летний период в Якутии

Район, источник	Месяцы, число зобов	Основной корм	Второстепенные корм
Новосибирские острова (Городков, Короткевич, 1957)		Пб, л – травянистые растения, ива полярная	
Тундровая зона (Перфильев, 1975)	n=479	пб, л, с – ива, береза, подбел, дриада, арктоус, см, пб –осока, хвощ, цв – пушица, кор - багульник, я, л - брусника, морошка, водяника	пб, л – щавель, синюха, ароктогросос, лисохвост, дюпонтия, таллом – лишайник, лич, им – беспозвоночные
Бассейн Олекмы и Алдана, центральные районы, бассейн Вилюя, бассейны Колымы и Индигирки (Перфильев, 1975)	VI-VIII n=41	цв, пуховики – пушица, коробочка, л, п – дриада точечная, коробочка - багульник, подбел, л, п – хвощ, щавель, лапчатка, кп, п, л, с – ива, береза, сем, пл – осока	кп, п – ольховник, цв, л, пб, я – брусника, л, пб, я – голубика, кор – мятлик, цв – синюха, лисохвост, л – вика, горец, камнеломка, я – шиповник, морошка, водяника, толокнянка, рябина, лич, им – беспозвоночные
Лено-Вилюйское междуречье (Ларионов и др., 1980)	Лето n=20	л, я – голубика, л, пб, п – кустарниковая береза, соцв, см – осока, насекомые (лич -бабочек, им - кобылок)	л, я – брусника, пб, л – злаки, бобовые, я – красная смородина, пл – шиповник, боярышник, насекомые (им – жуки, двукрылые, муравьи)
Верхоянье (наши данные)	VI-VIII n=28	л - ива, береза, пл - горец живородящий, кор – мох, л - лапчатка, бобовые, я, л - голубика, цв – пушица	цв, л – клайтония остролистная, с-ива, пб – хвощ, я, л – брусника, голубика, я – водяника, морошка, хв – листовница, пл, пб – осока, пб, п – ива, п, с – береза, кусочки – гриб, лич, им – беспозвоночные
Южная Якутия (наши данные)	VI-VIII n=11	л,– ива, береза, сем, пл – осока, л – бобовые, кор - мох, верхушки – хвощ	я, л – голубика, кп, п – ива, с – береза, стебель – хвощ, я – брусника, шиповник, водяника, л – ольховник и ольха, камнеломка, лапчатка, тополь душистый, пб, п – ива, кор – багульник, лич, им – беспозвоночные

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, л – листья, п – почки, хв – хвоя, пб – побеги, пл – плоды, с –сережки, см – семена, кор –коробочки, я – ягода, лич – личинки, им – имаго.

связано с установлением положительных температур и массовой вегетацией растений.

В северной тайге Верхоянья в летнее время куропатки охотнее всего поедают листья ивы (встречаемость 58%), березы (41%), вегетативные и генеративные части различных трав (92%), плоды и семена кустарников и травянистых растений (78%) (n=28)

Основу летнего питания здесь составляют листья и цветы голубики, брусники, листья и стебли лапчатки, вики и осоки, ягоды водяники и спорангии мхов.

Состав второстепенных и случайных кормов в этом районе также весьма разнообразен. В то же время, в осевой части хребта даже в середине лета, в питании птиц встречается грубый «веточный» корм – концевые побеги и цветочные почки ивы, мужские серёжки березы и ольховника. Наличие их в составе рациона, скорее всего, связано с часто наблюдаемыми здесь похолоданиями.

В начале лета довольно высоко потребление птицами беспозвоночных животных. Если весной они поедаются лишь от случая к случаю, то в период насиживания, линьки, и в первые недели вождения птенцов – регулярно. Для сравнения отметим, что встречаемость животного корма в Верхоянье составила 35 %. Это несколько выше, чем цифра приводимая В.И. Перфильевым (1975) по питанию для белой куропатки лесной зоны Якутии. В других частях ареала, например в лесостепи Западной Сибири, животный корм в питании взрослых куропаток появляется лишь случайно (Юрлов, 1960). Интересны встречи в зобах некоторых птиц кусочков грибов, хвои лиственницы, отмеченные пока лишь в Верхоянье.

В Верхоянье в июле-августе основным кормом белой куропатки становятся ягоды голубики (встречаемость до 70%). Позднее голубика и брусника встречаются в равном соотношении. Значительное место в питании птиц занимают семена осок и побеги хвощей (встречаемость до 20%). Кроме

того, в зобах обнаружены сережки березы, листья трав, ягоды морошки, листовые почки ольховника.

В средней тайге Южной Якутии основу питания белой куропатки составляют листья ивы (встречаемость 50%), березы (25%), семена и плоды осок (44%), листья бобовых (19%), коробочки мха (13%), верхушечные части хвоща (13%) (n=16)

По наблюдениям О.В. Егорова и В.Г. Кривошеева (1965) в зобах птиц из различных районов Якутии (n=32) встречаемость побегов хвоща полевого составляет 12,5 %.

В тундровой полосе переход к полному летнему питанию происходит в конце июня – начале июля, в северной тайге и в горах – с конца мая – до конца I декады июня, в равнинных районах средней тайги – в середине – конце мая.

Питание птенцов. В различных частях ареала белой куропатки птенцы питаются достаточно различной пищей. В Тиманской тундре с первых дней жизни они имеют смешанное питание, состоящее из насекомых, семян трав, коробочек кукушкина льна, мужских сережек карликовой березки (Михеев, 1948). Состав корма пуховых птенцов белой куропатки Большеземельской тундры более разнообразен, чем у взрослых птиц (Воронин, 1978). В зобу птенцов месячного возраста животный корм встречается реже, а в двухмесячном возрасте он уже отсутствует. В Карелии птенцы в возрасте до 1,5 месяцев питаются в основном животными кормами (Ивантер, 1968). В лесостепной зоне птенцы белой куропатки уже в месячном возрасте полностью переходят на растительную пищу (Юрлов, 1960).

Питание птенцов белой куропатки достаточно полно изучено в Верхоянье (табл.15). Как и в других местах, в первый месяц жизни важное значение имеют беспозвоночные. Их доля особенно высока в первые дни жизни. Например, в зобу и пищевод 2-3-дневного пуховика, добытого 26.06.1990, были обнаружены личинки и имаго пилильщика, муравья, мухи, ногохвостки, жука, трипса и ягода брусники. У трёх птенцов недельного

Питание птенцов IV возрастной группы (40-60 дней) белой и тундряной
куропаток в Верхоянье

Состав кормов	Птенцы белой куропатки (n=29)	Птенцы тундряной куропатки (n=9)
Береза, листья	++	+
Ива, почки	+	-
Ива, листья	+++	++
Подбел, листья	+	-
Лиственница, хвоя	+	-
Лиственница, семена	+++	+
Голубика, листья,	-	+++
Голубика, ягода	++	++
Вика, листья	++	-
Хвощ, стебель	+++	+
Астрагал, листья,	+	+
Астрагал, плоды	-	
Рдест, листья	+	+
Ожика, листья	-	+
Смолевка, листья	-	+
Копеечник, соцветия	+	-
Копеечник, плоды	+	-
Звездчатка, плоды	+	-
Смородина, ягода	+	-
Морошка, ягода	+	-
Водяника, ягода	+	-
Лапчатка, семена	-	+
Осока, семена, колоски	-	+++
Зеленые части растений, ср	+++	+++
Рамишия, плоды	-	+
Кляйтония, плоды	+	-
Камнеломка, плоды	+	-
Двукрылые, имаго, личинка	+++	-
Пауки	++	-
Жесткокрылые, имаго	+	-
Поденки, имаго	+	-
Чешуекрылые, личинка	+	-
Пилильщики, имаго	-	+

ПРИМЕЧАНИЕ: +++ – встречаемость в 4 зобах и более, ++ – встречаемость в 2-3,
+ – встречается единично

возраста, добытых в конце июня 1988 г., в равной пропорции обнаружены животные и растительные виды корма. У двух 15–20-дневных птиц, добытых в середине июля 1989 г. в зобах найдены вегетативные и генеративные части травянистых растений, листья кустарничков, хвоя и прошлогодние семена лиственницы, сережки ивы и – в большом количестве – имаго и личинки насекомых. В возрасте 40-60 дней основу питания птенцов также составляют беспозвоночные животные (табл. 15). Кроме того, высока доля вегетативных и генеративных частей травянистых растений, ягод кустарничков и семян лиственницы Каяндера, которые обычно в середине-конце августа рассыпаются на землю.

В зобу молодых птиц, добытых в конце августа, животный корм отсутствовал, состав их питания не отличался от взрослых птиц (n=4). Таким образом, птенцы поедают беспозвоночных приблизительно до 2-х месячного возраста.

Важность питания птенцов беспозвоночными отмечается многими исследователями (Михеев, 1948; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Потапов, 1985 и др.). Интересные наблюдения были проведены К.И. Парком (Park) с соавторами в Шотландии (2001). Изучая питание птенцов в сухих и увлажненных торфяниках, они установили, что на первом участке питание беспозвоночными было затруднено, в результате чего отмечалась заметное отставание в темпе роста птенцов, происходила и гибель отдельных особей. В то же время есть пример когда птиц выращивали вообще без насекомых, а на следующее лето птицы даже загнездились в вольере и вывели там птенцов (устное сообщение А.В. Андреева).

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что в характере питания птенцов белой куропатки в Якутии имеется много общего с другими частями ареала.

Позднее-летний и ранне-осенний период. В этот период летнее разнообразие пищевого спектра взрослых куропаток сохраняется. В то же время, они начинают потреблять ягоды нового урожая, которые затем

становится основным кормом (Михеев, 1952; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Пиминов, 1991). В этот период птицы охотно поедают также различные семена (Кузьмина, 1977) и пластинчатые грибы (Воронин, 1978).

В рассматриваемый период в Якутии основным кормом белой куропатки становятся ягоды голубики, брусники, толокнянки альпийской и водяники.

В горной части северной тайги, например в Центральном Верхоянье, видовой состав ягодных растений ограничен голубикой и брусникой. Реже отмечаются водяника, смородина красная и смородина пахучая. Довольно высока роль вегетативных и генеративных частей травянистых растений и кустарников. Возрастает роль веточного корма. Так, у самки белой куропатки, добытой во время вечерней кормежки 13.08.1990 г., сережки березы тощей и хвоя лиственницы составили 31,6 % от общего веса содержимого зоба. Беспозвоночные животные в это время уже не обнаруживаются. Общая продолжительность данного периода - с конца первой декады августа до середины сентября, а в некоторые годы - почти до конца этого месяца.

Поздний осенний период. В Западной Сибири основным кормом в это время становятся ягоды и различные семена. Беспозвоночные поедаются реже и в начале сентября перестают встречаться (Воронин, 1978). В лесостепных районах Северного Казахстана в сентябре-октябре отмечены вылеты куропаток на убранные поля, где они подбирали опавшие зерна пшеницы (Ульянин, 1939).

В Якутии этот период особо не выделяется. Поздней осенью основными кормами белой куропатки в Якутии становятся побеги и почки ив (встречаемость 82,4 %), побеги и мужские сережки березы (94 %). Охотно поедаются плоды шиповника (11,8 %), ягоды брусники, голубики и водяники (29,9 %), колоски осоки с семенами (29,4 %), плоды копеечника и вики (23,6 %), свежие семена лиственницы (11,8 %) и коробочки багульника (11,8 %). В

отдельные годы значительное место в рационе птиц составляют мужские сережки кустарниковой березы.

Анализ осеннего питания показывает, что в большинстве случаев белая куропатка переходит на веточное питание ещё до выпадения снега. Например, в Верхоянье в начале сентября 1987 г. доля веточного корма составила 90,1% от общей массы всех кормов (n=9), хотя снежный покров установился здесь лишь в первой декаде октября. Получается, что птицы перешли на веточный корм почти за месяц до выпадения снега. Подобное наблюдается и в других частях ареала вида (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Gullion, 1970). Р.Л. Потапов (1985) прав, утверждая, что переход на веточный корм не связан с установлением снежного покрова, а вызван понижением температуры воздуха, укорочением дня и заметным удлинением ночного периода.

Следует отметить, что в приведенном выше примере, минусовые температуры установились со II декады сентября, а 26.09.1987 опускались до - 26° С.

Вместе с веточным кормом в начале снежного периода птицы в небольшом количестве, но регулярно продолжают употреблять в пищу ягоды голубики. С установлением устойчивого снежного периода их доля в рационе постепенно уменьшается, но это наблюдается не во все годы. Например в Верхоянье, в условиях сравнительно ранней осени 1991 г. веточный корм в питании куропаток преобладал уже в конце сентября, ягоды встречались единично (n=13). В затяжную осень следующего 1988 г. картина была противоположная: наблюдалось повышенное потребление ягод - от 16 % в середине сентября (n= 16) до 40 % в середине октября (n=21).

В целом, поздний осенний период в питании куропаток довольно непродолжителен и составляет примерно 2-3 недели. В зависимости от температурных условий года - в средней тайге в октябре-начале ноября, а в северной – конце сентября-середине октября – птицы полностью переходят на веточное питание.

Гастролиты. Наряду с сезонными изменениями качественного и количественного состава кормов, употребляемых белой куропаткой, изменяется и содержание гастролитов в желудках птиц (рис. 28).

Гастролитами могут быть, как очень мелкие, так и довольно крупные камешки (табл.16). Число камешков в одном желудке колеблется от 4 до 224 штук (в среднем 82), масса их колеблется от 0,06 г до 5,52 г составляя в среднем 3,1 г. Масса одного камешка составляет в среднем 3-4, максимальная достигает 210 мг. Диаметр максимального из них составляет 4,9-6,2, минимального – 1,0-2,5, среднего – 3,0-3,8 мм. Размеры и состав гастролитов сильно варьируют в зависимости от местных условий обитания птиц.

В условиях недостатка гастролитов их замещают твёрдые семена морошки или шиповника. В тундрах восточной части Якутии у 479 куропаток, добытых с марта по ноябрь, семена морошки обнаружены в 280 желудках. Семена задерживаются в желудках, видимо, с осени т.к. большой процент их отмечается в марте-апреле, когда тундра покрыта снегом, часто плотно утрамбованным выюгами, что исключает возможность достаёть морошку из-под снега (Перфильев, 1975), даже если она там сохранилась. В таежной части Якутии роль гастролитов отчасти выполняют семена шиповника. В зимний период они обнаружены в большом числе исследованных желудков (47 % встречаемость).

По литературным данным (Семенов-Тян-Шанский, 1959; Воронин, 1978), в Мурманской области и Большеземельской тундре во второй половине зимы камешков в желудках куропаток почти нет. В низовьях Колымы в снежный период доля птиц, у которых найдены гастролиты, колеблется от 25 до 73 % (Андреев, 1982). В тундровой зоне Якутии этот показатель с марта по ноябрь колеблется от 40 до 90 %. В северотаежной полосе Якутии (бассейн Нижней Лены) в холодное время года камешки в желудках имеются у 92-100 % добытых белых куропаток (табл. 16). В горных районах Якутии камешки обнаружены во всех исследованных желудках птиц. Такое явление, отмечаемое и в других горных районах

(Колымское нагорье, Андреев, 1982). В горах в снежный период их запас птицы пополняют в основном из открытых обдуваемых ветром до земли мест. Кроме того птицы порой добывают камешки путем выкапывания их из под снега или находят под корневыми розетками упавших деревьев.

Таблица 16

Среднее число гастролитов в желудках белой куропатки (зимний период)

Район	Автор	Месяц	Размер выборки	Среднее число камней, шт	Средняя масса одного камня, г	Доля у которых найдены камешки
Низовья Колымы	Андреев, 1982	октябрь	19	30	0,11	0,47
		декабрь	16	23	0,09	0,43
		март	13	13	0,18	0,73
		апрель	26	23	0,11	0,69
		май	24	29	0,11	0,25
		среднее		18	0,12	0,51
Колымское нагорье	Андреев, 1982	январь	7	52	0,05	1,0
		февраль	13	70	0,05	1,0
		март	5	55	0,06	1,0
		среднее			0,05	1,0
Центральное Верхоянье	наши данные	октябрь	23	103±30	0,03±0,01	1,0
		ноябрь	4	111±32	0,04±0,01	1,0
		январь	11	92±27	0,04±0,01	1,0
		апрель	25	45±13	0,06±0,02	1,0
		май	52	63±18	0,04±0,01	1,0
		среднее		83±24	0,04±0,01	1,0
Таежная зона нижней Лены	наши данные	ноябрь	37	61±18	-	1,0
		январь	7	32±9	-	1,0
		февраль	9	28±8	-	0,60
		апрель	12	10±3	-	0,92
		май	5	52±15	-	1,0
		среднее		37±11	-	0,98
Алданское нагорье	наши данные	октябрь	26	53±15	0,06±0,02	1,0
		ноябрь	10	44±13	0,03±0,01	1,0
		дек.-январь	11	82±24	0,04±0,01	1,0
		февраль	17	66±19	0,03±0,01	1,0
		март	13	30±9	0,08±0,03	1,0
		среднее		55±16	0,05±0,02	1,0
Центральная Якутия	наши данные	октябрь	21	98±28	0,04±0,01	0,95
		ноябрь	14	62±18	0,06±0,02	1,0
		февраль-март	12	54±16	0,03±0,01	0,83
		среднее		71±21	0,04±0,01	0,93

В горах Верхоянья нами прослежена годовая динамика количества гастролитов (рис. 28). Куропатки с максимальным весом гастролитов добыты здесь в конце ноября ($n=5$, средний вес камней 5,2 г). В течение зимы у птиц наблюдалось постепенное снижения веса и количества камешков и к весне масса их составляла в среднем 2,3 г. Наряду с камешками в качестве гастролитов выступают семена шиповника (68 % встречаемость). Наличие их возрастает в весеннее и осеннее время. В отличие от популяций куропаток тундровых и лесотундровых районов республики (Перфильев, 1975) у птиц Верхоянья косточки морошки в желудках встречаются довольно редко (3 %).

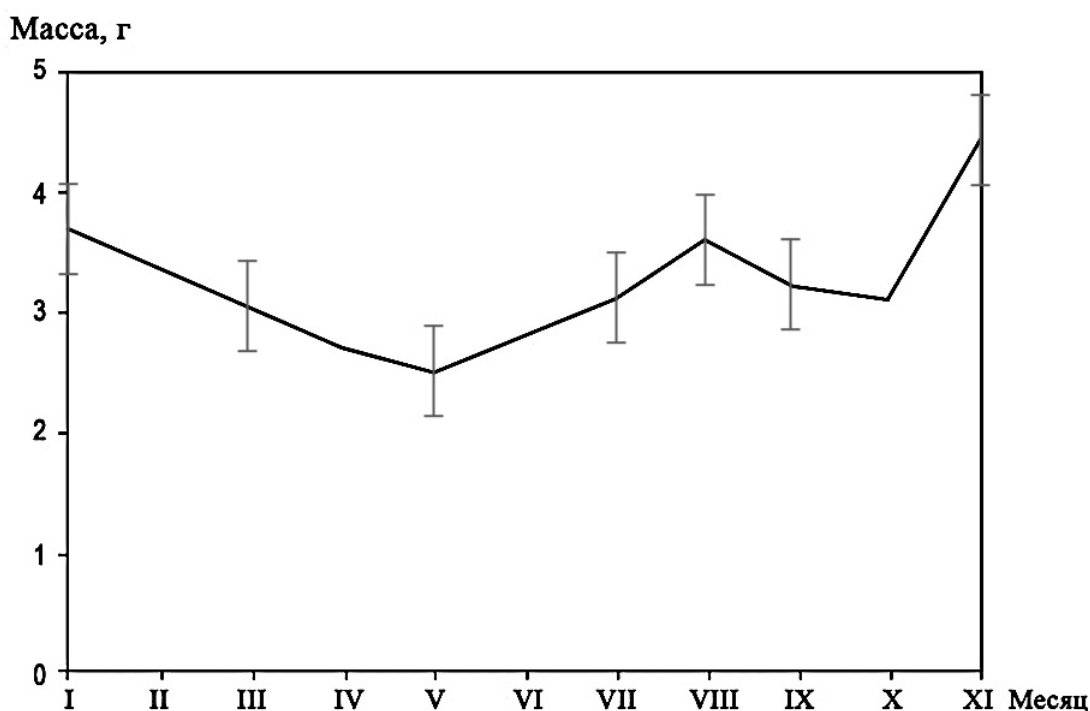


Рис. 28. Динамика изменения массы гастролитов в горах Верхоянья (1991 г., $n=128$).

Анализ многолетних данных показывает, что в Якутии масса гастролитов меньше всего в конце лета и осенью, до перехода на веточный корм, больше всего – в первой половине зимы. Средняя общая масса их по сезонам года колеблется от 1,1 до 2,4 г (рис. 29). По годам средняя масса гастролитов также различается, что зависит, в первую очередь, от обилия снега. В условиях отсутствия камней, например, на тундровых равнинах

левобережья Колымы, функцию гастролитов могут отчасти выполнять семена морошки. По данным А.В. Андреева (1982) недостаток гастролитов в Колымской тундре увеличивает амплитуду колебаний численности вида через ускорение потери массы тела особями к весне в послепиковые годы.

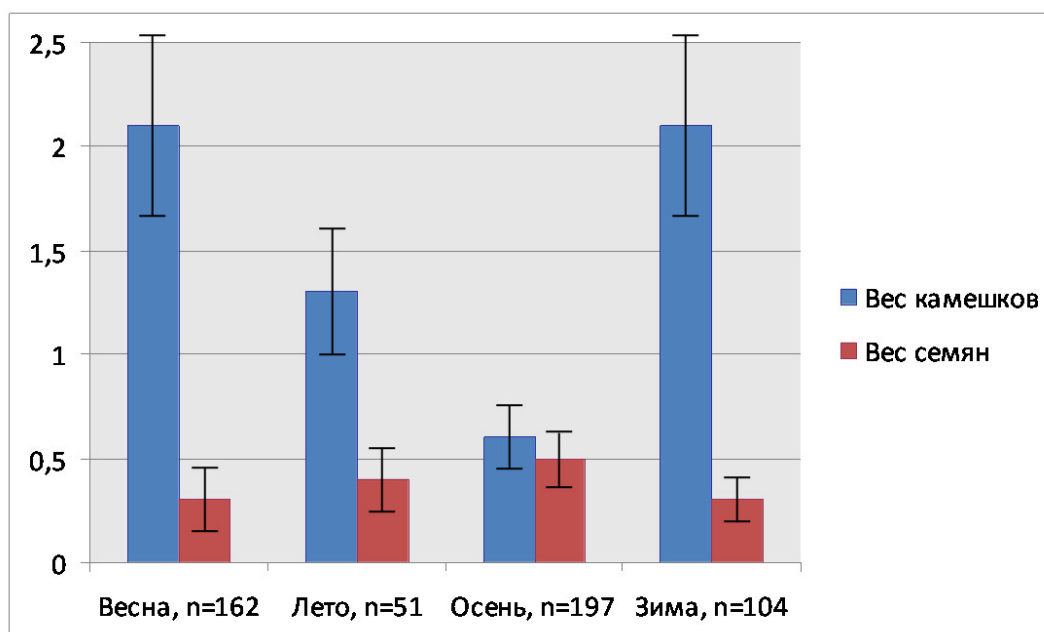


Рис. 29. Изменение массы гастролитов в желудках белой куропатки Якутии в разные сезоны года

5.2. Тундряная куропатка

Список кормов тундряной куропатки северной Евразии включает свыше 90 видов растений (Кузьмина, 1977). В Восточной Гренландии найдено – 52 вида, на юге Скандинавии - 30 (Семенов-Тян-Шанский, 1960). На Таймыре в зобах тундряной куропатки обнаружено 86 видов растений (Тихомиров, 1959). Здесь сережки ольховника в холодное время года составляют более 90 % объема пищи. В целом, в питании тундряной куропатки зеленые части и семена растений представлены в основном характерными видами зональной и горной тундры. Тундряная куропатка питается достаточно разнообразно, потребляя вегетативные части растений,

их цветы и семена (Кищинский, 1968). Зоб этой птицы никогда не бывает наполнен только одним видом корма (Семенов-Тянь-Шанский, 1960). В высокогорье западного Алтая основным кормом тундряной куропатки служат почки березки круглолистной и листья дриады (Щербаков, Щербакова, 2011). Использование главным образом травянистых растений отмечено на Командорских островах, Кольском полуострове и малоснежных участках на Камчатке (Потапов, 1985, 1987). Благодаря семенам дикой гречихи на Шпицбергене перезимовывает тундряная куропатка (Andreev, 1991б).

Питание тундряной куропатки в Якутии изучено довольно слабо. В работах А.А.Романова по Ленско-Хатангскому району (1934а), С.М. Успенского с соавторами - низовьям Индигирки (1962), С.М. Успенского – Анабарской тундре (1965), К.А. Воробьева (1963) и В.И. Перфильева (1975) по всей Якутии приведены лишь сведения о составе основных кормов. Сравнительно подробную характеристику питания птиц в низовьях Лены, в том числе и для горно-лесных районов, находим в работе В.И.Капитонова (1962). На Верхней Колыме основными кормами выступают побеги и почки ивы (Дементьев, Шохин, 1935) и сережки ольховника, побеги, почки березы и ивы (Андреев, 1975, 1980). В Колымском нагорье по сведениям А.Н. Шохина главный корм тундряной куропатки - почки ивы (по: Кищинский, 1968). По устному сообщению А.В. Андреева зимой в Колымском нагорье основной зимний корм — сережки ольховника и побеги кустарниковых берёз и ив. На участках снежных выдувов, птицы кормятся листьями дриады, луазалеурии, брусникой, орешками кедрового стланика. Летом основным кормом являются листья дриады и карликовых ив.

В составе питания тундряной куропатки Якутии всего отмечено 51 вида растений и 18 видов беспозвоночных животных (табл.17, 18). Среди часто употребляемых видов растений – березы тощая и растопыренная, ольховник кустарниковый, ивы скальная, красивая, полярная и шерстистая, дриада точечная, брусника и голубика.

Зимний период. Состав зимнего корма тундряной куропатки в различных частях видового ареала довольно разнообразен (Gelting, 1937; Weeden, 1969; Павлов, 1971; Андреев, 1975; Потапов, 1987). Зимнее питание птиц на Аляске включает почки и веточки карликовой березы (Moss, 1973). В Гренландии наибольшее значение имеют листья дриады, побеги арктической ивы (Gelting, 1937), в Южной Норвегии – ягоды и листья водяники и береза (по: Семенов-Тян-Шанский, 1960). В России (табл. 19) на севере Сибири основным кормом тундряной куропатки служат сережки и листовые почки ольхи (Сдобников, 1957; Павлов, 1974; Сыроечковский, Рогачева, 1980). На Северо-Востоке Азии в снежные зимы они составляют около 44% зимнего рациона тундряной куропатки (Андреев, 1979). О.И. Семенов-Тян-Шанский (1960) отмечает, что на Кольском полуострове птицы отдают явное предпочтение подснежным кормам — листьям травянистых растений и полукустарничков, ягодам, семенам и лишь в многоснежных районах вынуждены кормиться веточками кустарников. В тоже время следует заметить, что везде, где питание тундряной куропатки на континенте изучено с достаточной полнотой, обнаруживается преобладание в ее рационе веточных кормов (Андреев, 1975, Потапов, 1987) и только на океанических островах основу ее зимнего питания составляют ягоды и семена недревесных растений (Johnsen, 1941; Watson, 1965, Mortensen et.al., 1983). Андреев А.В (1980) отмечает, что наибольшую склонность тундряная куропатка проявляет к питанию побегами ивы и там, где отсутствует конкурентное влияние белой куропатки, она питается преимущественно ивами, а там, где присутствует белая куропатка – на Аляске, в Скандинавии, на Кольском полуострове – в зимнем питании тундряной начинает преобладать береза.

В Якутии основными компонентами зимнего рациона птиц считаются побеги и почки ивы (Воробьев, 1963), ива и береза (Романов, 1934; Перфильев, 1975), а в горных районах полярная ива и береза тощая (Капитонов, 1962). Нами более детально исследовано питание тундряной куропатки в Центральном Верхоянье (Исаев, Борисов, 2008). Здесь в зимний

Основные объекты питания тундряных куропаток в зимний период

Район, источник	Месяцы, число зобов	Основной корм	Второстепенный корм
Якутия			
Колыма (Андреев, 1980)		С – ольховник, кп, п – береза, кп, п - ива	
Колыма (Дементьев, Шохин, 1935)		Кп, п – кустарниковая ива	
Нижняя Лена (наши данные)	XI n=23	С – ольховник	кп, п – береза, голубика и ива
Центральное Верхоянье	X-V n=57	вегетативные и генеративные части берез (тощей и растопыренной), ольхи волосистой, ольховника кустарниковой	
Якутия (Перфильев, 1975)		Кп, п – ива, карликовая береза	
Другие районы ареала			
Анадырь (Кречмар и др, 1991)	IV-V n=30	С, п – ольховник, кп, п - ерник	
Кольский полуостров (Семенов-Тянь-Шанский, 1960)	III-IV n=18	С-береза, кп, п – карликовая береза, пб, л - водяника	Кп, п -ива, кп - голубика
Аляска (по Потапов, 1985: Weeden 1969)		П, кп - береза	Кп, п - ива
Северо-Восточная Гренландия (по Потапов, 1985: Gelting, 1937)		Кп, п – ива, ст – куропахья трава, ст, л - камнеломка	
Исландия (Gardarsson, Moss, 1970)		Кп, п – ива, с – береза, кп, п – карликовая береза, пб, л, я - водяника	
Финская Лапландия (по Потапов, 1985: Pullialnen, 1970)		С, кп, п – береза, л, я – водяника, с, кп, п – карликовая береза	Л – брусника, кп,п – ива, л – лаузелерия, кп - голубика

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л – листья, п – почки, хв – хвоя, пб – побеги, пл – плоды, с –сережки, см – семена, кор – коробочки, я - ягода.

период основными кормами птиц являются вегетативные и генеративные части карликовых берез (тощей и Миддендорфа) и мужские сережки ольховника (табл. 19). Довольно часто встречаются побеги и почки ивы (полярной, красивой, скальной). На основе кратковременных наблюдений и тропления кормящихся птиц можно заключить, что в предгорье они кормятся в основном почками и побегами березы и редко - сережками ольховника. В горной части в начале зимы оба вида корма поедаются птицами почти в равном соотношении, в конце зимы преобладают побеги и почки березы. В лесотундре нижней Лены у 23 птиц, добытых в период кочевок, в середине ноября 1983 г. во всех зобах найдены сережки ольховника («удельный вес» 97,8 %) и лишь в некоторых обнаружены единично побеги березы, голубики и ивы.

В Верхоянье состав кормов во многом зависел от конкретной флоры участка наблюдений. Так, у 4-х птиц, добытых в конце января 1990 г. в Верхоянской котловине (долина среднего течения р. Дулгалах), в зобах обнаружены побеги и почки березы («удельный вес» 98 % общего веса всех кормов), почки ивы и побеги лиственницы (0,02 %). Следует отметить, что в этих местах зимний рацион тундряной и белой куропаток, живущих на одной территории, довольно похож. По мере набора высоты состав кормов обоих видов всё более различается. Так, у тундряных куропаток, добытых в январе 1991 г. (n=3), на северном макросклоне Верхоянского хребта (550 м н.у.м., р.Орто-Сала), в питании доминировали генеративные органы ольховника (встречаемость 65,4 %), в равных пропорциях отмечены почки березы и побеги ивы (17,0 % и 17,6 %). Своеобразный состав корма отмечен у самки тундряной куропатки, добытой 29.10.1992 г. в осевой части хребта (1050 м над ур. м.), в зобе которой отмечены сережки ольховника (48,4 %), корешки травянистых и кустарниковых растений (34,2 %), почки и сережки березы (17,1 %) и скорлупа орешков кедрового стланика (0,3 %). По визуальным наблюдениям, на осевой части хребта, кроме указанных видов корма на выдувах крутых склонов гор птицы охотно поедали листья дриады.

Усиленное питание зелеными частями растений отмечается у тундряной куропатки в конце зимы (конец марта–начало апреля). В частности 08.04.1993 г. при восхождении на гору Чубукулах на высоте 1300 м н.у.м. на участке с выдувом было обнаружено множество следов птиц, усиленно кормившихся листьями дриады точечной. В лесотундре западного Таймыра листья дриады тундряная куропатка использует в пищу в конце зимы, начиная с марта (Павлов, 1971). На осевой части и в северном предгорье Верхоянского хребта, судя по визуальным наблюдениям, птицы иногда поедают орешки кедрового стланика. Следует отметить, что куропатки с успехом питаются орешками кедрового стланика и в других районах распространения, в частности в Магаданской области (Потапов, 1988). У 5 птиц, добытых в ноябре 2006 г. на южном макросклоне Верхоянского хребта вблизи с. Себян-Кюель (800 м н. у. м), в зобах обнаружены побеги ивы (56,8 %) и сережки ольховника (43,2 %).

Размеры фрагментов растительных кормов, употребляемых птицами, таков: диаметр побегов березы и ивы 0,8 - 1,5 мм (в среднем 1,0 мм), длина 4 - 11 мм (5,2 мм), вес 0,5 - 12,1 мг (5,2 мг); диаметр почек березы 1,4 - 2,5 мм (2,1 мм), длина 2,0 – 6,8 мм (3,0 мм) и вес 2,8 – 16,8 мг (5,8 мг); вес сережек ольховника 37-93 мг (62,0 мг). Примерно такие же параметры поедаемых фракций характерны для куропатки Северо-Востока Сибири (Андреев, 1980). По сравнению с белой куропаткой тундряная куропатка предпочитает более тонкие побеги ивы и березы. По размеру фрагменты побегов этих растений в зобах тундряной куропатки почти в 2 раза меньше, чем у белой.

Величина суточного рациона (Mf) тундряной куропатки в горах Верхоянья составляла 65,0 г/сутки (сухой веса) (Исаев, Борисов, 2008). Для расчета использованы данные по 4 птицам (масса птиц без содержимого зоба от 490 до 510), добытым в январе 1990 г. в конце вечерней кормежки. Их максимально наполненные зобы весили в среднем 43,59 г (сухой вес). Период ночевки (Tn) равен примерно 17 ч., суммарная продолжительность ночного и дневного отдыха - 22 ч., скорость потребления пищи во время пребывания в

лунке (mf) - 2,56 г/ч. Полученные нами результаты по величине суточного рациона и потребления пищи во время пребывания в лунке несколько выше приводимых в литературе данных. По данным А.В. Андреева величина потребления куропатки составляет 35-50 г сухого веса/сутки (1980б), величина mf равняется 0,93-2,27 г/час, в среднем 1,6 г/час, а Mf – от 29,8 и 63,2 г/сутки, в среднем – 48,6 г (1980а). На Аляске эта величина составляет 1,46-1,50 г/час (Moss,1973), в Гренландии по данным П. Гельтинга (по Андрееву,1980) этот показатель равен 1,25-1,68 г/час.

В горной тундре Верхоянского хребта в конце зимы встреченные нами птицы кормились в основном на снежных выдувах. У двух добытых в середине апреля 1993 г. птиц веточный корм в зобах практически отсутствовал. Судя по визуальным наблюдениям и данным тропления, весной в горных тундрах куропатка поедает веточный корм крайне редко. Эти данные согласуются с наблюдениями в тундрах Кольского полуострова (Семенов-Тян-Шанский, 1960), где в конце зимы тундряная куропатка употребляет веточный корм только в крайнем случае, когда в тундрах нет ни выдувов, ни проталин.

В литературе отмечено, что тундряная куропатка часто кормится на участках тебеневки оленей (Семенов-Тян-Шанский, 1960). В Верхоянье, судя опросным данным, стайки этих птиц нередко сопровождают стада домашних оленей, а на северо-западе Якутии - мигрирующих диких северных оленей.

Весенний период. Весной в пище тундряной куропатки отмечено 23 вида растений, причем в разных частях ареала состав кормов заметно различается. На Кольском полуострове тундряная куропатка питается перезимовавшими ягодами кустарничков - водяники, альпийской толокнянки, брусники, голубики, а также побегами и листьями этих растений; побеги карликовой березки поедаются в очень небольшом количестве. На Северном Таймыре главный корм тундряной куропатки – листья дриады, почки и разворачивающиеся листочки ивы полярной и других видов ив. В мае они составляют 94% содержимого зобов (Сдобников, 1957).

В северных районах Восточной Сибири тундряная куропатка кормится листьями и стеблями трав, соцветиями ив и берез, к которым добавляются веточки кустарников – основного зимнего корма в этом районе (Успенский, Бёме и др., 1962).

У тундряной куропатки центральной части Верхоянского хребта этот период приходится на начало мая - конец первой декады июня. Весной основным кормом по-прежнему являются почки березы, в меньшей степени - сережки ольховника, побеги и почки ивы (табл.20). С появлением в первых числах мая проталин птицы охотно поедают перезимовавшие ягоды водяники, голубики и брусники. Объем потребления ягодного корма в этот период сравним с таковым в осеннее время. Чаще и более всего поедаются ягоды голубики и водяники. На тот факт, что весной в горно-лесных районах Якутии тундряная куропатка кормится в основном ягодами брусники и водяники указывал В.И. Капитонов (1962). Вегетативные части травянистых растений массово употребляются с конца мая. Например, у самца, добытого днём 28.05.1989 г. в окрестностях стационара Келе, зеленый корм составлял 63 % массы содержимого зоба, а остальные 37 % пришлось на различные ягоды. Из зеленых кормов наиболее часто употребляются листья дриады, астрагала, ивы и березы, бутоны и цветы пушицы, андромеды и камнеломки, колоски с семенами горца. Объем поедаемых весной семян и плодов (прошлогоднего урожая) довольно высок и лишь немногим уступает таковому в осеннее время.

Обычно в рационе одной куропатки встречаются виды растений из разных растительных ассоциаций с некоторым преобладанием, как и в других горных районах (Кищинский, 1968), представителей горно-тундровой флоры. Это указывает на её большую, нежели у белой куропатки маневренность в выборе участка кормежки. Суточные перелеты тундряной куропатки на более кормкие и удобные для сбора гастролитов места можно наблюдать вплоть до начала периода насиживания. То, что птицы могут улетать на кормежку и для сбора гастролитов далеко от участка гнездования,

подмечено было еще А.А. Кищинским (1968). По наблюдениям (Успенский, Бёме и др., 1962) на участках с горным ландшафтом в весенний период питание птиц разнообразнее, чем на равнинах.

Летний период. Летом в питании тундряной куропатки отмечено 47 видов растений. Поедает она ягоды, цветы, семена и зелень, причем в отличие от белой куропатки — листья ив и берез гораздо реже, чем травы, в том числе и растения горных тундр (рододендрон, камнеломки и др.), не отмеченные у белой куропатки. Ягоды семейства брусничных являются в это время основной пищей. Из трав особенно разнообразны камнеломки (11 видов), гвоздичные, отмечаются и осоковые. В конце лета к ягодам, цветам и зеленым кормам добавляются плоды и семена травянистых растений. Мхи, лишайники встречаются в пище тундряной в это время в небольшом количестве. Животные корма отмечаются очень редко, скорее случайно. Видовой состав кормов в разных частях ареала заметно отличается. На Таймыре в период насиживания птицы кормятся в основном листьями и цветами, мхи и лишайники, отмечаемые весной, отсутствуют. На Кольском полуострове в летней пище тундряной куропатки по сравнению с белой меньше зелени, но больше цветов, ягод, семян. В питании птенцов животная пища имеет важное значение. В июле-августе обнаружены слизни, пауки, клещики, жуки, муравьи, мухи, комары, гусеницы.

В Северном Таймыре рацион разнообразен и предпочитают дриаду (встречаемость 97 %) и иву полярную (93 %), встречаются береза кустарниковая, единично поедаются пушица, мхи и лишайники (Сдобников, 1957).

Видовой состав летнего корма тундряной куропатки в горах Верхоянья довольно обширен. Наиболее предпочитаемые корма - листья и цветочные почки дриады, листья ивы и березы (особенно в период распускания), ягоды, цветки и завязи брусники голубики и водяники, соцветия пушицы, осоки и камнеломки (n=18). В летнем рационе также преобладают виды растений, характерные для горной тундры. В начале лета в рационе кроме ягод и

зелени массово встречаются различные беспозвоночные животные и прошлогодние плоды травянистых растений. Так, в зобе самца тундряной куропатки добытого 2.06.1988 г. в верховьях р. Орто-Сала (890 м н.у.м.), отмечены коробочки с семенами звездчатки – 57 % от общего веса содержимого зоба, и соцветия камнеломки 10 %, цветочные почки березы 12 %, распускающиеся листовые почки ивы 2 % и беспозвоночные животные (личинки и имаго жуков, чешуекрылых, имаго наездника, клопа, цикадки, двукрылых и паука) 19 %. В период массового цветения горнотундровых растений куропатки в большом количестве поедают цветы и соцветия. В середине лета чаще всего используются зеленые корма. Ягоды почти не употребляются, поедаются лишь цветки и листья ягодных растений. Редко встречаются в содержимом зоба и беспозвоночные животные. Практически отсутствует веточный корм. Количество и масса потребляемых птицами плодов и семян меньше, чем в предыдущие месяцы. В начале августа наблюдается увеличение потребления ягодного корма и плодов, семян травянистых и древесно-кустарниковых растений. Грубый корм в конце месяца достигает 30-50 % веса содержимого зоба. Животный корм в исследованных нами зобах взрослых птиц не отмечен. Состав поедаемых растений довольно разнообразен. Чаще всего встречаются колоски с семенами осоки, листья ивы, листья и ягоды голубики.

В первые недели после вылупления птенцов выводки держатся в большинстве случаев по распадкам в лесном поясе, и в их питании доминируют виды растений, характерные для этого ландшафта. В конце лета выводки тундряной куропатки можно встретить во многих местах и, соответственно, в рационе птиц встречаются растения из разных высотных поясов.

В первые дни жизни птенцов основу их питания составляет животный корм. Видовой состав беспозвоночных, потребляемых птенцами, довольно богат. В частности, в зобу пухового птенца недельного возраста, пойманного 28.06.1990 г., было обнаружено 12 видов насекомых (имаго и личинки). У

птенцов старше месячного возраста в рационе чаще всего встречаются листья и ягоды голубики, листья ивы, колоски осоки и плоды астрагала.

Осенний период. Осенью тундряная куропатка поедает ягоды кустарничков, семена трав и зеленые части растений. Веточные корма встречаются довольно постоянно, но всегда в небольшом количестве. Состав семян и плодов травянистых растений осенью достаточно разнообразен, обнаружено 20 видов. Постоянно отмечаются семена ситниковых, маковых, осоковых, лютиковых. Видовой состав ягод тот же, что и летом. Зелень представлена листьями камнеломок, астрагалов, ив и крупки.

На Северном Таймыре главный осенний корм — тот же, что и весной — листья дриады и ивы полярной (Сдобников, 1957).

В Центральном Верхоянье основным осенним кормом служат почки и листья березы, ивы, листья дриады и колоски осоки. Кроме того, в рационе птенцов возрастает роль ягодного корма. В просмотренных 8 зобах чаще встречались и больше всего по объему занимали ягоды водяники. Следует указать, что материал по осеннему питанию представлен лишь сборами 1991 и 1992 гг., когда наблюдался неурожай других ягод. Осенью, как и в низовьях Лены (Капитонов, 1962), куропатки поедают много семян. Беспозвоночные животные в питании в этот период, видимо, не играют существенной роли. Лишь в одном случае в зобу самки, добытой 2.09.1992 г., обнаружен жук долгоносик. Осенний период питания у тундряной куропатки продолжается по нашим данным с середины августа по конец сентября.

Гастролиты. По сравнению с белой куропаткой вес и размеры гастролитов тундряной куропатки меньше. Средняя их масса в желудке 1,7 г, количество их в одном желудке в среднем 92 шт. Диаметр колеблется от 0,9 до 4,9 мм, в среднем 2,6 мм.

В зимний период гастролиты крупнее, их общий вес и количество меньше, чем в другие сезоны года. Весной наблюдается повышение общего веса и увеличение численности камешков. В летнее время их количество достигает максимума (до 412 штук). В этот период используются самые

мелкие камешки и, соответственно, общий вес их невелик. Увеличение веса и размеров гастролитов наблюдается осенью. Независимо от сезона года все обследованные желудки тундряной куропатки содержали то или иное количество камешков. Изменения общего веса, количества и размера содержащихся в желудке камешков зависят не только от их наличия и доступности в природе, но и от состава используемого куропаткой корма.

В качестве гастролитов используются также семена шиповника (встречаемость 58 %), реже – морошки, смородины и можжевельника. Вес их так же как у белой куропатки меняется по сезонам (табл. 21).

Таблица 21

Сезонные изменения количества гастролитов в желудках тундряной куропатки

Гастролиты	Характеристика гастролитов	Зима (январь) n=12	Весна (май) n=24	Лето (июнь-август) n=14
Камешки	Вес, г	1,42±0,36	2,14±0,54	1,52±0,38
	Количество, шт.	41±12	103±29	106±32
	Средний размер, мм	3,0±0,8	2,4±0,6	2,5±0,6
Семена	Вес, г	0,07±0,02	0,51±0,14	0,47±0,14

5.3. Каменный глухарь

В питании каменного глухаря встречается 35 видов растений из 17 семейств, из животного корма – насекомые, паукообразные, моллюски и даже лягушки (Кузьмина, 1977). На Сахалине в зимнем питании каменного глухаря отмечены почки, шишки, концевые побеги лиственницы и ягоды шиповника, в теплое время года – зеленые части растений, ягоды и другие плоды (Мишин, 1960). В смешанных лесах Амурской области и Забайкалья основной зимний корм – брахибласты лиственницы, хвоя сосны и пихты (Баранчеев, 1965; Кирпичев, 1960). Дополнительные сведения по питанию

каменного глухаря в разных участках ареала приведены в ряде работ фаунистической направленности (Дементьев, Шохин, 1939; Павлов, 1948; Нечаев, 1991; и др.).

Питание каменного глухаря в Якутии сравнительно полно представлено в работах О.В. Егорова с соавторами (1959), Г.П. Ларионова (1965), В.И. Перфильева (1975) и Г.П. Ларионова с соавторами (1980). Дополнительные сведения о составе основных кормов находим в работах А.А. Меженного (1957), К.А. Воробьева (1963), Б.Н. Андреева (1974), А.В. Андреева (1980), А.Е. Пшенникова (1991), Д.И. Тирского (2009, 2011). Всего в питании каменного глухаря в Якутии отмечается более 60 видов растений и 19 видов насекомых разных таксономических групп (табл. 22, 23).

Зимний период. Основным зимним кормом каменного глухаря на большей части ареала являются побеги лиственницы (Потапов, 1974; Тархов, 1988).

В Якутии зимой каменный глухарь питается почти исключительно концевыми побегами лиственницы и считается, что такой вид корма в снежный период является, по существу, единственным для вида (Егоров и др., 1959; Ларионов, 1965; Лабутин, Пшенников, 1993; Седалищев, 2000а; Тирский, 2009). Исключением является низовья Омолона, где основной корм каменного глухаря в первой половине зимы – ягоды шиповника (до 80 % сухого веса), а во второй – побеги лиственницы (Андреев, 1980). В прибрежных районах Камчатки основная зимняя пища каменного глухаря – мужские сережки и веточки каменной березы, побеги и почки ив, к которым иногда добавляются почки и побеги ольховника (Аверин, 1948). На Сахалине основной зимний корм каменного глухаря – концевые побеги лиственницы, побеги березы и ивы, ягоды шиповника (Мишин, 1960).

Анализ зимнего питания птиц в Якутии показывает, что побеги лиственницы встречаются во всех исследованных зобах. Массовая доля лиственницы в первой половине зимы составляет 81 %, во второй половине

она вырастает до – 93,7 % и доходит до 95,7 % в весенне-зимний период (табл. 24).

Содержание побегов и почек березы в первой половине зимы составляет 12,7 %, во второй – снижается до 2,3 %, а к весне – сокращается до 1,3 %. В течение всей зимы встречаются побеги с почками ивы, в первой половине зимы поедаются в небольшом количестве побеги и ягоды голубики и брусники, плоды шиповника.

Таблица 24

Питание каменного глухаря в зимний и весенний периоды

Вид корма	Встречаемость и удельный вес кормов по месяцам, %					
	X-XII, n=20		I-IV, n=22		1-12.V, n=6	
	Встре-чаемость	Удельный вес	Встре-чаемость	Удельный вес	Встре-чаемость	Удельный вес
Лиственница, кп	100	83,5	100	93,7	100	95,7
Сосна, хв	5,0	0,01	-	-	-	-
Береза, пб, п	40,0	11,6	13,6	2,3	16,7	1,3
Ольха и ольховник, пб, п, с	5,0	0,01	4,5	0,1	16,7	0,01
Ива, пб, п	30,0	3,2	13,6	1,4	33,3	0,7
Чозения, пб, п	5,0	0,01	-	-	16,7	0,02
Голубика, пб, п	15,0	0,3	4,5	0,2	33,3	0,4
Голубика, ягоды	5,0	0,03	-	-	33,3	0,3
Багульник, пб, л	-	-	-	-	16,7	0,01
Брусника, пб	5,0	0,01	-	-	-	-
Брусника, я	-	-	-	-	50,0	0,21
Шиповник, пл	5,0	0,2	-	-	16,7	0,01
Лапчатка, л	-	-	-	-	16,7	0,01
Осока, ст	-	-	-	-	16,7	0,01
Хвощ, пб	-	-	-	-	16,7	0,01
Грушанка, л	-	-	-	-	16,7	0,01
Пушица, Пб	-	-	-	-	16,7	0,01
Можжевельник, я	15,0	1,1	4,5	1,3	-	-

Если побеги лиственницы составляют основу зимнего питания каменного глухаря во всей территории Якутии, то разнообразие второстепенных кормов во многом зависит от состава конкретной флоры. Например, как показали анализы тропления птиц в центральной части Якутии (самцы n=14, самки n=8) в середине зимы избирательность кормов

следующая: побеги лиственницы – 83,2 %, побеги и почки березы – 10,7 %, прочие корма (побеги ивы, ольховника, голубики, хвоя сосны, плоды шиповника и др.) – 6,1 %. Во второй половине зимы отмечается поедание можжевельника. Хотя частота встречаемости можжевельника в исследованных зобах была не высокой (5 %), у некоторых особей его шишки составляли 80-90 % объема всех кормов, а остальное – побеги лиственницы. Судя по следам, птицы в поисках часто посещают опушки леса, где произрастает этот кустарник, чтобы кормиться его плодами и достают их из под снега.

В Алданском нагорье по данным изучения зобов 12 самцов и 7 самок состав зимнего питания каменного глухаря следующий: массовая доля побегов лиственницы составляет 70,8 %, побегов с почками березы – 4,6 %, прочие корма (побеги ольховника, сережки березы, ивы и ольховника, хвоя ели, сосны и кедрового стланника, плоды шиповника) – 24,6 %. Как показали опыты в вольерах, проведенные в январе-феврале 2012 г (n=21), избирательность кормов самцами каменного глухаря следующая: лиственница (побеги) – встречаемость 66,9 %, береза (побеги с почками) – 33,2, сосна (хвоя) – 32,0 %, тополь (побеги) – 7,1 %.

Сравнение питания птиц, добытых в разных районах Якутии, показывает, что потребление побегов лиственницы с продвижением на север возрастает. Их встречаемость в южной части Якутии составляет 61,1 %, в центральной – 80,0-85,7, в северной – 100 % (табл. 25). Известно, что уже в первой половине зимы в отдельных районах Якутии отмечаются сильные морозы при малоснежье, что требует компенсации возрастающих теплопотерь за счёт потребления большего количества кормов (Егоров и др., 1959; Перфильев, 1975).

Список кормов, потребляемых глухарем в первой половине зимы, включает 9 -13 видов растений (табл.24, 25). Сведения для всей Якутии даны О.В. Егоровым с соавторами, (1959), для южной части - Д.И. Тирским (2009), для центральной – Г.П. Ларионовым (1964) и нами (данная работа). В южной

части территории в отличие от других районов каменный глухарь поедает хвою кедра, ели и лиственницы, сережки березы, довольно высок процент встречаемости ягод голубики. В центральной части Якутии высока встречаемость побегов и почек березы, поедаются семена осоки, побеги ивы и редко – насекомые. В Центральном Верхоянье глухари охотно поедают побеги березы, ягоды шиповника, встречаются побеги с почками и сережками ольховника, а также ветки чозении.

Таблица 25

Питание каменного глухаря в первой половине зимы в разных районах Якутии (частота встречаемости, %)

Вид корма	Якутия (Егоров и др., 1959, n= 56)	Южная Якутия (Гирский, 2009) n= 18	Центральная Якутия		Центральное Верхоянье (наши данные, n= 14)
			Наши данные, (n= 10)	Ларионов, 1964 (n= 28)	
Лиственница, пб	87,5	61,1	80,0	85,7	100
Лиственница, хв	0	33,3	0	0	0
Сосна, хв	0	11,6	30,0	10,7	0
Кедр, хв	0	22,2	0	0	0
Ель, хв	0	5,6	0	0	0
Береза, 142пб, п	19,6	0	40,0	14,3	42,9
Береза, с	0	18,0	20,0	0	0
Ольховник, 142пб, п, с	0	0	0	0	21,4
Ива, 142пб, п	0	0	10,0	0	0
Чозения, 142пб, п	0	0	0	0	18,2
Другие древесно-кустарниковые, п, пб	5,4	0	0	0	0
Багульник, пб	0	0	0	0	7,1
Голубика, я, 142пб	10,7	38,9	30,0	10,7	21,4
Толокнянка, л, пб	0	5,6	0	0	0
Толокнянка, я	21,4	16,7	20,0	0	0
Толокнянка альпийская, я	1,8	0	0	0	0
Водяника, я	7,1	0	0	0	0
Брусника, пб	0	5,6	0	0	7,1
Брусника, я	12,5	11,1	30,0	17,9	42,9
Шиповник, пл	3,6	5,6	20,0	3,4	35,7
Можжевельник, я	0	5,6	10,0	10,7	28,6
Осока, см	0	0	20,0	7,1	0
Насекомые	1,8	0	10,0	3,4	0

Удельный вес кормов в питании каменного глухаря в первой половине зимы в разных районах также несколько различается (табл. 26). Массовая доля веточного корма с продвижением на север возрастает от 77,2 до 96,8 %. У птиц южной и центральной части Якутии отмечается избирательное потребление сережек березы, в центральной и северной частях березовых веток. Ягода встречается в питании каменного глухаря везде, но с продвижением на север потребление её заметно снижается: от 19,4 до 3,2 %

Таблица 26

Доля различных кормов в питании каменного глухаря в октябре-декабре,
% сухой массы

Вид корма	Южная Якутия (Тирский, 2009) n= 18	Центральная Якутия (наши данные) n= 9	Центральное Верхоянье (наши данные) n= 11
Веточный корм	77,2	92,5	96,81
Лиственница, кп	60,1	75,9	87,1
Лиственница, хв	0,6	0	0
Сосна, хв	0,6	0	0
Кедр, хв	4,3	0	0
Ель, хв	3,5	0	0
Береза, пб, п	0	7,5	5,2
Береза, сер	8,1	7,1	0
Ольховник, пб, п, с	0	2,0	1,2
Ива, пб, п	0	0	3,2
Чозения, пб, п	0	0	0,1
Багульник, пб	0	0	0,01
Другие древесно-кустарниковые, п, пб	0	0	0
Зеленые части растений	3,3	0,2	0
Толокнянка, л	0,3	0,2	0
Брусника, л	3,0	0	0
Ягоды	19,4	3,4	3,19
Голубика, я, пб	15,1	0,6	0,2
Толокнянка, я	0,6	0,3	0
Брусника, я	2,9	0,1	0,01
Шиповник, пл	0,6	1,1	2,28
Можжевельник, <u>шишки</u>	0,2	1,3	0,7
Семена	0	3,5	0
Осока, соцв	0	0,2	0
Семена, б.н.о.	0	3,3	0

встречаемости. В южной части Якутии каменный глухарь предпочитает ягоды голубики, а в северной – шиповника. «Зелень» в питании птиц южной части Якутии составляет 3,3 % общего веса всех кормов. В центральной Якутии её доля сокращается до 0,2 %, на севере она практически не встречается. В начале зимы семена растений охотно поедаются лишь в центральной части Якутии.

Места жировок каменного глухаря отличаются постоянством и используются в течение десятков лет (Егоров и др., 1959; Андреев, 1980; Тархов, 1988). Известно, что на таких местах птицы создают своеобразные «сады», где систематически кормятся. Под «садами» подразумеваются участки, где произрастает лиственница, кроны которых в течение многолетнего воздействия глухарями, скусывания верхушечных побегов имеют своеобразную форму и обладают повышенной кормовой продуктивностью. Отмечается также, что глухари влияют на архитектуру отдельно стоящих деревьев (Меженный, 1957), а совместное воздействие птиц и зайцев, особенно в бассейне Вилюя, влияет на образование древостоев с характерной шаровидной кроной на довольно больших площадях (Егоров и др., 1959). Б.Н. Андреев (1974) отмечает спорность такого рода объяснения и считает, что деревья с подобными кронами образуются, скорее всего, от воздействия других факторов (химический состав почвы, излишняя увлажненность и т. п.). Скорее всего, на формирования крон действует и то, и другое.

По расчетам Ю.В. Лабутина и А.А. Пшенникова (1993) формирование тауих насаждений требуют длительного, не менее 20-60-летнего периода. При низкой численности глухари не оказывают формирующего воздействия на кроны и появление «садов». Следовательно, чтобы поддерживать жизнеспособность лиственничных «садов» необходимо долговременное существование на определенной территории птиц, плотность населения которых должна быть довольно высокой.

По исследованиям А.В. Андреева (1980) и С.В. Тархова (1988) в басс. Верхней Колымы и на Охотском побережье такие «сады» формируются среди угнетённого ландшафта лиственничных редколесий. «Сады» формируются при участии самцов-глухарей из тугорослых деревьев, часто на заболоченных участках долин вблизи токовищ. «Сады» позволяют петухам селективно питаться в конце зимы, т. е. поесть наиболее питательные, привершинные ауксибласты лиственниц.

Зимой 1989-1990 гг. на северном предгорье Верхоянского хребта нами были детально исследованы 3 наиболее посещаемые каменными глухарями для кормежки участка. Первый находился на подножье пологого склона в нижнем течении р. Айтакан (левый приток р. Дулгалах, 510 м над ур.м.). Здесь вдоль склона полосой примерно 1 км и протяженностью более 2 км имеются островки густого лиственничного подроста высотой 1-1,5 м послепожарного происхождения. Кормящиеся самцы глухаря встречались здесь во второй половине зимы. Присутствие самок не установлено. При осмотре участка, хотя и было отмечено довольно большое количество объединенных глухарями молодых деревьев, молодняки с густой вследствие деформации поедаями глухаря кроной встречались в основном на участках с изреженным лиственничником и росли на расстоянии от 10 до 300 м друг от друга. Второй участок находился в среднем течении р. Дулгалах (320 м н.у.м.) и состоял из нескольких небольших участков, которые располагались мозаично в прирусловых лиственничниках 1-й надпойменной террасы на протяжении примерно 12 км. Здесь в 1950-70-е годы были проведены сплошнокуртинные рубки. Посещаемые птицами участки не имели ярко выраженного облика «сада». «Кормовые» деревья (далее термины даны по Тархову, 1988), располагались на значительном (100 и более м) удалении друг от друга и лишь изредка образовывали своеобразные группировки. Самки и самцы глухарей встречались здесь в основном поздней осенью. Третий участок расположен в устье р. Кене-Юрех (правый приток р. Дулгалах, 480 м н.у.м.) в заболоченном закочкарённом участке

надпойменной террасы с редкостоем лиственничного молодняка площадью около 4 км² и имел характерный облик «сада». Почти весь молодняк здесь имеет деформированную и густую крону, высотой от 0,4 м до 1 м. При дальнейшем постоянном воздействии со стороны птиц эти деревья могли бы превратиться в типичные «карлики», в трофическом плане наиболее предпочитаемые и ценные (Тархов, 1988). Самцы глухаря (от 2 до 6 особей) встречались здесь постоянно в течение всей зимы. Следы двух самок видели лишь один раз ранней весной. В 1990-1992 гг. на этих участках каменный глухарь в зимнее время не встречался т.к. молодняк лиственницы почти полностью был уничтожен зайцем-беляком, численность которого в эти годы резко возросла. На исследованной территории пиковая численность зайца, отмечена в 1990-1991 гг. и была исключительно высокой. Дальнейшие наши наблюдения показали, что на протяжении 10 и более лет в этом районе «карлики» лиственницы и своеобразные «сады» не образуются. В Верхоянье деревца с характерной деформированной глухарями кроной начали встречаться лишь с 2001 г, а с 2005 по 2010 гг. здесь снова отмечен пик численности зайца-беляка и снова молодняки лиственницы были уничтожены зайцами в первую очередь.

Исследованиями А.В. Андреева (Andreev, 1991a) установлено, что «сады» позволяют петухам селективно питаться в конце зимы, т. е. поедать наиболее питательные, привершинные ауксибласты лиственниц и это, по видимому, тормозит потерю веса, вызванную общим недостатком белка в зимнем питании.

Как было отмечено, образование «парковых» насаждений требуют длительного, не менее 20-60 летнего периода. В связи с тем, что в Верхоянье амплитуда колебания численности зайца-беляка чрезвычайно велика и достигает 2500 крат, а его пиковая численность отмечаются каждые 11- 13 лет (Наумов, 1958, 1963; Соломонов 1973; Соломонов и др., 1996) образование характерных «садов» в данном регионе из-за воздействия зайца, скорее всего, не происходит.

В Верхоянье кормежка глухарей в кронах деревьев отмечалась лишь в наиболее холодные зимние дни, а также в период осенних и весенних перекочевок. Детальные наблюдения показывают, что глухари отдают предпочтение определённым экземплярам деревьев, которые, очевидно, обладают особенными пищевыми достоинствами. Замечено, что птицы наиболее часто кормятся на поврежденных, искривленных и деревьях растущих по опушкам леса.

Размеры потребляемых самцами концевых побегов лиственницы, составляют в среднем 16,0-17,5 мм в длину (максимальная длина кусочков достигает 51,1 мм), 1,5-3,7 мм в диаметре (максимальная 7,6 мм), их масса составляет в среднем $23,3 \pm 2,3$ мг сухого веса. Самка потребляет побеги длиной в среднем 12,6-13,3 мм (максимальная 24,9 мм), 1,1-1,6 мм диаметром (максимальная 3,0 мм) и массой $10,6 \pm 3,8$ мг сухого веса. Размеры побегов соответствуют данным других исследователей (Егоров и др., 1959; Перфильев, 1975; Тирский, 2009). У добытого нами 7.02.2009 г в вечернее время самца количество концевых побегов лиственницы в зобу составило 6268 шт. Следует отметить, что в середине зимы в Якутии число кусочков может достигать до 13500 шт. (Егоров и др., 1959), а общая длина съеденных побегов достигает 140 м (Лабутин, Пшенников, 1993).

Существенных половых отличий в питании птиц не наблюдается. Некоторая разница в питании самцов и самок отмечается лишь в размерах потребляемых побегов лиственницы (рис. 30).

Масса суточного корма для самцов каменного глухаря в северо-востоке Азии, рассчитанная А.В. Андреевым (1980), составляет 338 г сырой или 142 г сухой массы, скорость потребления – 4,96 сухого вещества в час. Нами 7.02.2009 г. в 16 час. 15 мин. в долине среднего течения р. Алдан при среднесуточной температуре - 36°C был добыт самец глухаря весом 3700 г с максимально наполненным зобом, состоявшим исключительно из концевых побегов лиственницы сырой массой 291,3 г (149,7 г сухой). Расчетная величина суточного рациона (Mf) в данном случае составляет 437,4 г сырой

(224,4 г сухой) массы, скорость потребления пищи во время пребывания в лунке (mf) равняется 9,18 г сухого вещества в час. Ю.В. Лабутин и А.А. Пшенников (1993) подсчитали, что за ночевку самец глухаря в отдельные дни утилизирует не менее 450 г сырых или 192 г сухих побегов лиственницы. Следует также заметить, что наиболее наполненный зоб глухаря, добытой в Якутии весил 428 г и содержал также только побеги лиственницы (Егоров и др. 1959). В этом случае суточное потребление пищи этой птицей должно быть не менее 600 г.



Рис. 30. Максимальные и средние размеры побегов лиственницы, потребляемые самцом и самкой каменного глухаря в ноябре-феврале 2010-2012 гг (выборка из 8 зобов самца и 6 самки). Центральная Якутия (Горный, Хангаласский районы, окр. г.Якутска).

В январе-феврале 2012 г нами были проведены опыты (n=6) по установлению величины потребления кормов у 4-летнего самца каменного глухаря (вес 3510 г), содержащегося в вольерных условиях. Установлено, что при средней температуре воздуха -31°C (-36° в ночное и -27° в дневное время) суточный объем потребления побегов лиственницы составляет 585 г сырой или 246 г сухой массы. Эти данные подтверждают выводы

Ю.В. Лабутина и А.А. Пшенникова (1993), что в Якутии, где лиственница зимой является в большинстве случаев, единственным кормом, а климатические условия более суровы, суточное потребление пищи, должна быть больше, чем в других регионах.

Весенний период. Весенний рацион глухаря более разнообразен чем зимой. В зобах больше всего встречаются лиственничные и ивовые побеги с почками, ягоды брусники. На Камчатке в апреле – мае в зобах и желудках самцов обнаружены почки березы, плоды можжевельника, прошлогодние ягоды водяники и брусники, стебли хвоща, листья голубики и жимолости и зеленая травяная масса (Аверин, 1948). На Сахалине преобладают перезимовавшие ягоды брусники, клюквы, можжевельника и соцветия пушицы. Ягоды голубики, клюквы, водяники и семена различных травянистых растений составляют основу летнего корма (Мишин, 1960). В Предбайкалье и Забайкалье каменные глухари поедают брахибласты и ауксисбласты лиственницы, перезимовавшие ягоды голубики и брусники (Измайлов, Павлов, 1975).

В первую половину весны каменный глухарь поедает побеги лиственницы, а временами почки берез (табл. 24). Одновременно птицы начинают склевывать перезимовавшие ягоды и зеленые части растений, значение которых постепенно возрастает. Среди зелени и цветов преобладают соцветия пушицы и осоки. В это время года наиболее разнообразен рацион самок. Например, в Верхоянье в зобу добытой, скорее всего, тетеревицей свежей тушки глухарки, обнаруженной нами вблизи токовища 8.05.1991 г., отмечены 16 компонентов пищи: концевые побеги лиственницы, побеги березы, побеги голубики, сережки березы, листья березы, ивы и багульника, ягода голубики и брусники).

Летний период. Летний корм каменного глухаря разнообразен и главными его составляющими служат семена, цветы, листья и побеги травянистых растений, ягоды, насекомые, листья и побеги древесно-кустарниковых пород. В Предбайкалье и Забайкалье в конце июля каменный

глухарь поедает в основном семена травянистых растений и плоды кустарников (Измайлов, Павлов, 1975). На Сахалине основным кормом служат ягоды брусники, водяники, рябины, клюквы, голубики, плоды можжевельника, соцветия пушицы, колоски осоки, орешки кедрового стланика, стебли и листья травянистых растений. На Камчатке птицы поедают ягоды водяники, брусники, шиповника, листья ив, голубики, травянистых растений, цветы брусники и других растений, а также насекомых (Аверин, 1948).

В Якутии каменный глухарь в летний период использует довольно обширный состав кормов (табл. 27, 28). В его рационе преобладают зеленые части растений, ягоды и беспозвоночные. Видное место занимают семена растений. Веточный корм используется лишь в незначительной степени. Регулярно каменный глухарь потребляет хвою лиственницы (в июле-августе встречаемость 17,9 %, в сентябре – 22,2 %), которая ближе к осени становится преобладающим кормом. Например, у самца каменного глухаря, добытого 27.08.2010 г. в Алданском нагорье, этот вид корма составлял 99,8 % общей массы содержимого зоба (сырой вес 87 г). В Амурской области в сентябре потребление лиственничной хвои за одну кормежку может достигать 200 г (Баранчеев, 1965). Хотя встречаемость побегов хвоща невысокая (в июле-августе 3,6 %, в сентябре – 11,1 %), этот вид корма, судя по объему наполнения зоба, является одним из предпочитаемых. В зобах, где были обнаружены побеги хвоща, они занимали 50-70 % объема корма.

Важное место в питании каменного глухаря играют семена осок и бобовых. Хотя частота встречаемости их довольно высокая (25,0-39,3 %), по объему и доле в общей массе содержимого зоба они незначительны. Беспозвоночные животные взрослыми глухарями поедаются от случая к случаю и в небольшом количестве.

Питание каменного глухаря в летне-осенний период (% встречаемости)

Вид корма	Месяцы и число исследованных зобов			
	Июнь-август n=28		Сентябрь-октябрь n=18	
	Кол-во встреч	%	Кол-во встреч	%
Генеративные органы древесно-кустарниковых растений	1	3,6	1	5,6
Лиственница, см	-	-	1	5,6
Вегетативные части древесно-кустарниковых растений	4	14,3	5	27,8
Береза, пб	2	7,1	-	-
Береза, л	1	3,6	-	-
Ольха и ольховник, л	5	17,9	4	22,2
Лиственница, хв	-	-	2	11,1
Голубика, пб	-	-	1	5,6
Генеративные части травянистых растений и кустарничков	1	14,3	1	5,6
Бобовые, соцв	4	3,6	2	11,1
Хвощ, кор.	2	7,1	2	11,1
Вегетативные части травянистых растений и кустарничков	1	3,6	1	5,6
Бобовые, пб, л	1	3,6	2	11,1
Хвощ, пб	3	10,7	1	5,6
Мышиный горошек, пб, л	1	3,6	-	-
Осока, пб	1	3,6	-	-
Грушанка, л	3	10,7	1	5,6
Багульник, л	3	10,7	2	11,1
Брусника, л	6	21,4	1	5,6
Ягода и плоды				
Брусника, я	17	60,7	6	33,3
Голубика, я	13	46,4	9	50,0
Арктоус, я	2	7,1	-	-
Шиповник, я	2	7,1	2	11,1
Семена				
Розоцветные, сем	1	3,6	1	5,6
Осока, сем	11	39,3	5	27,8
Кровохлебка, сем	1	3,6	-	-
Животные корма				
Насекомые	6	21,4	1	5,6
Мхи	1	3,6	1	5,6

Основные объекты питания каменного глухаря в летний период

Район, источник	Месяцы, число зобов	Основной корм	Второстепенный корм
Восточная Камчатка (Аверин, 1948)		Я - водяника, брусника, шиповник, л- ива, голубика, травянистые растения, цв- брусника и др.	
Сахалин (Мишин, 1960)		Я – брусника, водяника, рябина, клюква, голубика, пл – можжевельник, пушица, осока, см – кедровый стланик, ст - травянистых	
Центральная Якутия (Седалищев, 2000)	лето	См, ст – травянистые растения	Насекомые
Бассейн Вилюя (Андреев, 1974)	лето	Л – чина, пб – вика, голубика, хвощ, соцв – белорыльник, я – свидина белая, голубика, толокнянка, шиповник	Насекомые
Бассейн р.Токко, бассейн ср. теч. р.Вилюй, Верхоянье (Егоров и др., 1959)	лето n=21	См, зеленые части – травянистые растения, я – голубика, пл- шиповник, насекомые	Кп, п - древесно-кустарниковые породы, кп, п – кустарниковая береза, ст – хвощ, галлы – ива, я – княженика, брусника, костяника,
Центральная Якутия (Ларионов, 1964)	лето n=13	См, зеленые части – травянистые растения, я - голубика	Я, л - брусника, клюква, шиповник, красная смородина, насекомые, моллюски, земноводные
Бассейн Лены (Гермогенов, неопубликованные данные)	лето n=14	Пб - лиственница, я - брусника, голубика, толокнянка, зеленые части – травянистые растения, л - толокнянка	Хв- лиственница, л - брусника, голубика, пб –береза
Лено-Вилюйское междуречье (Ларионов и др., 1980)	лето n=25	См, пб – бобовые, осока, горчак живородящий, клевер и др.	Я - брусника, голубика, клюква, толокнянка, пл - шиповник, можжевельник, насекомые

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л – листья, п – почки, хв – хвоя, пб – побеги, пл – плоды, с –серезжки, см – семена, кор – коробочки, я - ягода.

В питании птенцов каменного глухаря в первые недели жизни большое место занимают насекомые. Так, у пухового птенца, пойманного 2.07.1989 г. в Верхоянье, в зобу находились 2 мелкие гусеницы и божья коровка. Из насекомых Якутии в корме глухарят встречаются гусеницы, кобылки, жуки, встречаются стрекозы, слепни, клопы, муравьи, мухи и др. двукрылые (Ларионов, 1964; Ларионов и др., 1991; Перфильев, 1975). Примерно с месячного возраста важное место в питании птиц занимают семена, зеленые части травянистых растений, главным образом бобовых, осок и ягоды. В зобу двухмесячного самца глухаря, добытого 14.08.1993 г. в Центральной Якутии, в зобу обнаружены коробочки, семена осоки, листья и побеги травянистых растений (в основном мышиного горошка), 1 гусеница и ягода голубики (47 шт). В Верхоянье у 2 молодых каменных глухарей, добытых 25.08.1988 г., в зобу преобладали ягоды смородины и голубики, листья травянистых растений, встречались также ягоды арктоуса и листья голубики. На восточной Камчатке в питании птенцов каменного глухаря преобладают насекомые (гусеницы, мошка) и цветы (Аверин, 1948). Известно, что кроме насекомых, молодые птицы поедают прудовиков и лягушек (Ларионов, 1964).

В конце августа - начале сентября рацион глухарей-сеголеток почти такой же, как у взрослых, но то же время сохраняется большее потребление насекомых. Например, у молодого самца, добытого в Алданском нагорье 2.09.2003 г. в 20 час. в зобу (сырой вес 87,0 г) кроме зеленых частей растений (листья грушанки, ольховника, ивы и брусники, колоски осоки, побеги хвоща), ягод (брусника и голубика), плода шиповника обнаружены 7 кузнечиков.

Осенний период. Питание каменного глухаря осенью в разных районах Якутии заметно отличается по времени и во многом определяется установлением снежного покрова. Начиная с августа и вплоть до выпадения глубокого снега в питании глухаря основную роль играют ягоды. По наблюдениям Г.П. Ларионова (1964), по частоте встречаемости и объемной

доле ягоды располагаются в следующем порядке: брусника, голубика, шиповник, красная смородина, толокнянка, клюква, земляника. С установлением снежного покрова доля веточного корма в питании каменного глухаря резко возрастает, а по достижении снеговой толщей мощности 20-25 см, приобретает монопольное положение (Егоров и др. 1959). Анализ зобов каменных глухарей, добытых нами в осенний период показывает, что основным кормом в этот период выступают ягоды голубики и брусники (табл. 27). В тех местах, где произрастает можжевельник, глухари охотно поедают его плоды (Ларионов, 1964). Высока бывает встречаемость семян осоки и хвои лиственницы. В течение осени потребление веточного корма – побегов лиственницы и березы постепенно возрастает. С наступлением холодов в перестают встречаться зеленые части растений, семена и насекомые. Наиболее позднее нахождение мелкой гусеницы в зобу самца каменного глухаря из Южной Якутии отмечено 14.09.2009 г.

Срок перехода птиц на питание веточными кормами растянут со второй половины сентября до конца октября – начало ноября.

Гастролиты. Общая масса гастролитов в желудках самцов каменного глухаря колеблется от 6,86 до 21,04 г, в среднем – 13,99 г (n=93). Средний вес камешков 11,73 г (от 0,01 до 26,6 г), количество их в одном желудке в среднем 59 шт, вес одного камешка 0,15 г (0,02–0,6 г), диаметр от 0,02 до 9,2 мм, в среднем 3,8 мм.

Сравнение массы гастролитов в желудках птиц в разных районах показывает, что наибольший вес камешков отмечается в осенне-зимний, наименьший – летний периоды года (табл. 29). Причем в равнинной части Якутии уже в ноябре отмечается уменьшение массы гастролитов, а в горной – с декабря. Далее снижение веса гастролитов наблюдается в течение всей зимы. Их потеря восполняется лишь в период таяния снега. Количество камешков достигает максимума также в осенне-зимний период. В горах летом отмечается повышение их количества и в летний период, но общая масса из-за небольших размеров незначительна. Средний вес камешков в

горных ландшафтах заметно выше, чем в равнинных, где в качестве гастролитов птицам чаще приходится использовать семена.

Таблица 29

Среднее число гастролитов в желудках самцов каменного глухаря

Район	Месяц	Размер выборки	Среднее количество камешков, шт.	Средняя масса одного камня, г	Средний вес камешков, г	Доля у которых найдены камешки
Верхоянье	февраль	3	68±20	0,12±0,06	16,86±4,67	1,0
	март	6	32±9	0,26±0,07	7,49±2,95	1,0
	май	3	106±31	0,1±0,02	21,04±5,29	1,0
	июнь	4	114±34	0,04±0,01	3,92±1,06	0,9
	сентябрь	11	98±29	0,2±0,03	14,38±3,32	0,7
	октябрь	4	120±35	0,22±0,08	28,76±5,43	1,0
	ноябрь	5	77±23	0,12±0,03	32,54±5,91	1,0
	декабрь	3	85±25	0,19±0,05	23,53±5,04	1,0
	среднее	39	87	0,17±0,05	18,57±7,90	0,95
Центральная Якутия	январь	3	54±16	0,16±0,05	9,29±3,02	1,0
	февраль	5	48±14	0,1±0,02	7,49±2,57	1,0
	март	7	57±17	0,09±0,01	6,86±2,35	1,0
	июнь	3	43±13	0,09±0,01	3,03±1,50	0,8
	август	4	20±6	0,26±0,06	5,44±2,09	0,4
	сентябрь	7	62±18	0,18±0,07	13,18±4,02	0,6
	октябрь	12	131±38	0,15±0,04	22,04±6,33	0,9
	ноябрь	7	87±26	0,2±0,05	19,29±5,27	1,0
	среднее	48	63	0,15±0,05	10,83±5,51	0,84

Сравнение массы гастролитов в желудках птиц в разных районах показывает, что наибольший вес камешков отмечается в осенне-зимний, наименьший – летний периоды года (табл.29). Причем в равнинной части Якутии уже в ноябре отмечается уменьшение массы гастролитов, а в горной - с декабря. Далее снижение веса гастролитов наблюдается в течение всей зимы. Их потеря восполняется лишь в период таяния снега. Количество камешков достигает максимума также в осенне-зимний период. В горах летом отмечается повышение их количества и в летний период, но общая масса из-за небольших размеров незначительна. Средний вес камешков в

горных ландшафтах заметно выше, чем в равнинных, где в качестве гастролитов птицам чаще приходится использовать семена.

Заметные сезонные перемещения, четкая их периодичность и формирование в ряде случаев скоплений птиц убедительно свидетельствуют о важности гастролитов в жизненном цикле каменного глухаря. Например, в Колымском нагорье в многоснежные зимы в феврале-марте наблюдали массовый вылет самцов глухаря на обдуваемые галечные косы в поймах горных рек (устное сообщение А.В.Андреева).

5.4. Обыкновенный глухарь

Питание этого вида изучено наиболее полно в европейской части ареала и несколько меньше – в азиатской. Подробные исследования по питанию обыкновенного глухаря разных районах России проводили С.В. Лобачев и Ф.А. Щербаков (1936), В.П. Теплов (1947), Г.А. Новиков (1952), С.В. Кириков (1952а), О.И. Семенов-Тян-Шанский (1960), М.А. Родионов (1963), М.А. Кузьмина (1968), Н.М. Олигер (1973), Э.В. Ивантер (1974), С.Д. Чибисов (1978), А.Н. Романов (1988). Сведения по питанию глухаря в разных частях ареала приводятся в многочисленных фаунистических работах (Сабанеев, 1875; Фолитарек, Дементьев, 1938; Рогачева, Сыроечковский, 1977; и др.). Всего в российской части ареала в пище глухаря обнаружено 166 видов растений (Кузьмина, 1977).

В зимнем питании обыкновенного глухаря на большей части ареала абсолютно преобладает хвоя сосны (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1977; Потапов, 1985). В лесах, где сосна отсутствует, основу питания глухарей составляет хвоя других хвойных деревьев: пихты (Теплов, 1947) и ели (Семенов-Тян-Шанский, 1959). Иногда хвоя кедра сибирского может оказаться предпочтительнее сосновой (Назаров, Шубникова 1975). Значительно реже птицы поедают побеги, почки и сережки лиственных деревьев (Мензбир, 1900).

Судя по литературным и нашим собственным данным, в Якутии в питание глухаря входит 18 видов растений (табл. 30). Следует отметить, что из-за малочисленности вида его питание изучено крайне слабо, имеются лишь отрывочные сведения на этот счёт (Воробьев, 1963; Андреев, 1974; Ларионов, 1980). Приводимые ниже сведения о кормовых растениях обыкновенного глухаря в Якутии далеки от полноты.

Зимнее питание. Зимой в Якутии, как и в других частях ареала, основным кормом глухаря является хвоя сосны (Воробьев, 1963; Андреев, 1974; Ларионов и др., 1980). Существенных различий в составе корма самцов и самок не выявлено (Романов, 1988), и мы, характеризуя питание глухаря будем говорить сразу об обоих полах. В зобах 8 птиц, добытых в Якутии в середине зимы, отмечено всего 4 вида растений (табл. 31).

Таблица 31

Питание обыкновенного глухаря в зимний период

Вид корма	Встречаемость и удельный вес кормов (ноябрь - январь, n=8)	
	Встречаемость, %	Удельный вес, %
Сосна, хв	100	85,0
Сосна, шишечки	37,5	14,0
Кедр, хв	12,5	0,2
Береза, пб	12,5	0,7
Голубика, я	12,5	0,1

Основным кормом служит хвоя сосны. В заметно меньшем количестве встречаются её шишечки, ещё значительно реже – хвоя кедра сибирского, побеги и почки березы, ягоды голубики. Зоб самца обыкновенного глухаря, добытого в вечернее время 18 января 1991 г. в бассейне верхнего течения р. Виллой (массой без содержимого зоба 3975 г), был наполнен хвоей сосны, её сухая масса составила 105 г (сухой вес). В Финляндии после вечерней кормежки в декабре-феврале в зобу самца содержится около 330-350 г сырой или 139 – 147 г сухой хвои (Андреев, Линден, 1986). По видимому, у глухаря добытого нами, зоб был наполнен не максимально, поэтому мы по нему не

сделали расчет суточной потребности корма. Известно, что взрослые самцы глухаря съедают в среднем 328,7 г сосновой хвои (сухой вес) (Андреев, Линден, 1986).

Следует отметить, что и по нашим наблюдениям, и по опросным данным, обыкновенный глухарь уже в начале сентября переходит к древесному образу жизни. В этом состоит отличие от каменного глухаря, который большую часть года кормится на земле.

Известно, что обыкновенный глухарь крайне избирателен в отношении качества поедаемой хвои. Птицы, как правило, выбирает деревья с меньшим содержанием смолы в хвое (Linden, 1984; Андреев, Линден, 1986).

К сожалению, из-за неполноты материала, судить о питании глухаря в другие сезоны года не представляется возможным, поэтому нами приводятся лишь сведения о наличии тех или иных кормов. В 2-х зобах самцов, добытых в мае, отмечены ягоды брусники и листья, стебли трав. В июле в 4 зобах были обнаружены листья осины, ягоды красной смородины и имаго кобылки, в отдельных случаях - ягоды голубики и земляники (Ларионов и др., 1980). Известно, что в бесснежный период глухарь также поедает ягоды толокнянки и клюквы (Воробьев, 1963). У птенца глухаря пойманного собакой 10 июля 2000 г. в Ленском районе в зобу обнаружены листья голубики, зеленые части травянистых растений (ближе не определены), муравьиные яйца. В зобу птенца, добытого 22 июля 2006 г. в Олекминском районе обнаружены ягоды красной смородины, брусники и голубики, плоды шиповника, листья жимолости и брусники, семена осоки и горца, соцветия купальницы, сережки березы, небольшая зеленая гусеница, фрагменты кузнечиков и крыло стрекозы. Поздней осенью и ранней весной по частоте встречаемости и объему преобладает хвоя сосны, отмечаются ягоды брусники, толокнянки, плоды можжевельника и шиповника, а также грибы (Ларионов и др., 1980). У двух самцов добытых нами 5 сентября 1990 г в бассейне Чиркуо (бассейн Верхнего Вилюя) в зобах обнаружены листья ивы (почти 99 % содержимого), ягоды брусники и голубики. Интересно отметить, что на северо-востоке

европейской части ареала глухари используют листья ивы ушастой и серой для дегельминтизации (Чибисов, 1978).

Известно, что осенью птицы интенсивно собирают гальку и наибольшая масса гастролитов в желудке глухарей отмечается осенью (Потапов, 1987). У самца глухаря, добытого в октябре 2000 г. в Ленском районе, вес камешков составлял 54,6 г. У глухарей на севере Центральной Сибири вес гастролитов составляет 47,5 - 64,6 г (Савченко и др., 2009в). В течение зимы количество и масса камешков в зобах снижается. В середине зимы вес гастролитов в желудках взрослых птиц колеблется от 6,1 до 48,7 г, в среднем 20,3 (n=7). В желудке птенца добытого 22 июля 2006 г. в Олекминском районе вес 3 камешков составлял 0,1 г, семян смородины, шиповника и толокнянки – 3,2 г.

5.5. Тетерев

Питание тетерева хорошо изучено в европейской части России и меньше на востоке ареала. В пределах бывшего СССР наиболее полная характеристика питания птиц дана в работах О.И. Семенов-Тян-Шанского (1960), Э.В. Ивантера (1963), О.С. Русакова (1963), А.П. Никульцева (1968), Н.М. Олигера (1973), М.А. Кузьминой (1968, 1977), Р. Л. Потапова (1985). Кроме того, специальные исследования по составу кормов тетерева представлены в трудах А.Н. Дубровского (1930), С.В. Лобачева, Ф.А. Щербакова (1933), Н.С. Ульянина (1949). Всего в пище тетерева найдено 304 вида растений 58 семейств и разнообразные беспозвоночные животные (Кузьмина, 1977).

Основные сведения по питанию тетерева в Якутии приводятся в работах Г.П. Ларионова (1962), Г.П. Ларионова с соавторами (1980, 1991). Дополнительные материалы имеются в ряде статей и фаунистических сводок (Воробьев, 1963; Косыгин, 1962; Андреев, 1974; Седалищев, 2000). Судя по литературным и нашим данным, в питании якутского тетерева отмечено

более 40 видов растений и 14 видов беспозвоночных животных различных таксонов (табл. 32, 33).

Зимнее питание. Состав зимнего питания тетерева достаточно разнообразен и в пределах территории бывшего СССР зарегистрировано 27 видов растений из 7 семейств. Принципиальную основу зимнего рациона, почти по всему ареалу составляют мужские сережки березы. Только в отдельных районах корм птиц может быть несколько иным. Например, на северо-западе Тянь-Шаня основу зимнего питания тетерева составляет хвоя тянь-шаньской ели (Зверев, 1962), на Кольском полуострове и в Западной Сибири - в значительном количестве поедаются молодые шишечки сосны (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Потапов, 1985, 1987), в Приморской тайге – почки осины, почки и сережки ольховника и плоды шиповника (Шульпин, 1936).

В Якутии основу зимнего питания тетерева составляют сережки берез и нередко встречающиеся молодые шишечки («озима») сосны, реже – побеги и почки лиственницы, сережки ольховника и плоды шиповника (Ларионов, 1962; Ларионов и др., 1980, 1991; Седалищев, 2000). В 1950-1960-е гг. в Центральной Якутии в зимнее питание тетерева существенно дополнялось зернами культурных злаков (38%). В те годы некоторые колхозы практиковали скашивание зерновых на корм скоту, и сложенные на полях скирды привлекали тетеревов (Ларионов, 1962). У птиц, добытых вблизи пашен, зерна культурных растений находили в зобах тетеревов и в последующие годы (Седалищев, 2000). Тетерева отдают предпочтение культурным растениям и в других регионах. Так, в лесостепи Северного Казахстана и Западной Сибири в дополнение к сережкам и веточкам березы птицы потребляют остающиеся необмолоченными на полях зерна пшеницы (Ульянин, 1949; Юрлов, 1960). В Южной Якутии со второй половины ноября в рационе тетерева появляются кедровые орехи. Их число доходило до 60 шт. и они составляли до 70 % содержимого зоба тетеревов (Косыгин, 1963). В Забайкалье зимняя пища тетерева более разнообразна. Кроме сережек и

веточек березы и сосновой «озими» птицы питаются шишками можжевельника, почками и веточками осины, сережками ольхи и побегами черники (Фетисов, 1934).

Сережки березы встречены во всех исследованных зобах (рис. 31) их «удельный вес» составляет 90,5 %, реже встречались сережки ольховника, шишки и хвоя сосны (по 8 %), доля их составляла – соответственно 5,3 и 4,1 %, доля побегов лиственницы и ягод шиповника была незначительна (табл. 34).



Рис. 31. Содержимое зоба тетерева, добытого 03.12.2005 г. в окр. г.Якутск

«Удельный вес» сережек березы зависит от их урожая. Если в Центральной Якутии в «обычные» (т.е. урожайные) годы этот показатель в зимний период достигал 100 % (n=19), то в неурожайные годы их доля снижалась до 50 % (n=6). Сходная картина описана для Западной Сибири (Формозов, 1935) и Кольского полуострова (Семенов-Тян-Шанский, 1960).

Питание тетерева Якутии в разные сезоны года

Вид корма	Встречаемость и удельный вес кормов						
	Летний период (август, n=7, наши данные)		Осенний период (n=12, наши данные)		Зимний период (n=25, наши данные)		Весенний период (n=25, Ларионов и др., 1980)
	Встре- чае- мость, %	Удель- ный вес, %	Встре- чае- мость, %	Удель- ный вес, %	Встре- чае- мость, %	Удель- ный вес, %	Встречае- мость, %
Береза, с, пб, п, л	14,3	13,5	83,3	41,0	100	90,48	44
Лиственница, пб	-	-	-	-	16,0	0,11	4
Сосна, шиш, хв	-	-	-	-	8,0	4,08	
Ольховник, с	-	-	-	-	8,0	5,32	8
Ива, п, пб, л	14,3	0,03	16,7	2,3	-	-	-
Злаки, сем	71,4	21,2	8,3	1,6	-	-	-
Брусника, я	42,9	44,8	75,0	21,4	-	-	52
Толокнянка, я	-	-	8,3	1,0	-	-	28
Шиповник, я	28,6	0,4	16,7	7,2	12,0	0,01	8
Можжевельн.	-	-	8,3	1,8	-	-	-
Осока, соцв, см	42,9	10,5	-	3,1	-	-	8
Прострел, соцв	-	-	-	-	-	-	40
Травянистые сп, пб, л	28,6	0,37	-	15,3	-	-	-
Голубика, л	14,3	2,0	-	-	-	-	-
Хвощ, ст	28,6	4,0	8,3	5,3	-	-	-
Щавель, л	14,3	0,1	-	-	-	-	-
Насекомые	42,9	3,1	-	-	-	-	4

Величина суточного рациона тетерева рассчитана по зобам трех птиц (массой без содержимого зоба: самцы – 1150 и 1230 г, самка – 970 г), добытых в Горном районе в вечернее время 15 февраля 2005 г., при температуре воздуха -32°C . Средний сырой вес их содержимого составил 146,1 г, воздушно-сухой – 89,0 г. Расчетная величина суточного рациона составила 113,4 г сухого веса. Известно, что вес одного зоба в районах с более умеренным климатом достигает 121,9 г сырой массы (Родионов, 1960).

В зависимости от особенностей сезона веточные корма преобладают в питании тетерева с середины – конца сентября до первых чисел – середины мая.

Весенний период. В Якутии основными кормами тетерева в этот период являются ягоды брусники, соцветия прострела и веточный корм (табл. 34). Почти до середины мая у тетеревов сохраняется преимущественно зимний характер питания. В северных частях ареала ведущая роль веточных кормов сохраняется значительно дольше, чем в более южных. Так, на Кольском полуострове веточный корм преобладает в питании тетерева до середины мая. Только в конце этого месяца начинают преобладать ягоды черники, листья и цветы подбела (Семенов-Тян-Шанский, 1960). В Центральной Якутии в период токования большое значение имеют «витаминизированные» корма, такие как соцветия прострела и осоки (Ларионов, 1965). У двух самцов тетерева, добытых на юго-западе Якутии в ночное время 11 мая 1994 г., зобы были наполнены соцветиями пушицы; единично отмечены сережки березы, побеги и листья мышиного горошка, кусочки листьев грушанки и ягода брусники. Позднее, как и в других северных частях ареала, основным кормом птиц становятся ягоды и зеленые части растений. Например, в зобе самца добытого на Средней Лене в середине мая 1995 г наибольший «удельный вес» принадлежал ягодам (60%) и несколько меньше зелени (40%). Следует отметить, что на юге ареала зелень и цветы преобладают в рационе птиц, а ягоды встречаются редко (Ульянов, 1949). Животные корма поедаются, видимо редко. Известен лишь один случай, когда у самки, добытой в мае 1959 г., в пищевode было найдено более десяти дождевых червей (Ларионов, 1962).

Летний период. Видовой состав растительной пищи тетерева в летний период разнообразен. Наиболее часто в пищу употребляются листья и ягоды брусники и голубики, листья осины, соцветия ястребинки, цветочные почки сон-травы, листья манжетки, плоды черемухи, листья клевера и семена осок. В сельскохозяйственных районах важной частью летнего питания становятся

зерна культурных злаков, в особенности пшеницы (Кириков, 1952; Ульянин, 1949; Юрлов, 1960).

Для Якутии данные по питанию тетерева в первой половине летам отсутствуют. В других частях ареала в этот период его основной пищей служат разнообразные зеленые корма (не только травянистые, но и древесные растения), а также цветы. Предпочтение птицы отдают бобовым, розоцветным и сложноцветным, листьям брусничных. Семена и беспозвоночные животные встречаются реже (Семенов-Тян-Шанский, 1959, Ульянин, 1949, Юрлов, 1960 и др.). В Якутии во второй половине лета основу рациона составляют ягоды брусники, семена злаковых, зелень служит лишь дополнением (табл. 35). В зобах птиц, добытых в бассейне Лены (n=8), преобладали ягоды брусники (встречаемость 87,5 %), затем – голубики (50 %) и толокнянки (37,5 %), реже - встречались плоды водяники и можжевельника (12 %). Ягоды с момента их созревания составляют основу питания в большинстве районов распространения вида. В Забайкалье на ягоды приходится до 50% растительных кормов (Фетисов, 1934). Судя по встречаемости, животные корма (42,9 %), играют там важную роль. В других частях ареала животный корм в питании взрослых птиц встречается в течение всего лета и в начале осени. В июне животный корм отмечен у 72,7% птиц, в июле – у 50%, в августе – у 53,8% (Юрлов, 1960). Судя по опросным данным и нашим наблюдениям, в тех районах Якутии, где развито земледелие, тетерев охотно посещает поля с пшеницей и овсом. Охотно поедают тетерева семена диких злаков и осок, часто встречаются плоды бобовых, семена и плоды лютиковых и сложноцветных. Веточные корма летом отмечаются редко и в небольшом количестве (табл. 34).

Из животных кормов в зобах находили кобылок (23%), муравьев (22%), клопов (15%), гусеницы бабочек (30%) (Седалищев, 2000).

В питании птенцов из разных районов есть общие черты: в первые дни жизни они питаются только животной пищей, растения начинают появляться в недельном возрасте, через две недели они составляют несколько меньше

половины содержимого зобов, а с полуторамесячного возраста начинает преобладать. Постепенно разница между питанием взрослых и молодых птиц стирается, и в августе молодые особи переходят на ягоды, и с этого времени пища их уже не отличается от пищи взрослых (Юрлов, 1960). В Якутии в первые дни жизни тетеревята питаются главным образом животным кормом, а с конца июля начинают поедать ягоды (Ларионов, 1962). С конца августа и весь сентябрь выводки тетерева кормятся на ягодниках (Андреев, 1974).

Осенний период. В исследованных автором зобах чаще всего встречались вегетативные и генеративные побеги березы, ягоды брусники, соцветия и семена осоки, побеги с листьями трав. Другие виды кормов встречались реже (табл. 35). В осенний период птицы поедают сережки кустарниковых видов берез чаще, чем древесных, затем ягоды брусники, побеги и листья травянистых, другие корма занимали незначительное место. В Центральной Якутии у 7 добытых в сентябре тетеревов зобы были наполнены главным образом ягодами и почками берез (Ларионов, 1962). В Южной Якутии в октябре птицы питались главным образом голубикой и незначительно почками и сережками березы (Косыгин, 1963).

В других частях видового ареала раннеосенние корма тетерева более разнообразны, чем летом (Кузьмина, 1977). В южных районах в первой половине сентября наблюдается максимальное количество животной пищи, особенно саранчовых и жуков, но к октябрю они почти исчезают. Постепенно сокращается доля ягод, хотя они сохраняются до выпадения снега. Одновременно возрастает количество разнообразных семян и постепенно увеличивается доля веточных кормов. В конце октября в одних частях ареала тетерева основной пищей становятся сережки берез, в других — «ягоды» можжевельника.

Гастролиты. Известно, что у тетерева, несмотря на его способность к дальним перелетам и возможность поиска гастролитов, камешки нередко заменяются твердыми семенами различных растений (Юрлов, 1960, Савченко и др., 2009в). В Якутии камешки встречены во всех исследованных желудках

птиц (n=33). Масса гастролитов была наименьшей в летний период, наибольшей – осенью (табл. 35). Максимум отмечен в ноябре, когда вес камешков в желудке достигал 5,77–6,45 г (n=5). В Центральной Сибири в этом месяце средний вес гастролитов равняется 7,82 г (Савченко и др., 2009в).

Таблица 35

Среднее число гастролитов в желудках тетерева

Сезон года	Размер выборки	Среднее количество камешков, шт.	Средняя масса одного камня, г	Вес камешков, г
Лето	6	21±5	0,05±0,02	0,71±0,18
Осень	10	54±13	0,14±0,04	5,98±1,49
Зима	14	34±8	0,09±0,02	3,93±0,87

5.6. Рябчик

Питание рябчика изучено довольно полно во всем ареале, В силу строго оседлого образа жизни соотношение групп кормов зависит от конкретной флоры исследуемого района (Банников, 1957; Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Формозов, 1976; Bergmann et.al., 1982; Потапов, 1985). В то же время основу зимних кормов составляют всего 4-5 видов древесных растений. На территории бывшего СССР в в питании рябчика найдено 279 видов растений из 64 семейств, животные корма представлены в основном насекомыми, реже пауками и моллюсками (Кузьмина, 1977).

Питание рябчика в пределах Якутии освещено в работах Г.П. Ларионова (1964), В.И.Перфильева (1975) и Ю.В. Ревина с соавторами (1978). Аспекты зимнего питания вида на северо-восточной границе республики разбираются в работе А.В.Андреева (1980). Ряд общих сведений находим в трудах К.А.Воробьева (1963), Б.Н.Андреева (1974) и ряде других работ (Ларионов и др.1980, 1991, Энциклопедия Якутии, 2007, Чевычелов и

др., 2010). Всего в пределах Якутии в рационе птицы отмечено 60 видов растений и беспозвоночных животных (табл. 36, 37).

Зимний период. На большей части ареала рябчик предпочитает кормиться мужскими сережками ольхи (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Формозов, 1976; Потапов, 1985; Swenson et.al., 1995). В восточной части ареала поедается также ива и чозения (Дементьев, Шохин, 1939; Андреев, 1980). Заметно отличается зимнее питание рябчика в Приморье, где кроме березы поедаются побеги и сережки граба, лещины, побеги клёнов, ильма, бересклета, амурский виноград и др. (Нечаев, 1968, 1995).

В Якутии основным зимним кормом рябчика служат мужские сережки и концевые побеги ольховника (табл. 38, 39). Несколько меньше встречаются сережки березы и ивы. В незначительном количестве встречаются ягоды (брусника, толокнянка, смородина и др.), побеги хвоща, коробочки багульника, семена лиственницы, злаков и осок. В Центральном Верхоянье основа зимнего питания – почки и сережки березы, а ольховник имеет второстепенное значение (Ларионов, 1964). В устье р.Леписка (долина средней Лены) главные корма – это сережки ольховника и почки березы (Ревин и др., 1978). В.И. Перфильев (1975) в качестве основного зимнего корма птиц Якутии выделяет побеги и почки березы и ивы, вершины побегов и сережки ольховника.

В Южной Якутии основным кормом рябчика служат сережки ольховника, дополнением идут побеги с листовыми почками этого растения, в меньшей степени употребляются побеги, почки и сережки березы (табл. 40). Питание птиц в Центральной Якутии более разнообразно. Наряду с сережками ольховника птицы постоянно поедают побеги и почки березы. В Верхоянье главным компонентом питания рябчика остаются сережки ольховника, берёза потребляется в меньшей степени. На Колыме состав основных кормов менее разнообразный. В нём доминируют цветочные почки ивы и сережки ольховника. В целом в зимнем питании рябчика в Якутии, как

и во многих других частях ареала, основным кормом выступают сережки, концевые побеги и почки ольховника и в несколько меньшей степени –

Таблица 38

Питание рябчика по сезонам года в Якутии

Вид корма	Встречаемость и удельный вес кормов							
	Летний период (n=17)		Осенний период (n=18)		Зимний период (n=41)		Весенний период (n=6)	
	Встречае- мость, %	Удельный вес, %	Встречае- мость, %	Удельный вес, %	Встречае- мость, %	Удельный вес, %	Встречае- мость, %	Удельн. вес, %
Веточный корм	11,8	6,5	83,3	21,3	100	98,97	100	74,4
Лиственница, хв	0	0	16,7	0,2	0	0	0	0
Береза, п, пб	0	0	38,9	0,2	17,1	6,6	50,0	14,4
Береза, с	0	0	5,6	0,5	24,4	9,3	33,3	19,0
Ольховник, с	0	0	22,2	1,9	68,3	61,27	50,0	47,7
Ольховник, пб, п	0	0	16,7	2,2	51,2	21,7	50,0	0,1
Рябина, п	0	0	0	0	0	0	16,7	0,8
Тополь, пб	11,8	6,5	5,6	2,0	0	0	0	0
Ива, с	0	0	0	0	24,4	0,1	0	0
Ива, п, пб	0	0	11,1	7,7	0	0	0	0
Зеленый корм	94,1	49,5	52,9	17,3	2,4	0,1	16,7	0,9
Шиповник, л	11,8	0,1	5,6	1,8	0	0	0	0
Грушанка, л	35,3	18,2	0	0	0	0	0	0
Береза, л	52,9	9,6	5,6	2,1	0	0	0	0
Ива, л	17,6	1,1	0	0	0	0	0	0
Травы ср, пб, л	41,2	9,7	11,1	0,2	0	0	0	0
Голубика, л	23,5	2,4	0	0	0	0	0	0
Брусника, л	11,8	0,9	5,6	0,1	0	0	0	0
Толокнянка, л	0	0	5,6	0,01	0	0	0	0
Хвощ, ст	11,8	1,1	11,1	0,03	2,4	0,1	0	0
Щавель, л	0	0	0	0	0	0	0	0
Папоротник, пб	29,4	2,1	0	0	0	0	16,7	0,9
Цветы, ср	17,6	1,0	5,6	1,2	0	0	0	0
Лишайник, таллом	0	0	5,6	0,03	0	0	0	0
Ягода	47,1	30,1	88,9	39,0	4,9	0,02	33,3	16,6
Брусника, я	41,2	18,2	88,9	38,01	0	0	16,7	0,7
Голубика, я	17,6	10,8	11,1	5,1	2,4	0,01	16,7	8,3
Толокнянка, я	0	0	22,2	12,1	0	0	0	0
Шиповник, я	0	0	11,1	5,3	0	0	0	0
Смородина, я	0	0	11,1	5,9	0	0	0	0
Водяника, я	5,8	2,1	0	0	0	0	0	0
Рябина, я	0	0	0	0	2,4	0,01	0	0
Семена	35,3	11,8	55,6	22,3	2,4	0,01	16,7	8,1
Мох, кор	5,8	1,0	5,6	0,6	0	0	16,7	8,1
Бобовые, кор	5,8	1,1	5,6	0,03	0	0	0	0
Хвощ, кор	29,4	1,2	11,1	6,7	0	0	0	0
Лиственница, сем	17,6	8,6	22,2	5,2	0	0	0	0
Осока, соцв, см	29,4	1,1	11,1	0,29	0	0	0	0
Злаки, сем	0	0	16,7	9,48	2,4	0,01	0	0
Насекомые	41,2	2,1	5	0,1	0	0	0	0

Встречаемость кормов в питании рябчика Якутии в разные сезоны года

Вид корма	Встречаемость кормов, %														
	Летний период				Осенний период				Зимний период				Весенний период		
	Наши данные (n=17)	Ларионов, 1964 (n=25)	Ревин и др., 1978 (n=18)	Перфильев, 1975 (n=51)	Наши данные (n=18)	Ревин и др., 1978 (n=26)	Ларионов, 1964 (n=27)	Перфильев, 1975 (n=141)	Наши данные (n=41)	Ревин и др., 1978 (n=13)	Ларионов, 1964 (n=35)	Перфильев, 1975 (n=57)	Наши данные (n=6)	Ревин и др., 1978 (n=17)	Ларионов, 1964 (n=10)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Веточный корм	11,8	4,0	33,3	78,4	83,3	46,2	44,4	46,1	100	100	100	100	100	100	80
Лиственница, хв, пб	0	0	0	0	16,7	23,1	0	0	0	0	0	0	0	23,5	0
Береза, п, пб	0	4,0	33,3	0	38,9	15,4	33,3	46,1	17,1	46,2	100	84	50,0	88,2	80
Береза, с	0	0	33,3	78,4	5,6	15,4	33,3	17,8	24,4	46,2	100	26,2	33,3	88,2	80
Ерник		0	0	0	0	0	3,7	0	0	0	0	0	0	0	10
Ольховник, с	0	0	16,7	35,2	22,2	30,8	7,4	7,0	68,3	92,3	33	14	50,0	58,8	0
Ольховник, пб, п	0	0	16,7	19,6	16,7	30,8	0	28,2	51,2	92,3	33	70	50,0	58,8	0
Рябина, п	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	16,7	0	0
Тополь, пб	11,8	0	0	0	5,6	0	0	0	0	0	0		0	0	0
Ива, с	0	0	27,8	68,6	0	19,2	0	14,1	24,4	61,5	2,9	21	0	58,8	0
Ива, п, пб	0	0	27,8	0	11,1	19,2	0	38,3	0	61,5	0	78,7	0	58,8	0
Голубика, л	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10,5	0	0	0
Зеленый корм	94,1	24	55,6	58,8	52,9	23,1	14,8	50,9	2,4	0	0	0	16,7	23,5	0
Шиповник, л	11,8	0	0	0	5,6	0	0	0	0	00	0	0	0	0	0
Багульник, л	0	0	0	50,9	0	0	0	50,9	0	0	0	0	0	0	0
Рябина, л	0	0	0	35,2	0	0	0	8,4	0	0	0	0	0	0	0
Грушанка, л	35,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Береза, л	52,9	0	33,3	19,6	5,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ива, л	17,6	0	0	23,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Тополь, л	0	0	11,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ольховник, л	0	0	16,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Травы ср, пб, л	41,2	24	33,3	0	11,1	23,1	3,7	0	0	0	0	0	0	23,5	0
Голубика, л	23,5	0	0	49,0	0	0	0	16,8	0	0	0	0	0	0	0
Брусника, л	11,8	0	55,6	58,8	5,6	0	0	22,7	0	0	0	7	0	0	0
Толокнянка, л	0	0	0	35,2	5,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Продолжение табл. 39

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Хвощ, ст	11,8	0	0	27,5	11,1	0	7,4	12,7	2,4	0	0	0	0	0	30
Щавель, л	0	0	0	21,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Папоротник, пб	29,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	0
Осока, ст	0	0	0	7,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Цветы	17,6	0	0	43,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Черемуха, цв	0	0	0	11,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Брусника, цв	0	0	0	15,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Осока, соцв	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Синюха, цв	0	0	0	23,5	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0
Шиповник, цв	0	0	0	19,6	0	0	0	4,2	0	0	0	0	0	0	0
Цветы, ср	17,6	0	0	0	5,6	0	0	0	0	0	0	0	0		0
Ягода	47,1	72	61,1	74,4	88,9	73,1	74,1	0	4,9	19	17,1		33,3	35,3	70
Брусника, я	41,2	32	55,6	70,4	88,9	7,6	74,1	0	0	19	17,1	3,5	16,7	23,5	70
Голубика, я	17,6	12	0	49,0	11,1	11,5	11,1	0	2,4	17,8	0	10,5	16,7	0	0
Толокнянка, я	0	4	0		22,2		11,1	0	0	8,4	0	17,5	0	0	30
Шиповник, я	0	0	0	23,5	11,1	15,4	3,7	0	0	7	0	28	0	23,5	10
Смородина красная, я	0	4	5,9	74,4	11,1	11,5	0	0	0	17,8	0	21	0	5,9	0
Свидина белая, я	0	0	0	0	0	52,0	0	0	0		0		0	0	0
Черемуха, я	0	0	0	19,6	0	0	0	0	0	5,7	0	3,5	0	0	0
Боярышник, я	0	0	0	27,5	0	0	0	0	0	8,4	0	7	0	0	0
Можжевельник, я	0	0	0	0	0	11,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Земляника, я		12	0	0	0	0	0	0	0			7	0	0	0
Водяника, я	5,8	0	0	29,4	0	0	0	0	0	8,4	0		0	0	0
Рябина, я	0	0	0	35,2	0	15,4	0	0	2,4	16,8	0	14	0	0	0
Клюква, я	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
Семена	35,3	32	11,1	35,2	55,6	52,0	3,7	8,4	2,4	15,4	0	5,3	16,7	17,6	30
Багульник, кор	0	0	0	29,4	0	0	0	8,4	0	0	0	10,5		0	0
Бобовые, кор	5,8	0	0	0	5,6		0	0	0	0	0	0	0	0	0
Хвощ, кор	29,4	0	11,1		11,1		0	0	0	0	0	0	0	0	0
Лиственница, сем	17,6	0	0		22,2	23,1	0	0	0	15,4	0	0	0	0	0
Ель, см	0	0	0	0	0	19,2	0	0	0	0	0	0	0	5,9	0
Осока, соцв, см	29,4	0	0	15,6	11,1	0	0	0	0	2,8	0	7	0	0	0
Злаки, сем	0	20,0	0		16,7	0	3,7	0	2,4	0	0	0	0	0	0
Древесные, сем	0	24,0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30

Продолжение табл. 39

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Споровые растения	5,8	0	0	13,7	11,1	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	0
Мох, кор	5,8	0	0	7,7	5,6	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	0
Лишайник, тал	0	0	0	11,7	5,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Насекомые	41,2	80	38,9	49,0	5	15,4	11,1	0	0	0	0	0	0	5,9	0

Зимнее питание рябчика в разных районах Якутии

Вид корма	Встречаемость и удельный вес кормов							
	Южная Якутия (n=20)		Центральная Якутия (n=26)		Верхоянье (n=12)		Колыма (n=73, Ревин и др., 1978)	
	Встречае- мость, %	Удельный вес, %	Встречае- мость, %	Удельный вес, %	Встречае- мость, %	Удельный вес, %	Встречае- мость, %	Удельный вес, %
Береза, п, пб	20,0	6,6	18,8	33,4	33,3	0,6	0	0
Береза, с	30,0	9,3	18,8	8,8	58,3	6,2	0	0
Лиственница, пб	0	0	0	0	8,3	0,1	0	0
Ольховник, с	80,0	62,3	56,3	39,6	75,0	91,4	47,8	41,3
Ольховник, пб, п	30,0	21,6	18,8	0,6	66,7	1,7	0	0
Рябина, я	10,0	0,1	0	0	0	0	0	0
Ива, с	10,0	0,1	25,0	4,9	0	0	0	0
Ива, п	0	0	31,3	11,2	0	0	100	47,1
Ива, пб	0	0	31,3	1,3	0	0	97,5	11,6
Голубика, я	0	0	6,3	0,1	0	0	0	0
Хвощ, ст, кор	0	0	6,3	0,1	8,3	0,1	0	0

березы. Отличительная особенность птиц населяющих восточную периферию ареала (басс. Колымы) состоит в существенном использовании в пищу цветочных почек древесных видов ивы (*Salix sachalinensis*, *S. Schwerinii*, *S. rorida*, *S. pentandra*). Следует отметить, что далее к востоку, например, на Сахалине основным зимним кормом рябчика также служат почки ивы наряду с серёжками ольховника (*Alnus frutikosa*), березы (*Betula*) и частично ягодами шиповника (Мишин, 1960). В низовьях Омолона рябчики кормятся в основном на ивах и чозениях (*Chosenia*), причём очень часто в стаях (Swenson et.al., 1995).

Величина суточного рациона рябчика рассчитана по массе максимально наполненного зоба рябчика, добытого в вечернее время 8 февраля 2002 г в Центральной Якутии при температуре воздуха -42°C . Воздушно-сухой вес содержимого зоба равен 43,4 г, рацион состоял из сережек ольховника (80 % массы) и почек березы (20 %), расчетная величина суточного рациона равняется 48,3 г сухого веса. Полученный показатель совпадает с данными, полученными в долине Омолона (басс.Колымы) где указанная величина составляет 49,9 сухого вещества г/сут (Андреев, 1980 б).

Весенний период. В весенний период основной питания рябчика остается веточный корм. Постепенно он заменяется перезимовавшими ягодами брусники, листьями и побегами травянистых растений и кустарничков. Видовой состав весеннего питания существенно различается в разных частях ареала. Например, в Лапландском заповеднике главный весенний корм рябчика – побеги черники, иногда листья кислицы (Семенов-Тянь-Шанский, 1960), а на Алтае – ветреница (Цвеленьев, 1938).

В Якутии птицы весной предпочитают побеги, почки и сережки березы, роль сережек ольховника снижается или вообще сходит на нет (табл. 39). При этом встречаемость сережек берёзы и ольховника может быть одинаковой, но по абсолютной массе первый вид корма (серёжки берёзы) значительно преобладает (табл. 39). Около четверти объема весеннего питания рябчика составляют ягоды брусники, семена трав и незначительно – зеленые части растений. В небольшом количестве рябчик поедает полевой хвощ. В мае его встречаемость достигает 22 % (Егоров, Кривошеев, 1965). В весенне-летнем питании доминируют сережки березы и ивы, ягоды брусники и красной смородины, в несколько меньшем количестве поедаются листья и почки брусники и багульника (Перфильев, 1975).

Летний период. Половина всей массы летнего питания приходится на зеленые и сочные корма, среди которых больше 25 % занимают ягоды, 11,8 % приходится на семена, 6,5 % – на веточные корма и 2,1 % составляют насекомые. По данным других авторов, изучавших питание рябчика в Якутии, встречаемость кормов заметно варьирует и зависит от района, где собирался материал: зеленые части растений – от 24,0 до 94,1 %, ягода – от 47,1 до 72,0 % и насекомые – от 38,9 до 80,0 % (Ларионов, 1964; Перфильев, 1975; Ревин и др., 1978). В устье р. Леписка (долина средней Лены) основу летнего питания рябчика составляют зеленые корма, особенно побеги хвощей, а также беспозвоночные животные (Ревин и др., 1978). В Центральной Якутии встречаются листья тополя душистого, которые в других районах не отмечены (Ларионов, 1964). В отдельных местах среди

ягод наиболее предпочитаемым является красная смородина (Перфильев, 1975). Следует отметить, что эту смородину охотно поедают рябчики в бассейне Колымы (устное сообщение А.В. Андреева).

В июле основу питания птенцов рябчика составляют насекомые и их личинки, например, гусеницы бабочек, различные двукрылые и жуки (Перфильев, 1975). Кроме насекомых птенцы кормятся соцветиями и семенами трав. Например, у птенца рябчика, найденного погибшим 14 июля 1990 г в Верхоянье, в зобу обнаружены имаго мухи, множество конечностей насекомых, коробочки мха, соцветия осок. В августе животный корм продолжает играть важную роль. Так 16 августа 2003 г. в зобах двух молодых птиц, добытых в Алданском нагорье, соотношение насекомых, соцветий и семян трав было равным, т. е. каждого по 33,3 %. В Центральной Якутии в конце лета количество кобылок в отдельных зобах может достигать 45 и более экземпляров (Ларионов, 1964). На западной периферии видового ареала в августе потребление животного корма птенцами рябчика достигает 88% объема корма, тогда как у взрослых в это время она не превышает 2 % (Bergmann et.al., 1982). С появлением ягод (смородина, голубика, брусника) птенцы начинают поедать их, а ближе к осени они становятся основным в рационе.

Осенний период. В этот период года практически половину объёмной массы кормов составляют ягоды, почти в равной пропорции встречаются семена лиственницы, зелёный и веточный корма и в меньшей степени – животные (табл. 39). Из ягод чаще всего рябчик поедает бруснику, масса которой составляет 38 % от общего веса всех кормов. В урожайные годы отмечается усиленное потребление семян лиственницы, достигающих до 38,3% встречаемости (Перфильев, 1975), а в басс. Колымы иногда 100 % (Кречмар и др. 1978; Андреев, 1980). По нашим данным весьма значимым видом предзимнего корма рябчика являются семена хвойных - лиственницы и ели (15 %). Следует отметить, что в подтайге Центральной Сибири четко прослеживается корреляционная зависимость между упитанностью

рябчиков, наличием жировых отложений и урожаем семян, в частности, ели (Савченко, 2005). В устье р. Леписка (долина средней Лены) рябчики предпочитают семена и ягоды свидины белой, охотно поедают ягоды рябины, красной смородины и голубики, а также семена ели и ольхи (Ревин и др., 1978). Со второй половины сентября в зобах начинают встречаться почки и побеги березы (Ларионов, 1964). Переход на зимние корма связан с заморозками. Так в теплую и длительную осень 2011 г. осенний тип питания сохранялся до конца октября. У добытых в эти дни птиц (n=2) в зобах обнаружены ягоды брусники (90% всего содержимого) и веточный корм (10%). В предыдущем 2010 г. была ранняя осень, и веточный корм преобладал в питании рябчика уже в конце сентября - начале октября (n=15).

Гастролиты. В качестве гастролитов используются мелкие камни семяна шиповника. Число камешков в одном желудке колеблется от 1 до 100 и более штук (в среднем 36), вес - от 0,01 г до 4,38 г (в среднем 2,1 г). По данным В.И. Перфильева (1975) средний вес камешков в желудках рябчиков из Якутии составляет 2,7 г. Вес одного камешка равняется в среднем 3,2 мг, максимальный - до 49 мг, диаметр в среднем 2-3 мм (n=62).

На средней Лене зимний тип питания сохраняется с середины октября до середины апреля, весенний – с середины апреля по середину мая, летний – с середины мая по конец июля, осенний – с начала августа до середины октября (Ревин и др., 1978).

5.7. Дикуша

Питание дикуши изучено крайне слабо и отражено в небольшом числе работ (Капланов, 1938; Воробьев, 1954; Юдаков, 1972; Андреев, 1990а; Исаев, 2008). Более подробно характер питания и сезонная смена кормов описаны А.В. Андреевым и Ф. Хафнером (Andreev, Hafner, 1998; 2011).

В одиннадцати исследованных зобах и желудках дикуш, добытых в разные сезоны года в Якутии, обнаружен ограниченный состав кормов: ель

аянская – 63 % встречаемости, ель обыкновенная – 45 %, лиственница – 9 %, брусника – 45 %, голубика – 36 %, водяника – 27 %, смородина – 27 %, хвощ – 9 %, осока – 18 % (Перфильев, 1975).

Зимний период. Сведения по зимнему питанию из разных районов ареала показывают, что основное место в питании азиатской дикуши составляет хвоя темнохвойных пород – аянской ели и белокорой пихты (табл. 41). На территории Якутии в зимний период в рационе дикуши доминирует хвоя аянской ели. Реже встречается хвоя сибирской ели. Птицы также поедают верхушки хвоща, торчащего из-под снега (Воробьев, 1963; Перфильев, 1975). Судя по результатам прямых наблюдений и опросным данным, в Алданском нагорье в зимний период основным видом корма дикуши является хвоя аянской ели. Отмечено, что птицы часто кормятся на одних и тех же «кормовых» деревьях высотой около 10-12 м, обычно объедая ветки, растущие в срединной части кроны. В приречных лиственничных лесах среднего течения Алдана птицы предпочитают кормиться на одиноко стоящих елях (рис. 32).

По наблюдениям А.В. Андреева (1990) в Хабаровском крае дикуши также выбирают одиноко стоящие деревья аянской ели и кормятся в средней части кроны, на концах ветвей, «состригая» хвоинки от внутренних частей ветки к наружным. Хвоинки скусываются не полностью, так что на ветке остаётся их нижняя часть, составляющая от 1/5 до 1/3 начальной длины. Замечено, что в течение всего года, чаще в холодное время, дикуши посещают в поисках камешков выворотни, а осенью и в конце зимы — обочины лесных дорог.

Весенний период. Весной дикуши держатся преимущественно в ельниках, в питании продолжает преобладать хвоя аянской ели. Охотно посещают проталины, где поедают листья и перезимовавшие ягоды брусники, верхушки мха (*Pleurosium schreberi*) и листья грушанки. После появления хвои на лиственнице дикуша начинает усиленно питаться ею.

Таблица 41

Питание дикуши в разных районах ареала

Сахалин	Амурская область	Уссурийский край	Якутия	Сихота-Алин	Хабаровский край
Почти единственными кормом дикуши во все сезоны года является хвоя пихты (n = 11, Мишин, 1959)	<u>Бассейн р. Селемджи</u> С августа по май основным кормом является хвоя белокорой пихты; хвоя аянская ель поедается в меньшей степени (Юдаков, 1972). <u>Верховья р.Бекин.</u> В апреле-мае исключительно хвоя аянской ели (устное сообщение А.С. Никонорова, по: Потапов, 1985)	<u>Оз. Кизи.</u> В августе основной корм – хвоя лиственницы и пихты, ягод – брусника, черника, морошка. Зимние экземпляры из <u>нижнего Амура</u> – исключительно хвоя пихты (n = 11, Воробьев, 1954)	Зимой питаются хвоей аянской и обыкновенной елей, используя в качестве добавки верхушку хвоща, торчащего со снега (Воробьев, 1963) У двух из шести добытых по р.Силигили во второй половине ноября, в зобах оказалось поровну аянской и обыкновенной ели. Ягоды были обнаружены у дикуш добытых в осеннее время и в начале зимы. В ноябре –хвоя лиственницы даурской, ягода голубики и семена осоки. Хвоя преобладает над всеми другими кормами, составляет до 80 % содержимого каждого зоба (n = 11, Перфильев, 1975)	В летнее время – главным образом брусника и меньше хвоя белокорой пихты (n = 3, Капланов, 1938)	Основная пища – хвоя пихты (Росляков, 1985)

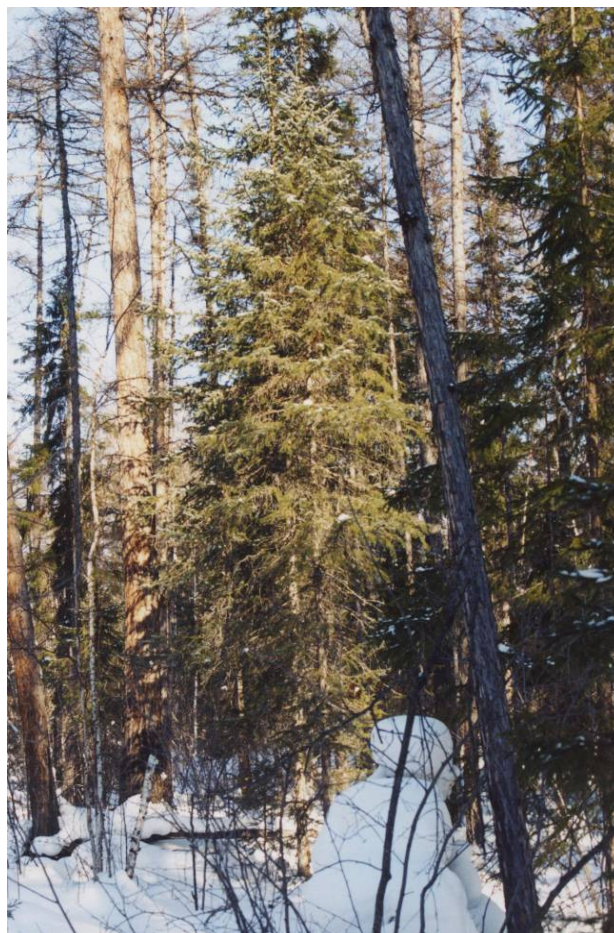


Рис. 32. «Кормовая» ель. В прибрежных лиственнично-еловых (с елью сибирской) лесах дикуша кормится на одиноко стоящих деревьях аянской ели. Устье р. Улахан-Джюнюкян (среднее течение р.Алдан). Март 2004 г.

Летне-осенний период. Весь июнь и начало июля дикуши питаются преимущественно верхушками мха и листьями брусники, в меньшей степени – хвоей аянской ели и лиственницы. Ни разу не было замечено питание хвоей сибирской ели (Потапов, 1985). По наблюдениям в летне-осенний период дикуши хорошо поедали ягоды и листья брусники, коробочки зелёных мхов, побеги хвоща. Встреченные нами на деревьях дикуши охотно кормились хвоей лиственницы. При вспугивании птиц с земли поднимались на близ растущее дерево (береза, сосна и др.) и вскоре перелетали на растущую поблизости лиственницу и начинали кормиться её хвоей.

В летне-осенний период, судя по прямым наблюдениям, основными компонентами питания дикуши являются хвоя лиственницы, листья и ягоды брусники, стебли и листья разнотравья. Отмечены также случаи поедания

стеблей хвоща, коробочек мха, листьев шиповника и багульника, из трав - семян злаков - пырея, лисохвоста и плодов вики. Птицы часто посещают муравейники, поедая муравьев и их личинок. Хвоя аянской ели в этот период употребляется не часто.

В вольерных условиях основу питания дикуши также составляли хвоя лиственницы, листья и ягоды брусники. В несколько меньшей степени птицы поедали ягоды голубики, смородины и морошки. В течение всего безморозного периода дикуши охотно поедали всех предложенных насекомых - муравьев, кузнечиков и жуков.

Суточная активность дикуши в зимний период описана А.В. Андреевым (1990) в Комсомольском районе Хабаровского края. Температура воздуха в январе изменялась от -24° до -32°C . Дневная активность дикуши начинается в утренних сумерках при освещенности около 5-7 лк и заканчивается примерно при такой же освещенности вечером. Птицы проводят в снежных лунках 14-15 ч, а в кронах елей, около 9-10 ч. Установлено, что из 9,5 ч светлого времени дикуша бывает активной в общей сложности в течение 4 ч (16,7 % суточного бюджета времени). Остальное время она пребывает как бы в полусонном состоянии, укрывшись среди еловых ветвей близ ствола.

По нашим наблюдениям в вольерных условиях уже в конце октября птицы большую часть времени проводят в покое и период сна или отдыха занимает у них до 85 % суточного бюджета времени.

5.8. Выводы

1. Всего в питании тетеревиных птиц Якутии отмечено 208 видов растений и 46 видов животных. В животной пище абсолютно преобладают беспозвоночные, только в одном случае в питании каменного глухаря отмечена лягушка. Основу рациона тетеревиных птиц Якутии составляют

массовые и легкодоступные корма растительного происхождения, животные корма играют более существенную роль в питании птенцов.

2. Зимний рацион белой куропатки в континентальной части Якутии формируют несколько видов ив и берез. На арктических островах кроме ивы зимой поедаются вегетативные части зеленых растений. В континентальной тундре основным кормом белой куропатки служат побеги кустарниковых ив, в таежной полосе наряду с ивой и чозенией употребляются кустарниковые виды берез, голубика и ольховник. В зимний период у тундряной куропатки отчетливо выражена пищевая избирательность: предпочтение отдаётся подснежным кормам — листьям травянистых растений и кустарничков, ягодам, семенам. Каменный глухарь в снежный период питается почти исключительно концевыми побегами лиственницы. Основой зимнего питания обыкновенного глухаря служит сосновая хвоя, реже встречаются её зимующие шишечки. Основу питания тетерева в холодное время года составляют сережки березы и в несколько меньшей степени её концевые побеги и почки. Основной зимний корм рябчика – мужские сережки ольховника, а также его побеги и листовые почки. В меньшей степени употребляются побеги березы и ивы. На востоке ареала зимнее питание рябчика может полностью состоять из цветочных почек ивы и веток чозении. Для дикуши в снежный период основным и даже единственным видом корма служит хвоя ели аянской. В целом зимний период питания тетеревиных птиц в юго-западной части республики длится 170-180 дней, в Центральной Якутии – 180-200 дней, в горах Верхоянья – 230-240 дней, в арктических тундрах – 230-250 дней.

3. Питание тетеревиных птиц в теплое время года отличается высоким разнообразием употребляемых в пищу видов растений. Его основу составляют «зеленые корма», семена и ягоды. Беспозвоночные животные — важная добавка к этому рациону. В начале лета к последнему добавляются цветы, а позднее – плоды и семена травянистых растений. Характер питания

птенцов тетеревиных птиц Якутии имеет много общих черт с питанием птенцов тетеревиных птиц в других частях Евразии.

4. Хотя видовой состав кормов тетеревиных птиц в разных районах Якутии заметно варьирует, общий характер питания и сезонные его изменения довольно сходны: в зимние месяцы поедается веточный корм; весной к нему добавляются перезимовавшие под снегом ягоды и зеленые листья кустарниковых и травянистых растений; летом наибольшее значение имеют зеленые части растений, к которым в период цветения добавляются цветы, а позднее плоды и семена травянистых растений; в конце лета и осенью в массе поедаются ягоды и семена нового урожая, составляющие одну из основных групп кормов. Животный корм в питании взрослых участвует довольно редко.

5. В отличие от других частей Евразии у тетеревиных птиц наблюдается ещё более узкая специализация в отношении зимнего корма: каменный глухарь питается почти исключительно концевыми побегами лиственницы, тетерев – сережками березы, дикуша – хвоей ели аянской.

6. Наряду с сезонными изменениями состава употребляемых в пищу растений изменяется и содержание гастролитов в желудках тетеревиных птиц. Их масса минимальна летом, возрастает к осени и достигает максимума в начале зимы (ноябрь). К весне она постепенно снижается. По годам средняя масса гастролитов также различается и зависит в первую очередь от погодных (снежных) условий. Обитающие в горных ландшафтах популяции белой и тундряной куропатки в отличие от равнинных популяций используют гастролиты (в виде камешков) в течение всего года. Заметные локальные перемещения и формирование скоплений крупных видов тетеревиных птиц (каменный глухарь, глухарь и тетерев) объясняется в ряде случаев именно поисками гастролитов.

Глава 6. РАЗМНОЖЕНИЕ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ

Время гнездования птиц в северных широтах весьма ограничено и жестко регламентируются природно-климатическими условиями, к тому же отличающимися своей непредсказуемостью (Данилов, 1966; Андреев, 1980, 1989; Зимин, 1987; Рябицев, 1993). Говоря о размножении тетеревиных птиц Якутии, следует отметить, что этот вопрос остается слабо изученным. Более подробно исследована гнездовая биология белой куропатки в Нижнеколымской тундре (Кречмар и др., 1991; Андреев, 1989). Также репродуктивная биология тетеревиных птиц изучена в Центральном Верхоянье (Исаев, 1994). Некоторые сведения по размножению белой и тундряной куропаток в тундровой части Якутии приводятся в работе В.И. Перфильева (1975). По лесной зоне имеются лишь отрывочные данные (Воробьев, 1963, Андреев, 1974, Перфильев, 1975, Ларионов и др., 1980, 1991). Размножение дикуши, тетерева, глухаря и рябчика в пределах Якутии изучено на сегодня по прежнему крайне слабо.

6.1. Белая куропатка

Хронология брачной активности птиц зависит от географического расположения района обитания. Начало весеннего возбуждения самцов в южной тундре отмечается в середине апреля. На севере Западной Якутии в лесотундре Анабара (71° с.ш. 114° в.д.) разгар токования самцов наблюдается в период с 25 мая – по 5 июня, южнее в бассейне Вилюя – 20-28 мая (63° с.ш. 121° в.д.). На сопредельном на плато Путорана (Красноярский край) интенсивные брачные демонстрации самцов отмечались почти в те же сроки, что и в лесотундре Анабара – с 27 мая по 6 июня (Рогачева и др., 2008). На Северо-Востоке Якутии в низовьях Колымы разгар токования наблюдается 20 мая – 10 июня (69° с.ш. 160° в.д., Кречмар и др., 1990), в горах Центрального Верхоянья – 10 мая – 5 июня (63° с.ш. 139° в.д.). Следует

отметить, что и в тундрах, и в горах высокий уровень брачной активности самцов наблюдается не только в период ухаживания и спаривания, но и во время откладки яиц вплоть до начала насиживания.

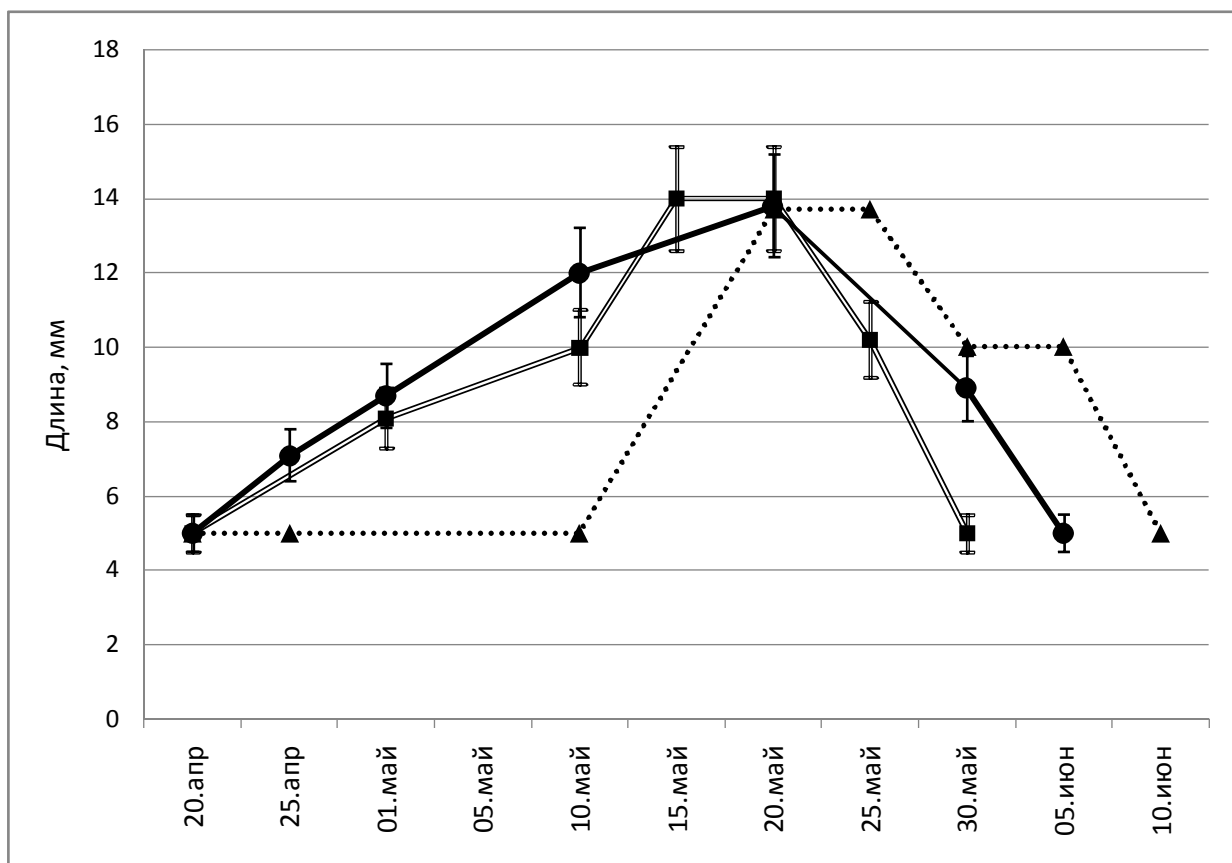


Рис. 33. Изменение размера семенников белой куропатки

- - Южная Якутия (n= 23, наши данные, 57°с.ш. 125°в.д.)
- - Центральное Верхоянье (n= 89, наши данные, 64°с.ш. 131°в.д.)
- ▲ - Хромо-Индибирская тундра (n= 221, Перфильев, 1975, 71°с.ш. 147°в.д.)

Изменение веса семенников самца в разных частях Якутии показывает, что с продвижением на север сроки их максимального развития сдвигаются на более позднее время, а период наибольшего развития гонад становится более продолжительным (рис. 33). В лесной зоне семенники куропаток достигают максимального развития к середине мая, а в тундре – к концу мая – началу июня. Сравнение динамики увеличения величины семенников самцов в географически удаленных районах показывает, что на одной и той же широте максимальных размеров они достигают почти в одно и то же

время. Например, у птиц, обитающих в Южной Якутии (рис. 33) и Северном Казахстане (Ульянин, 1949), расположенных на близких широтах (57° и 54° с.ш.), но удаленных по долготе (125° и 68° в.д.), максимального развития гонады достигают в начале мая. Вероятно, изменение уровня брачной активности белой куропатки, зависят от широты места обитания, в меньшей – от долготы. Это хорошо согласуется с положением о том, что рост гонад и циклы размножения птиц умеренных и высоких широт, включая белую куропатку, находится под стогим фотопериодическим контролем (Дольник, 1975, 1977; Ильичев, Карташев, Шилов, 1982; Stokkan, 1988).

Вместе с тем, расположенные на одной широте территории могут заметно различаться ландшафтно-климатическими особенностями. Например, на высотах осевой части Верхоянского хребта (900-1000 м н.у.м.) лето наступает на месяц позднее, чем в предгорьях и прилежащих равнинах ландшафтов. Тем не менее, токование белой куропатки на сравниваемых территориях начинается в те же сроки, что и во всей лесной полосе Якутии, что свидетельствует о контролирующей роли фотопериода. Пик брачной активности вида на осевой части наблюдается несколько позднее, а продолжительность его короче. Таким образом, существенной разницы в сроках начала размножения «горных» и «равнинных» куропаток нет. Близость сроков размножения птиц в горных и в равнинно-таежных областях обеспечивается мозаичностью ландшафтно-климатических условий в горах, т. е. возможностью гнездиться на участках с более ранним снеготаянием и наступлением вегетационного периода (открытые долины рек, мезосклоны южной экспозиции). Как видим, с увеличением высоты местности «запаздывания» сроков размножения не происходит. То же самое отмечается в горах и для других птиц (Бёме, 1968).

Основные элементы этологии самцов в период брачной активности однотипны во всём ареале вида (Михеев, 1948; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Юрлов, 1960; Watson, Jenkins, 1964; Воронин, 1978, 1979; Потапов, 1985, 1987). Некоторое межгодовые различия в элементах полового поведения

птиц можно объяснить общим состоянием популяции в тот или иной год (Andreev, 1988). Так, довольно ощутимые отличия наблюдаются в активности самцов в годы высокой и низкой их численности, что обусловлено изменениями размера индивидуальных территорий, и, возможно, структуры популяции. Известно, что увеличение плотности птиц приводит к увеличенной агрессивности поведения самцов (Matthiopoulos et.al., 2003). Такое поведение справедливо для тундровой, лесотундровой зоны и для гор Центрального Верхоянья. По наблюдениям В.И. Перфильева (1975), в лесной зоне брачный период куропаток протекает спокойно, драки самцов почти не наблюдаются, и лишь распределение птиц по гнездовым участкам проходит при некотором увеличении активности петухов. Во время токования самцы довольно часто садятся на деревья, причем, как правило, выбирают самые высокие на данном участке.

На территории Якутии, особенно в таежной её части, куропатки из года в год часто используют одну и ту же гнездовую территорию, т.е. проявляют гнездовой консерватизм. В тундровой части такого, скорее всего, не наблюдается. По утверждению ряда авторов такое явление более характерно для умеренных широт, где белая куропатка ведёт более оседлый образ жизни (Воронин, 1978; Потапов, 1985; Schieck, Hannon, 1989). Известно, что у широко распространенных видов с продвижением на север привязанность к территории, как правило, снижается (Рябицев, 1993). Наблюдение В.В. Тарасова (1997а,б) свидетельствуют о том, что и у белой куропатки выражена тенденция к снижению уровня территориального консерватизма с продвижением на север. Вблизи северного предела ареала вид проявляет себя как более лабильный.

Размер занимаемого одним самцом гнездового участка колеблется по годам и природным зонам, зависит от общей численности птиц, качеств биотопа и его емкости (Михеев, 1948; Воронин, 1979). Например, в Большеземельской тундре размер гнездового участка колеблется от 0,23 до 3,7 га (Воронин, 1979). В тундрах низовий Колымы (долина р. Коньковая) в

1981–1982 гг. в период спада численности в гнездовой период встречалось 11-23 пары на 1 км² (Кречмар и др., 1991) Следовательно, размер участка составлял 0,4-0,9 га. В Нижнеколымской тундре показана чёткая корреляция между величиной гнездового участка и запасом на нём ранневесеннего корма самок — числом кустов ивы (Andreev, 1988).

В таежной зоне размеры гнездовых участков зависят в основном от характера биотопа, в котором они располагаются. Так в редкостойных лиственничниках в бассейне Нижней Лены весной 1984-1986 гг., в период низкой численности птиц самцы куропаток встречались через 1-2 км и более, а на марях вблизи озер петухи токовали через каждые 100-300 м. Размеры гнездовых участков зависят также и от плотности населения птиц. Так в долинах рек северного макросклона Центрального Верхоянья в годы спада численности птиц размер гнездового участка колеблется (n=98) от 2 до 10 га (4,2±1,1 га), а в годы пика численности он не превышает 1-3 га (устное сообщение З.З. Борисова).

Расположение, устройство и размер гнезда куропаток Якутии практически не отличаются от описываемых в литературе (Михеев, 1948, 1952, Воронин, 1978, Алексеев, 2012 и др.).

Размеры яиц (n=186) в длину составляют 42,8±4,2 (38,5–47,0) мм, в ширину – 30,6±4,7 (29,0–38,4) мм. Масса свежих яиц (n=22) 21,8±1,9 г (19,3–23,1). Величина полной кладки колеблется от 5 до 13 шт., составляя в среднем 8,0±2,2 яиц (n=48).

Распределение найденных гнезд белой куропатки в Верхоянье (n=37) таково: лиственничный лес – 17, опушка лиственничного леса – 6, ивняк – 4, ерник – 3, марь – 3. По одному гнезду было найдено в чозеннике, распадке, вблизи наледи и на склоне горы.

На осевой части Верхоянского хребта из 14 обнаруженных гнезд 3 находились на участках склона горы крутизной до 30°. Причем одно из найденных гнезд располагалось на месте прошлогоднего. Для куропаток такое явление, видимо, довольно редкое (Alison, 1976).

В тундровой зоне белая куропатка устраивает гнезда по большей части между невысоких кочек пушицы и выстилает их тонким слоем ветоши. Реже, встречаются гнезда на плоских кочках, поросших по бокам травянисто-кустарничковой растительностью (рис. 34, Перфильев, 1975). В Колымской тундре чаще всего куропатки гнездятся среди невысоких кустов ивы (устное сообщение А.В.Андреева).



Рис. 34. Самка белой куропатки в гнезде. Дельта Лены. Июнь 2000 г.
Фото Ю.Н. Софронова

В лесной зоне (светлохвойные леса) гнезда птиц располагались под кустами, валежником или у стволов деревьев. Некоторые гнезда, найденные на открытых участках, располагались в углублении моховой дернины, между кочками и один раз – на кочке среди увлажненного участка (n=17).

Наиболее крупные кладки наблюдается в годы нарастания и высокой численности птиц (табл. 42). В равной степени это касается тундровых колымских и горных верхоянских популяций. Эти данные подтверждают предположение о том, что физиологическое состояние птиц в период нарастания и в годы пика численности наилучшее (Воронин, 1979) и по

наблюдениям Р.Н. Воронина (1979), успех инкубации в Большеземельской тундре обычно составляет 92,8-100 %, а в отдельные годы всего – 71,4 %. Большой отход яиц автор объясняет прессом хищников, что отчасти было связано с отсутствием леммингов.

Таблица 42

Межгодовые колебания размеров величины кладки белой куропатки в низовьях Колымы и Центральном Верхоянье

Год	Низовья Колымы (Кречмар и др., 1991)			Центральное Верхоянье			Фазы цикла (изменение численности)
	M±m	Lim	n	M±m	Lim	n	
1978	11.4±1.0	10—13	7	-	-	-	Нарастание
1979	11.3±2.0	8—15	9	-	-	-	Пик
1980	8.9±1.3	7—12	17	-	-	-	Начало спада
1981	8.9±2.1	7—12	9	-	-	-	Спад
1982- 1984	9.0±2.2	5—12	13	-	-	-	Депрессия
1985	8.3±1.2	6—10	8	-	-	-	Начало нарастания
1986	11.3±1.5	9—13	8	8,0±2,5	5-10	4	Нарастание
1987- 1988	-	-	-	8,5±3,0	7-13	11	Пик
1989	-	-	-	8,2±3,0	5-11	5	Спад
1990- 1991	-	-	-	7,5±1,5	6-9	7	Депрессия

В тундрах Якутии процент вылупления птенцов в гнездах белой куропатки составляет 75-86,9 % (Перфильев, 1975). В таежной зоне выход успех инкубации несколько выше. В 5 гнездах, найденных в лесной зоне, из 42 содержащихся в них яиц в 38 птенцов (90,5 %) благополучно вывелись. В самом конце периода насиживания и в первые десять-пятнадцать дней после вылупления птенцов особую опасность представляют возвраты холодов (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Воронин, 1978; Потапов, 1985). др., 1982). Кроме того, судя по литературным данным (Перфильев, 1975, Кречмар и др., 1991) и нашим наблюдениям величина кладок в тундре выше, чем в лесной зоне.

Продолжительность периода инкубации белой куропатки составляет, по нашим наблюдениям, 21-22 дня, что вполне согласуется с литературными данными (Семенов-Тян-Шанский, 1960, 1974; Павлов, 1968; Ивантер, 1968; Воронин, 1978). Режим инкубации изучен нами в гнезде с 7 яйцами, найденном 18 июня 1990 г. в северном предгорье Центрального Верхоянья. До вылупления птенцов (23 июня) самка в сутки покидала гнездо в среднем 3 раза (2-6), длительность прогулок составила в среднем 8,5 (2-28) мин. Общая продолжительность отсутствия птицы в гнезде за сутки составляла 32 мин. Чаще всего самка покидала гнездо в вечерние и утренние часы. При этом отмечается четкая зависимость числа отлучек со временем захода и восхода солнца. Такая же зависимость утренних и вечерних отлучек со временем захода и восхода солнца была отмечена у тетерева (Долбик, 1964). В последние два дня насиживания продолжительность отлучек птицы сокращается до 23 мин. в сутки. В находящемся под наблюдением гнезде птенцы появились 23 июня в 4 часа утра. В полдень следующего дня выводок (7 птенцов и самка) был встречен в 20 м от гнезда. Вес птенцов (n=2): 13,4 и 13,7 г.

В целом режим инкубации белой куропатки подробно изучен О.И. Семеновым-Тян-Шанским в Кольском полуострове (1974, 1983), А.В. Андреевым (1989) в колымской тундре и наши наблюдения вполне соответствуют их данным. Это подтверждает мнение о том, что режим инкубации куропаток имеет много общего даже у географически удаленных популяций (Воронин, 1978).

В Нижнеколымской тундре вылупление птенцов наблюдается с 25 июня по 10 июля (Воробьев, 1963; Кречмар и др., 1990), в хромоиндигирской тундре оно начинается с конца I декады июля (Перфильев, 1975). В северотаежной подзоне дружное появление птенцов отмечается в III декаде июня (Воробьев, 1963), в Центральном Верхоянье – 25-30 июня (Исаев, 1994). В среднетаежной подзоне вылупление птенцов наблюдалось: в бассейне Вилюя – 20-28 июня (Андреев, 1974), в Центральной Якутии – 18-

26 июня (наши данные); в Южной Якутии на Олекмо-Чарском нагорье – 5-10 июня (Воробьев, 1963). Из приведенных данных видно, что если в среднетаежной подзоне наблюдается довольно дружное появление птенцов (в течение 5–8 дней), то для зоны тундры и северотаежной подзоны сроки начала откладки яиц и вылупления птенцов менее стабильны. Такое явление объясняется, скорее всего, тем, что для северных районов характерны заметные годовые изменения погодного режима, которые влияют на сроки гнездования птиц (Семенов-Тянь-Шанский, 1960, 1974). Кроме того, на растянутость гнездования влияет разнокачественность самок, выходящих из зимовки (Андреев, 1989). По утверждению некоторых исследователей, сезонные физиологические ритмы куропаток не строго закреплены генетически, а их «пусковые механизмы» в значительной мере корректируются ходом фенологических явлений (Воронин, 1979). В целом же, сроки начала гнездования птиц в большинстве своем связаны с приуроченного времени появления птенцов к периоду, наиболее благоприятному для их выкармливания (Лэк, 1957), в частности, ко времени массового появления насекомых. Такое наблюдается и в Якутии, где даты вылупления птенцов синхронизируется с сроками массового появления насекомых (Винокуров, 1979). Однако в Колымской тундре у белой куропатки такой связи не наблюдается и скорее всего связано со временем цветения голубики и брусники. Их цветки птенцы куропаток едят в случае недостатка или отсутствия насекомых (устное сообщение А.В. Андреева)

В среднетаежной подзоне Якутии выводки белой куропатки чаще всего встречались в богатых насекомыми участках (сырые опушки лугов, мари, разнотравный лес), где держались до 1-1,5-месячного возраста. Такое же наблюдается в лесотундре (Андреев, 1974, Перфильев, 1975, наши данные).

В неблагоприятные годы в популяциях белой куропатки наблюдается частичное негнездование особей. В отдельные годы доля прохолоставших птиц может составлять до 40 % (Воронин, 1979). В Центральном Верхоянье в годы пика численности куропаток (1987-1988 гг.) доля негнездящихся птиц

составляла около 30%. В течение всего летнего периода встречались стаи холостых самцов, состоявшие из 3-6 особей. В год спада численности птиц (1989 г.) 12,4% самцов не имели индивидуального гнездового участка, а в годы депрессии (1990-1991 гг.) холостых птиц мы не наблюдали.

В тундрах и горах белые куропатки предпочитают гнездиться в увлажненных кочкарниково-кустарниковых местообитаниях. Тяготение к гнездованию на открытых местах свойственно и популяциям птиц лесной полосы. Так, в бассейне Вилюя реки белая куропатка селится почти исключительно на водораздельных болотах и водораздельных плато, в верховьях притоков Вилюя (северная окраина бассейна) – в северотаежных заболоченных редкостойных лиственничниках с зарослями голубики, багульника, брусники и клюквы (Андреев, 1974). На других равнинных территориях Якутии куропатка при гнездовании также избегает сомкнутых лесных насаждений.

Весовой рост птенцов белой куропатки на осевом участке Верхоянского хребта и в Хромо-Индибирской тундре протекает в схожем ритме (табл. 43, рис. 35). Следует отметить, что в отличие от расположенных западнее регионов в первые 20 дней птенцы в тундрах и горах Якутии растут медленнее, нагоняя вес на 40 день развития (рис. 35, табл. 43). Ближе к осени, рост молодых птиц несколько замедляется. Сеголетки, добытые в лесотундре Нижней Лены в первых числах октября, весили на 40-60 г меньше, чем взрослые особи ($n=42$), тогда как в таежной зоне, они к этому времени достигают уже веса и размеров взрослых особей ($n=24$).

Сравнение роста птенцов в условиях Центрального Верхоянья (табл.43) и выращенных в неволе (Андреев, 1990б) показывает, что скорость линейного роста массы (dW) в первом случае составляет 8,5, во-втором 10,5 г/сут. Периоды T_1, T_2 и T_3 в естественных условиях показывают на замедление в росте (соответственно в 10, 6 и 2 дн.). Замедленный рост выводковых птиц в природных условиях связана, скорее всего, индивидуальной опытностью самок и самцов в вождении выводка и по

Весовой рост птенцов белой куропатки в различных участках ареала, г

Возраст, дни	Центральное Верхоянье, наши данные (n=54)	Хромо-Индигирская тундра, (Перфильев, 1975)	Мурманская обл. (Семенов-Тянь-Шанский, 1960)	Большеземельская тундра, (Воронин, 1978)	Ленинградская обл., (Родионов, 1960)	Северо-западная Россия, (Михеев, 1948)
1	13, 4	14	-	13	12	15
5	21	22	-	-	-	26
10	-	30	-	45	-	40
15	-	44	60	-	-	-
20	49	46	100	116	175	70
30	148	166	180	216	-	200
40	328	290	280	-	-	320
50	400	402	370	451	-	420
60	-	525	480	-	430	550
70	530	-	550	617	-	-
80	-	-	500	-	-	-
90	600	-	600	699	590	-
100	-	650	-	-	-	-
120	-	-	-	-	620	-

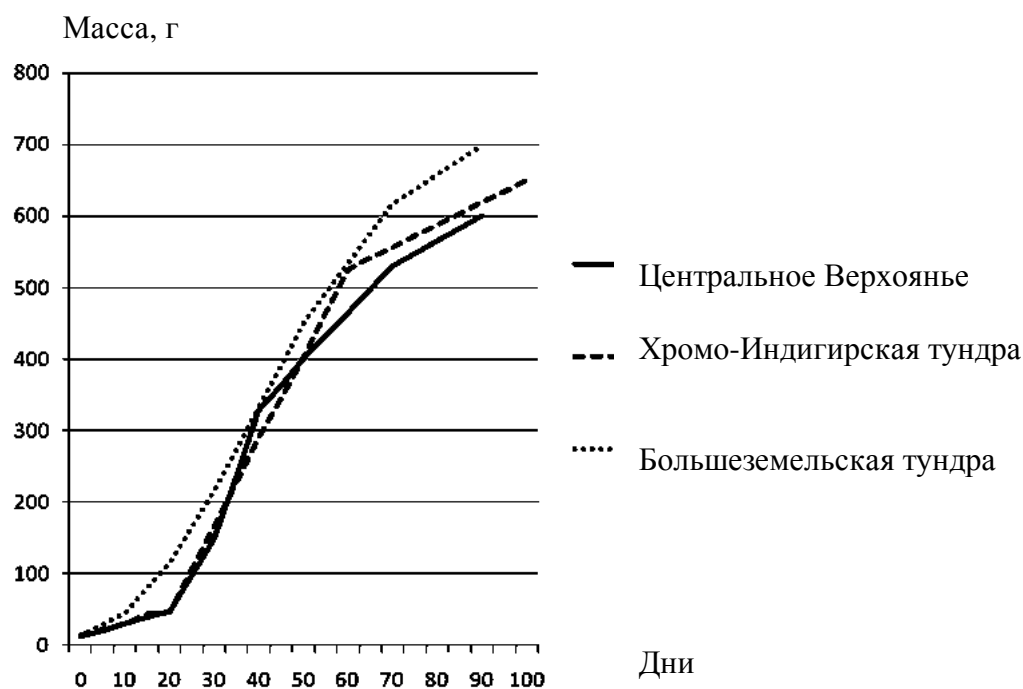


Рис. 35. Рост птенцов белой куропатки в Центральном Верхоянье, Хромо-Индигирской (Перфильев, 1975) и Большеземельской (Воронин, 1978) тундрах.

наблюдениям А.В. Андреева (1990б) повышенным расходом энергии на двигательную активность и терморегуляцию.

Следует отметить, что в равнинной части средней тайги Якутии изначально интенсивный рост птенцов позволяет им уже в возрасте 20-25 дней достичь массы 86-100 г (n=13). Затем рост их протекает менее динамично. Это указывает, по-видимому, что у птенцов здесь меньше, чем в северной тайге расходование энергии на двигательную активность и терморегуляцию.

Наибольший отход птенцов белой куропатки приходится на первые 10-15 дней роста. В.И. Перфильеву (1975) удалось проследить за выводком птенцов в тундровой зоне Якутии от вылупления до достижения ими полумесячного возраста. За это время из одиннадцати птенцов погибло три, причем все – в первые пять дней жизни. Судя по опросным данным, в Колымских тундрах в 2007 и 2008 гг. к августу в выводках сохраняется менее 50 % птенцов. Это зависит от леммингового цикла и возраста родителей (устное сообщение А.В. Андреева). Отход птенцов в таежной зоне Якутии, по-видимому, меньше чем в тундре. Осенние маршрутные учеты (августовские), проведенные нами в 2004 -2012 гг. в среднем течении р. Алдан (среднетаежная подзона), показали, что выживаемость птенцов различна по годам и достигает в среднем 68 %.

6.2. Тундряная куропатка

Образ жизни тундряной куропатки в период размножения во многом сходен с таковым белой, только брачная активность самцов за исключением времени начала весеннего возбуждения (в середине-конце апреля) приходится на более поздние сроки. Фенология периода размножения корректируется, как и у белой куропатки погодными условиями весны (Watson,1965, Weeden,1969). Это выражается в различиях сроков гнездования по годам.

В начале брачного сезона непродолжительное токование самца можно услышать лишь в дневные часы, а несколькими днями позже – в утренних сумерках. В этот период большинство птиц держится в разнополых стаях. Количество особей в группах самок колеблется от 2 до 8 ($n=24$, в среднем $4,5 \pm 1,3$), самцов – от 3 до 28 ($n=31$, в среднем $6,1 \pm 2,4$).

Разбивка на пары завершается во второй половине мая. Причем в отличие от белой куропатки установление гнездовых территорий происходит в несколько поздние сроки, и зависит от сроков схода снегового покрова. Размеры гнездовых участков варьируют в довольно широких пределах – от 2 до 20 га и более, в среднем $7,3 \pm 2,3$ га ($n=42$). Величина гнездовой территории зависит от общей численности птиц и качества биотопа («гнездопригодности»). Наиболее характерными местами гнездования в Анабарской тундре являются горные тундры (хребет Прончищева), арктические и кустарничковые подзоны (Воробьев, 1963). В Колымской тундре северная граница гнездования совпадает с северным пределом произрастания кустарничковой ивы (Кречмар и др., 1991). В горах тундряная куропатка держится преимущественно в тундровом и подгольцово-кустарниковом поясах, в лесной зоне – только на склонах гор на границе распространения редкостойных лиственничников. Брачный период тундряной куропатки начинается в апреле, но наиболее активно самцы токуют в середине мая.

Детальные наблюдения за брачным поведением птиц проведены нами в Центральном Верхоянье на участке, где часть птиц гнездилась в пределах лесного пояса. Здесь сторожевыми постами территориального самца служили верхушки лиственниц (рис. 36). В безлесных тундрах самцы охраняют свои участки, сидя на высоких кочках. Во время установления границ участков между петухами нередко происходят продолжительные бои на земле. Позднее конфликты принимают ритуальный характер и заканчиваются



Рис.36. Самец тундряной куропатки. Центральное Верхоянье. Июнь 1991 г.

мирным путем. Часто соседствующие самцы совершают параллельные токовые полеты или патрулируют установленную ранее границу, завершая наземную «дуэль» посадкой на вершину дерева. Позами угрозы петуха являются наклоны головы на вытянутой шее вверх и вниз в сторону противника, при сильном же возбуждении у самца на темени поднимаются перья, широко раскрывается клюв, голова пригибается вниз и удерживается в таком положении некоторое время. Подобная перед началом атаки поза у тундряной куропатки о-ва Элсмир описана Макдонольдом (по: Потапов, 1985), в Альпах – Глютцем фон Б. и др. (Glutz et.al., 1973), в Скалистых горах - П.А. Джонсгардом (Johnsgard, 1973) и другими. В тех случаях, когда одна из птиц оказываются ближе разрешённого расстояния, один из соперников устремляется на другого в атакующем полёте. Преследуя соперника, петух проделывает в полёте довольно сложные пируэты. Поведение и позы петуха, ухаживающего за самкой, сходны с описываемыми в литературе (Михеев, 1948; Потапов, 1985). Спаривание наблюдается обычно в утренние часы (в 5-

б ч.), реже - в дневное время. Максимальное развитие семенников самца отмечается в конце мая - начале июня. В эти дни регулярно слышны брачные позывы самок.

В литературе отмечается, что у тундряной куропатки выражена склонность к полигамии (Потапов, 1985). На севере Аляски установлено, что один петух может на своей территории иметь до трех самок (Bart, Earnst, 1999). В ходе наших наблюдений установлено, что самец тундряной куропатки может спариваться не только с несколькими самками своего вида, но и с самкой белой куропатки, случайно залетевшей на гнездовую территорию. Территориальные конфликты между самцами двух видов куропатки отмечаются крайне редко. Первым обычно нападает самец тундряной куропатки, схватки бывают короткими, жестокими и заканчиваются «побегом» петуха белой.

В целом, поведение самцов в период брачной активности описано рядом исследователей (Андреев, 1971; Потапов, 1985; Watson, 1965) и довольно схоже в географически удаленных районах.

Гнездо тундряной куропатки по устройству и расположению выглядит так же, как у белой куропатки. Крутизна склона в выборе места для устройства гнезда, вероятно, не имеет значения. В Верхоянье обнаруженные нами гнезда тундряной куропатки располагались на склоне горы в основном в тундровом поясе гор. Гнездо обычно располагается вблизи или под кустом ерника и представляет собой углубление во мху, застланное лишайником, листьями ерника и собственными перьями, диаметр лотка 140-150 мм, глубина – 40 - 45 мм,. Размеры яиц (n=17): длина $40,3 \pm 1,2$ (38,7 - 42,9) мм, ширина $29,3 \pm 0,6$ (28,2 - 30,1) мм. Количество яиц в полной кладке составляет в среднем 8 и колеблется от 7 до 10 шт. (n=9). Длительность насиживания по примерным подсчетам составила 20-22 дня. Вылупление птенцов в горах хребта Черского (Воробьев, 1963) и Центрального Верхоянья наблюдалось примерно в те же сроки, что и в сопредельном Колымском нагорье (Кищинский, 1965) – в третьей декаде июня - первых числах июля. Масса 3-

4-дневного пуховичка, пойманного нами 29 июня 1990 г. на осевой части Верхоянского хребта, составила 15,0 г. Далее до 20 дней рост птенцов шел медленно, позднее до 30 – 40 дней отмечался быстрый рост, затем прирост массы замедлялся (рис. 37).

Масса, г

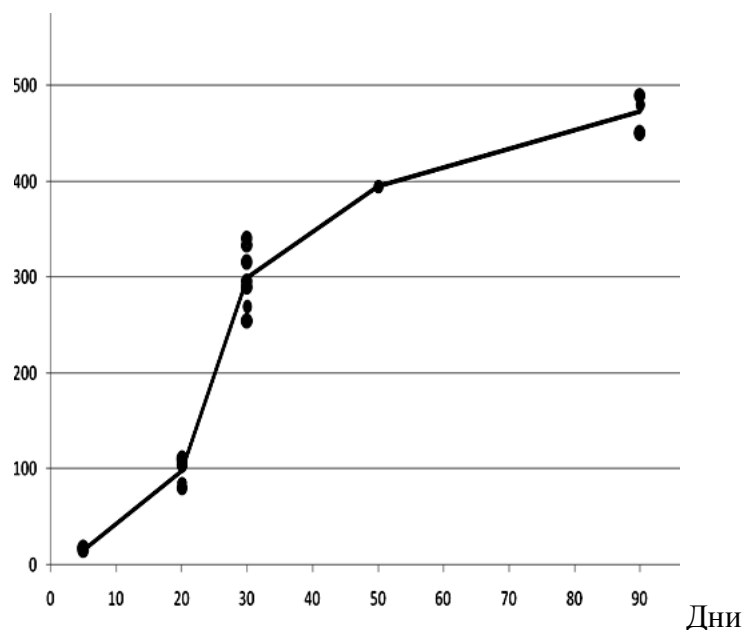


Рис. 37. Рост птенцов тундряной куропатки в Центральном Верхоянье (n=20)

6.3. Каменный глухарь

Токование каменного глухаря изучено на сегодня еще крайне недостаточно. Более подробно оно описано в работе А.В. Андреева (1977б) и в монографиях Р.Л. Потапова (1985, 1987, 1990).

Сравнение мест токовищ позволяет выделить некоторые общие закономерности:

1 – большинство токовищ располагается под пологом лиственничного, преимущественно перестойного леса, реже в сосняках или смешанных сосново-лиственничных лесах;

2 – «центр» тока располагается, как правило, вблизи открытого участка местности (марь, болото, поляна и т.п.);

3 – рельеф местности ровный или со слабым уклоном, микрорельеф выровненный или полигонально-трещиноватый;

4 – участок находится недалеко от водоема (река, озеро и т.п.).

В южной части Якутии большинство токовищ располагается вблизи рек и речек, в северной - вблизи рек и озер. Места токования каменного глухаря, как правило, постоянны и функционируют в течение продолжительного времени. Известны токовища, существующие до 20-40 лет и более. Размеры токовищ варьируют по годам и зависят от численности петухов. По нашим наблюдениям, площадь токовища в зависимости от года менялась от 0,04 (число поющих петухов – 3 особи) до 2 км² (число петухов – 21). Количество птиц на токовище зависит видимо от численности популяции. В бассейне Колымы также величина тока зависит также от топографии местности и плотности популяции (Андреев, 1977б).

По устным сообщениям местных старожилов, некоторые токовища занимали довольно большие площади и тянулись по прирусловому лесу на несколько километров, имея множество локальных участков скопления поющих самцов. Так, судя по опросным сведениям, исследованные нами места токования глухарей в Верхоянье на участках «Артык» и «Кыталык Сизбит» (среднее течение р. Дулгалах), находящиеся на удалении около 2,5 км один от другого, ранее входили в состав одного большого токовища.

В отдельных районах на сравнительно небольшой территории могут находиться сразу несколько мелких токовищ. Например, на уч. Магымдан (среднее течение р. Алдан) 4 тока располагаются на отрезке речной долины длиной 7 км, где число токующих петухов составляло от 3 до 8 особей. В основном токовища располагаются на достаточно большом расстоянии друг от друга. Довольно часто 2 небольших тока встречаются на удалении 2-8 км друг от друга. Крайне редко на небольшом удалении встречаются сгруппированные по 3 и более некрупных токовища.

Известно, что «центром» тока для обыкновенного и каменного глухарей является участок с довольно хорошим обзором и отвечающий требованиям маскировки птиц (Андреев, 1977б). Леса на обследованных нами токовищах просматривались во все стороны на расстоянии 30-60 м. Ветки деревьев, произрастающих на участке, обычно покрыты эпифитными лишайниками темного цвета. Отмечается наличие подроста лиственницы, произрастающего отдельными куртинами, и малое количество валежника. Границы между участками в центре тока, как и у других полигамных видов тетеревиных (Ruwet Jean-Claude, 1986), проходят, скорее всего, по определенным визуальным ориентирам и строго охраняются в течение всего периода токования. Линия между охраняемыми территориями по периферии тока довольно условна. В таких ситуациях лучше использовать термин «пограничная зона» (Потапов, 1985).

Продолжительность периода токования, как и у обыкновенного глухаря (Кириков, 1947, Гаврин, Дронсейко, 1976), корректируются ходом весны. В тёплую и дружную весну 1990 г. общий период токования составил 31 день (21 поющих петухов), а в прохладную и затяжную весну 1991 г. – до 42 дней (до 12 поющих петухов).

В 1991 г. в северном предгорье Центрального Верхоянья первое появление на токовище одиночного самца каменного глухаря отмечено 22 апреля, первое непродолжительное (30 мин.) групповое токование (4 петуха) вечером 2 мая (с 20 час. 20 мин.) (рис. 38). В этот вечер и в течение нескольких следующих дней глухари пели, сидя на верхушках лиственниц. В эти дни снег на открытых участках подтаял, глубина снега в лесу 10 см, который к 8 мая остался только местами. С утра 6 мая птицы токовали в основном на земле, отмечались пограничные конфронтации и первая драка между токовиками. С этого дня глухари, в том числе и не токующие молодые птицы, проводили на току довольно продолжительное время.

В разгар токования суточную активность глухарей проходила по следующей схеме: вечерний прилет (приход) петухов на ток – вечернее пение

– ночной отдых – утреннее пение, пик активности токовиков после вылета самок – затухание тока – отлет или уход пешком птиц с тока. Вечернее токование начинается в 19-21 час. Продолжительность ночного отдыха – от 50 мин. до 2-х часов.

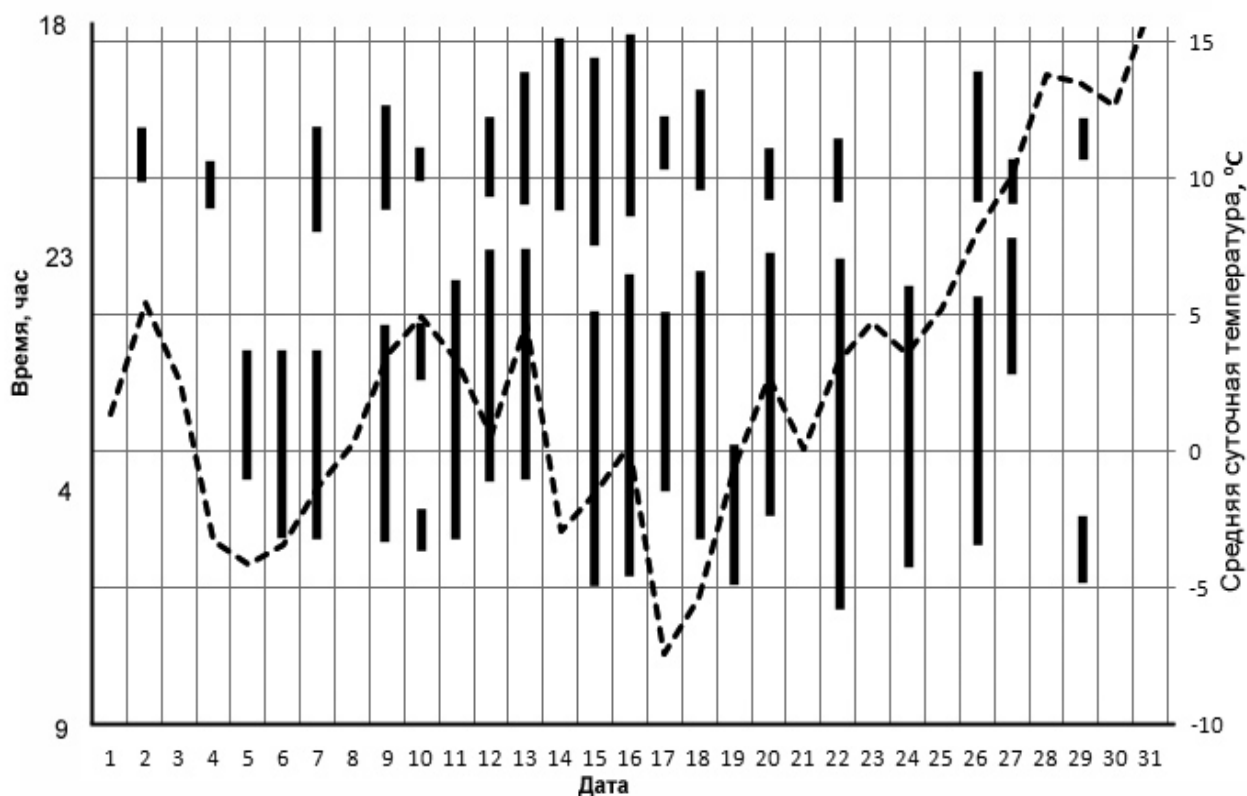


Рис. 38. Токовая активность каменного глухаря (северное предгорье Верхоянья, 2-30 мая 1991 г.).

--- - среднесуточная температура окружающей среды
 — - период токования

Утром токовая активность заканчивается в 6-7 часов. Самки появляются на токовище перед рассветом – в 3-4 часа поясного времени (за 2-4 часа до окончания тока). Птицы держались здесь в период пения, отлетая кормиться с утра на расстояние 2 и более км. Например, отличавшийся от всех самец с оципантыми перьями на шее 7 мая встречен нами на уч. Мой-Юрех находящемся от токовища в 3 км. Ранее птицы так далеко на кормежку не отлетали. Так по наблюдениям в 1989 г. некоторые птицы держались

вблизи или непосредственно в пределах токовища и в дневное время. В разгар периода токования в отдельные дни глухари пели до 11-13 часов, а вечерняя активность начиналась с 17-18 часов местного времени. Это объясняется, скорее всего, тем, что в последние годы на участке токования глухарей держалось большое число зайца-беляка. В результате этого на местах кормежек глухаря вблизи или по периферии самого токовища весь подрост лиственницы был практически объеден или сильно поврежден зайцем.

У полигамных видов тетеревиных место в иерархии устанавливается в зависимости от местонахождения занимаемого самцом участка, точнее от его удаленности от центра тока (Robel, 1966; Muller, 1974; Уайли, 1983; Потапов, 1985; Белко, 1989). По устному сообщению А.В. Андреева, иерархия устанавливается в зависимости от возраста и индивидуальной силы токовика.

Обычно, но не всегда «лидер» (термин по: Потапов, 1985) занимает «центр» токовища. Самок привлекает не место, а петух, а его качество они определяют ещё на подлёте по голосу. В 1991 г. на токовище держались 2 «лидера», которые находились в центре тока (рис. 39) и участвовали в спаривании. В начале токования период между появлением птицы на участке и началом пения составлял от одного и более часа, в последующем обычно не более 5-15 мин. При подлете глухарь садится на верхушку приграничного к току дерева, издает тихие щелчки и прислушивается. Таким же образом реагируют ранее прилетевшие птицы, если таковые имеются. Подобное поведение наблюдают и у обыкновенного глухаря, отмечающего свое появление характерным «креканьем» (Белко, 1989). По мнению А.В. Андреева (устное сообщение), подобные позывки не ритуализованы и не используются сколько-нибудь регулярно - это скорее симптом перевозбуждения.

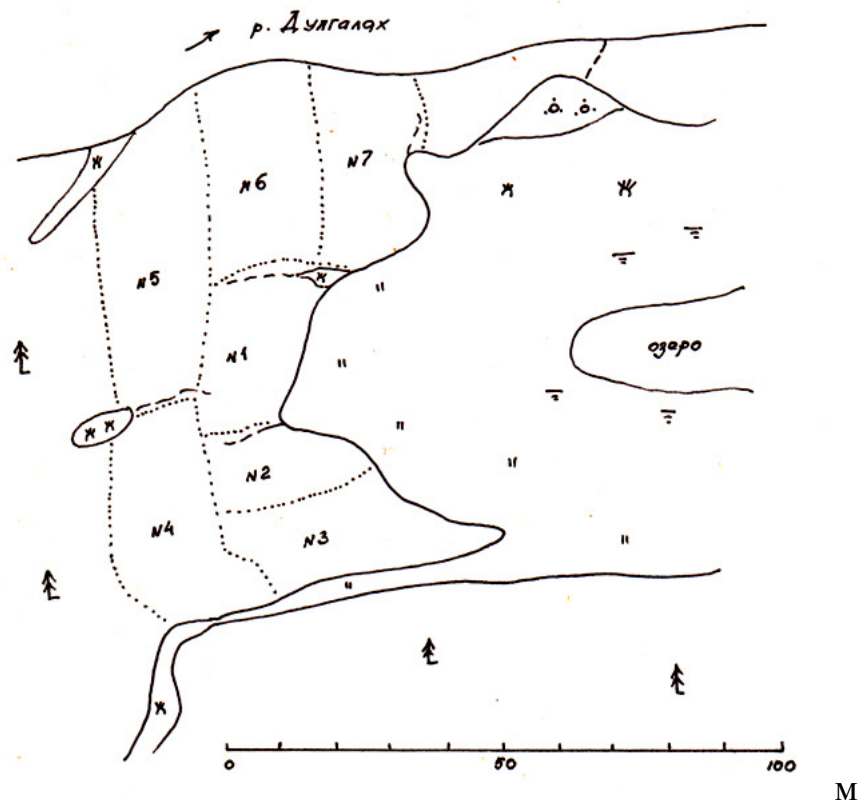


Рис. 39. Схема распределения самцов каменного глухаря на токовище (урочище Артык, среднее течение р. Дулгалах, северное предгорье Центрального Верхоянья) №№ 1-2 - участки "лидеров", №№ 3-7 - участки других токующих птиц

Так же, как и обыкновенный глухарь (Сабанеев, 1875), прилетевший в вечернее время на токовище каменный глухарь садится на дерево, производя шум, задевая крыльями за ветви, который в тихую погоду слышно за 300-400 м. Шум этот можно слышать ночью и ранним утром, из чего следует, что, по крайней мере, не все глухари токуют на тех деревьях, на которых ночевали. Известно, что обыкновенный глухарь совершает вечерние налёты с демонстративным «барабанным» боем крыльев, называемая в литературе «драммингом» (Hjorth, 1970). По наблюдениям А.В. Андреева, у каменного глухаря вечерние налёты не имеют большого значения для коммуникации птиц, очень часто петухи приходят на ток пешком, без боя крыльев и демонстраций (устное сообщение).

После «приветствия» глухари смолкают, некоторые птицы тут же на дереве начинают кормиться. По истечении некоторого времени (обычно не

более 20 мин) один из петухов начинает петь. Как правило петухи начинают ток, сидя на дереве, затем слетают на землю и активизируют пение (рис. 40).



Рис. 40. Токующий самец каменного глухаря. Бассейн р.Кенкеме.
Май 2010 г. Фото А.А.Кривошапкина

Вероятно, конфронтации, заканчивающиеся схваткой между птицами, весьма редки. За весь период наблюдений на этом токовище наблюдали три случая драки, на чем следует остановиться отдельно. Первые две драки наблюдались в начале периода токования во время установления границ индивидуальных участков. Схватки проходили в вечерних сумерках и, судя по шуму крыльев и следам, были довольно продолжительными (3-4 мин.): снег был утоптан на площадке диаметром 2 - 3 м, найдено множество перьев.

Третья драка отмечена 20 мая в разгар токования также в вечернее время (20 час. 10 мин.). При этом начиналась она как обычная конфронтация. Сначала птицы, токуя, шли параллельно на расстоянии 2-3 м друг от друга вдоль границы участков. Признаком все возрастающего возбуждения птиц стало то, что их пение превратилось в сплошной «скрежет». В какой-то момент петухи синхронно перестали петь и набросились друг на друга (обе особи старшей возрастной группы).

Поза атакующего самца: голова на слегка изогнутой и вытянутой шее опущена вниз, крылья немного развернуты, концы первостепенных маховых доходят почти до земли (как при «черчении»), хвост слегка развернут и чуть приподнят. При сближении противники сталкивались грудью и пытались нанести удары клювом в область шеи. Затем одному из нападавших удалось ухватиться за кончики перьев. После этого петухи довольно шумно и энергично начали бить друг друга крыльями. В результате у одного из соперников было вырвано несколько перьев. Птицы несколько секунд стояли друг против друга, затем приняли основную токовую позу и отошли, исполняя песни, в центр своих участков.

В большинстве случаев пограничные конфронтации заканчивались мирным путем. Описание поз и движений при таких случаях довольно подробно приводится в литературных источниках (Кирпичев, 1960, Андреев, 1977б). При конфронтации двух территориальных петухов одним из постоянных элементов их поведения являются круговые движения (Кирпичев, 1960). Наблюдения за этими движениями птиц показывают их полную синхронность, направление поворотов, скорее всего, случайно. Эти «танцы» не заканчиваются принятием позы агрессивности. Следует отметить, что у токующих на границе индивидуальных участков обыкновенных глухарей также отмечается высокая синхронность движений (Немцев и др., 1973). В утренние часы число конфликтов между петухами сократилось, драк не наблюдалось. При появлении самок отмечено сильное возбуждение всех токовиков и усиление активности «лидеров». Песня

глухарей при этом превращается в сплошной «скрежет». В это время, особенно в процессе спаривания территориальная структура тока на периферии временами нарушается: петухи скапливаются ближе к центру токовища, но границы участков доминирующих особей, как правило, не нарушаются. В некоторых случаях, несколько самцов, имеющих участки на периферии, следовали за глухарками, образуя отмечаемый у обыкновенного глухаря (Щербаков, 1967) своеобразный «хоровод».

В ночные и утренние часы характерными показателями сильного возбуждения птиц являются производимые ими «подлеты» на находящихся на земле и «взлеты». Число подлетов одного самца за 1 мин. достигало 2-3. Возбуждение длилось в течение 5-10 мин. За это время петухи подлетали 10-15 раз. За одно утро у птиц наблюдали 2-4 таких серии движений. Высота подлетов – 1-2 м, длина – 1-5 м. Движения птиц при этом аналогичны описываемым в литературе (Кирпичев, 1960, Андреев, 1977б).

Под термином «взлеты» нами подразумевается взрыв активности в виде взлетов птиц на лиственницы и токование на вершинах деревьев ; перелеты с одного дерева на другое и спуски на землю (при этом слышны громкие хлопки крыльями), наблюдаемые в утренние часы во время появления и ухода самок с территории токовища. Отмечается, что такое поведение птиц имеет не только звуковой, но и зрительный эффект (Андреев, 1977б). По нашим наблюдениям в период наибольшей активности глухарей птицы ориентировались в происходящем на току, главным образом, с помощью слуха. Наблюдения, проведенные нами за поведением «шамана» (местное название лидера) и «претендента», показали, что наиболее агрессивным является последний. Это согласуется с известным правилом, верным как для тетеревиных, так и для других полигамных видов птиц, согласно которому наиболее агрессивным бывает, как правило, не лидирующий самец (Шило, 1977; Muller, 1974). Активность петуха не всегда является показателем успешности и участия в спаривании (Чельцов-Бебутов, 1965). «Претендент» наиболее активен обычно в вечернее время, а «шаман» -

в утреннее. Активизация «шамана» - результат появления на току самок. В это время «претендент» иногда покидал пределы своей охраняемой территории, что «шаман» делает очень редко. «Претендент» никогда не вторгался на территорию лидера, даже в случае появления на ней самок. В спаривании участвовал чаще «шаман», который был старше соперника. По определению, основанному на методике А.В. Андреева (1977б), ему было больше четырех лет. В некоторых случаях «претендент» может победить «шамана», тогда последний уходит в «тень», и самки выбирают других самцов (устное сообщение А.В. Андреева).

Тот факт, что в спаривании участвуют старшие по возрасту особи, имеет большое значение как фактор естественного отбора (Кириков, 1947; Чельцов-Бебутов, 1965; Дронсейко, Немнонов, 1978 и др.).

Песня каменного глухаря довольно схожа даже у птиц, населяющих географически удаленные районы (Егоров, Лабутин, Меженный, 1959; Потапов, 1985). Сделанная нами запись песни верхоянского глухаря показала ее идентичность с песней самцов из Центральной и Южной Якутии.

Поющий на одном месте самец медленно поворачивается в разные стороны. Один круговой поворот (360°) в среднем занимает 1-2 мин. Продолжительность одной песни – 5-7 с, за 1 мин. токовик повторяет её 10-11 раз.

В 1991 г. исследованное токовище посещало очень малое количество глухарок. Нам ни разу не удалось наблюдать за одно утро более двух, а возле одного петуха - одной самки. Надо отметить, что в 1989 г. возле одного из «лидеров» держалось до трёх самок. Явное сокращение количества посещающих токовище глухарок было вызвано, вероятно, общим снижением поголовья птиц и, возможно, тем, что с 1990 г. возле токовища поселился ястреб-тетеревятник.

Интересным является поведение поющих птиц при появлении на участке хищников. В период наших наблюдений токовище три раза посещали медведи. Их появление прерывало ток на некоторое время или

полностью его останавливало. Появление ястреба-тетеревятника и филина в большинстве случаев вызывало остановку тока на непродолжительное время. Полностью игнорировалось присутствие на участке бородатой неясыти, мелких хищных (мохноногий сыч, чеглок) и других птиц.

Посещение токовищ и интенсивность пения обыкновенного глухаря во многом зависит от погодных условий (Кириков, 1947, Пукинский, Роо, 1966, Гаврин, Дронсейко, 1976, Кирпичев, 1960, Андреев, 1977б, Muller, 1974). Влияние погоды на каменного очень несущественно, особенно в разгар токования, и только сильный ветер угнетает птиц (устное сообщение А.В. Андреева). В исследованном районе на активность птиц особенно отрицательно влияют резкие суточные перепады температуры (Исаев, Находкин, 1992). Сокращение числа токующих птиц и времени токования, изменения поведения петухов отмечается в дни с сильными ветрами. Осадки в виде снега не вносили каких-либо видимых неудобств. В дождливые дни птицы пели лишь в утренние часы.

На последней стадии периода токования численность и активность токовиков постепенно уменьшилось. В это время петухи пели в основном, сидя на дереве и чаще в утренние часы.

На другом токовище каменного глухаря расположенном в 40 км от г. Якутска в 2000-2011 гг., активность петухов на току также зависела от погодных условий. Лучшей для токования была тихая солнечная или безветренная пасмурная погода, даже с моросью. Перед затяжным ненастьем активность птиц заметно снижается. Максимальное число поющих самцов на данном току – 10 ос. (2006 г.). Замечено, что на этом токовище даже в годы с небольшой численностью токовиков одновременно пели не все птицы, обычно 1-3, видимо, молодые петухи, зрелые самцы в основном молчали и подключались к токованию лишь во время прилета самок. Такое явление объясняется тем, что видимо, возрастная структура тока была надломлена.

Центром тока был участок 500x500 м, на котором держалось на расстоянии 100-300 м друг от друга 2-3 самца. Разгар тока приходился на 2-

15 мая. Максимальное число самок, прилетавших одновременно на токовище – 3. В разгар тока птицы пели вечером с 21 до 23 час., утром с 3 до 7 час. В дождливый день – лишь в утренние часы.

Как и на исследованном в Верхоянье токовище, вечернее токование глухарей шло менее интенсивно, чем утреннее и не все птицы появлялись на токовище с вечера. Если в начале периода токования самцы слетались в вечернее и утреннее время в течение 2-3 часов, то в разгар – прилетали почти одновременно в течение 10-20 мин. Самцы подлетали на ток в низком полете, часто садились на удалении и подлетали или подходили пешком к центру токовища лишь в сумерки. Нам ни разу не удалось встретить здесь птиц в дневное время.

По сведениям Б.Н. Андреева (1974) в былые времена в бассейне Вилюя на отдельных токовищах за один удачный обход давилок или петель с одного токовища брали до 50 глухарей. По данным этого автора, знаменитый ток, на котором люди добывали глухарей на протяжении трех поколений, находился на месте расположения г. Мирный. Известно, что такие токовища раньше считались собственностью семьи и передавались от отца к сыну и наравне с любыми другими материальными ценностями продавались и покупались (Серошевский, 1993). По устному сообщению А.В. Андреева самый лучший ток в окрестностях Магадана располагался на том месте, где сейчас аэропорт Сокол и по его мнению, и в Мирном и в Магадане людей и глухарей привлекала равнинная местность. В настоящее время в бассейне Вилюя обычны тока с 3-5 токовиками, реже – с несколько большей их численностью.

Гнезда каменного глухаря располагались в основном в непосредственной близости от токовища ($n=6$), а в одном случае – на участке токования одиночного самца. По данным радиопрослеживания в басс. Колымы, самки гнездятся в 2-8 км от токовища (устное сообщение А.В. Андреева).

Расположение, устройство и размеры гнезд аналогичны описываемым в литературе (рис. 41). Число яиц в полной кладке 5-9, в среднем $6,8 \pm 1,2$ шт. ($n=12$). Гнезда с 8 и 9 яйцами были обнаружены в местах проведения рубок. Насиживание яиц продолжается 26-28 дней ($n=2$), что согласуется с литературными сведениями (Кирпичев, 1960; Потапов, 1985). По данным от меченных передатчиками птиц от спаривания до снесения первого яйца проходит 6-7 дней, инкубация длится 26 дней, в течение 14-16 дней после спаривания глухарка может произвести повторную кладку. Величина кладки зависит от возраста глухарок – молодые дают 4-5 яиц, более старшие – 6-8, совсем старые – до 10-11 (устное сообщение А.В. Андреева).



Рис.41. Гнездо каменного глухаря под выворотнем.
Олекминский заповедник. 17.06.2007. Фото И.Д. Тирского.

Размеры яиц ($n=15$), в длина – $55,7 \pm 2,25$ (52,6–57,1 мм), ширина – $40,0 \pm 0,7$ (39,0–40,4 мм). Масса сильно насиженного яйца – 40,7 г ($n=3$).

Средняя температура яиц под наседкой в последние дни насиживания колебалась от 34,2° до 36,3°С (период наблюдений 45 час.). Примерно такая же температура насиживания отмечается и у обыкновенного глухаря (Семенов-Тян-Шанский, 1981, 1983). Вылупление птенцов происходит в середине июня. Вес однодневных пуховиков – от 29,6 до 39,1 и в среднем 33,9 г (n=6). Птенцы вылупляются (от появления трещин до обсыхания птенца) в течение 6-8 часов (устное сообщение А.В. Андреева). В возрасте около двух недель глухарята способны перепархивать. Некоторое представление о скорости роста и объеме потребляемой пуховиком энергии дают наблюдения за молодым самцом, выросшим в 1989 г. в условиях вольеры (табл. 44). В естественных условиях самец в возрасте примерно 40 дней весил 1400 г, 50–60 дней – 2100–2300 г (n=4), самки в возрасте 40–50 дней – 1200 и 1400 г (n=2).



Рис. 42. Глухарка отводящая от птенцов. Долина р.Алгاما (предгорье Станового хребта).
Июнь 2000 г.

Рост птенца каменного глухаря (самец) в условиях неволи

Дата	Масса тела, г
30.06.	140
4.07.	198
14.07.	266
18.07.	378
20.07.	461
26.07.	578

ПРИМЕЧАНИЕ: 30.06.88 г. птенцы были 4-6-дневного возраста

Смертность птенцов в отдельные годы, видимо, бывает весьма высокая. Например, в период наблюдений за одним выводком летом 1990 г. в предгорьях Верхоянья было установлено, что из 7 вылупившихся птенцов (один погиб сразу после вылупления) в течение одного месяца сохранилось только два. Выводок в это время не покидал пределов своей территории. В первые дни самка водит их к опушкам марей, где отмечается значительное количество животной пищи. Выводки часто посещают «порхалища» - ямки и углубления около пней или под выворотнями, а также муравейники. По устному сообщению А.В. Андреева, на выживаемость птенцов влияет, в основном, опытность самки и обилие дождей.

6.4. Обыкновенный глухарь

Из-за небольшой численности обыкновенного глухаря на территории Якутии сведения по размножению вида крайне ограничены. В то же время, следует отметить, что в Европейской части России размножение этого вида изучено довольно подробно (Сабанеев, 1875; Кириков, 1952; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Пукинский, Роо, 1966; Потапов, 1985; Романов, 1988; Белко, 1989).

Излюбленным местом токования глухаря, как и во многих частях ареала (Сабанеев, 1875; Кириков, 1952; Семенов-Тян-Шанский, 1960) служат окраины моховых болот, поросшие редкими сосенками.

Участки токовищ (n=13) представляет собой чистый редкостойный сосняк, реже – смешанный высокоствольный лес (сосняк с лиственницей). По наблюдениям Б.Н. Андреева (1974) в бассейне Вилюя ток обыкновенного глухаря протекает в одно время с каменным глухарем. На токовищах иногда встречаются птицы обоих видов. Как и в других северных районах (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Потапов, 1985), якутские глухари начинают щелкать и «чертить» в утренние часы в конце марта. В начале птицы токуют на деревьях, реже на земле, а в самый разгар тока – в основном на земле. В конце апреля-начале мая начинается настоящий ток, ход которого находится в прямой зависимости от состояния погоды. Так, в бассейне р. Чиркуо в раннюю весну 1990 г начало активного токования наблюдалось в середине апреля, а в позднюю 1989 г – начале мая. Разгар тока обычно приходится на середину мая. Ток длится до начала июня. В Эвенкии разгар токования глухаря приходится на середину мая-начало июня (Рогачева и др., 2008). По исследованиям Э.В. Рогачевой соавторами (2008) до начала 1940-х гг. в Эвенкии существовали очень крупные токовища, на которых пело не менее 100 петухов. В настоящее время характерны небольшие тока (по 3-10 самцов), удаленные друг от друга не менее чем на 3 км. Такая же ситуация наблюдается и в Якутии. Судя по опросным данным, в Ленском районе существовали тока, на которых собиралось до 40 петухов и более. В настоящее время число петухов на токах не превышают 5-7 ос. (15 анкет).

В бассейне Вилюя неполные кладки обыкновенного глухаря находили с 13-15 мая 1965 г (р. Аппая). 24 мая 1965 г. в долине р. Чона добыта самка обыкновенного глухаря, у которой в яйцеводе находилось вполне оформившееся яйцо (Андреев, 1974). Мы располагаем сведениями только об одном гнезде данного вида, найденном 2 июня 2000 г. в среднем течении р. Пеледуй. Гнездо располагалось на краю мари вблизи ствола невысокой

сосны и содержало 7 яиц. 15 июля 2002 г. в бассейне р. Чона (верховья р. Виллюй) нами встречен выводок глухаря с тремя птенцами размером с рябчика. 19 июля здесь были отловлены два других сеголетка весом 350 г и 370 г.

6.5. Тетерев

Известно, что места токования тетерева отличаются заметно меньшим постоянством, чем токовища глухарей, но отдельные тока могут существовать без особых изменений целые десятилетия (Чельцов-Бебутов, 1965). Такое отмечается и в Якутии. Например, в бассейне верхнего Виллюя имеются токовища, известные местному населению в течение нескольких десятилетий с 1970-1980-х гг. Они расположены в основном на марях, болотах, пашнях, лугах и других открытых участках местности.

По наблюдениям Б.Н. Андреева (1974), на Виллюе токование тетерева начинается в первых числах марта, разгар брачного периода приходится на конец апреля и продолжается до 20 мая. Постоянные токовища тетерева обычно располагаются на южных склонах речных долин, на повышенных участках надпойменных террас, среди редкостойного лиственничного или лиственнично-соснового леса. В окрестностях пос. Нюрба непостоянные тока наблюдались по краям обширных хлебных полей.

Постоянные токовища, которые в конце 1960-х гг. в большинстве мест исчезли, располагались по краям аласных западин и пойменных лугов, в долинах мелких таежных речек, на вырубках и гарях (Ларионов и др., 1991).

По наблюдениям Г.П. Ларионова и др. (1964, 1991), в низовьях р. Тамма (Центральная Якутия) токование птиц начинается в III декаде апреля до схода снегового покрова, и заканчивается в первых числах июня (табл.). В начале токования регистрируется непродолжительное прерывистое «бормотание» в конце утренней кормежки. Разгар токования приходится на I-II декады мая. В это время птицы регулярно поют вечером и утром, иногда -

в середине дня. На постоянных токовищах весной собирается от 11 до 21 токующих петухов и несколько десятков тетерок. В радиусе от 1 до 4 км от постоянного токовища располагаются временные, на которых собирается от 2 до 7 самцов.

По опросным данным, в Центральной Якутии встречаются тока с довольно высокой численностью птиц. По сообщению охотника-любителя Е.А. Николаева, 27 мая 2005 г. на берегу р. Амга собиралось более 50 самцов, а 10 мая 2006 г. на одном из токов в бассейне р. Кенкеме он насчитал 38 петухов.

В окрестностях с. Крест-Хальджай (бассейн Среднего Алдана) площадь токовищ составляла в среднем 0,5 га (n=11). В годы высокой численности птиц по опушкам лесов и широких лугов токовища расположены на расстоянии от 300 м до 1 км и более. На каждом токовали 2-6, реже 10 и более петухов.

В разгар брачного периода ток начинается с 19-22 час. и продолжается с перерывами до 5-7 ч. утра. В начале периода токования птицы поют до утра, а в его разгар – продолжают петь и в дневное время. Длительность периода токования зависит от погодных условий весны и количества петухов. В условиях затяжной весны пик токовой активности смещается на более поздний срок. Поющие одиночные тетерева появляются на току до конца первой декады июня.

На Амгинском междуречье осеннее токование тетерева отмечено в 1958 г. – 28 августа, в 1959 г. – 3 и 7 сентября, в 1960 г. – 19 сентября и 3 октября, в 1979 г. – 17-18 августа, в 1988 г. – 26 сентября (Ларионов и др., 1991). В других районах Якутии осеннее токование отмечается в те же сроки – в конце августа-начале октября.

В Центральной Якутии, в периоды 28-30 апреля, 4-7 и 15-17 мая 2000 г. на токовище вблизи р. Кенкеме вечернее токование тетерева начиналось с 21 ч., изредка с 19-20 ч., заканчивалось в темноте – около 23 ч., затем продолжалось с 2 ч. ночи до 7-8 ч. утра. Следует отметить, что на других

исследованных в разные годы токовищах ($n=7$) активность птиц приходилось примерно на те же часы. На токовище в долине Кенекеме в разные дни собирались от 5 до 10 самцов. Первым прилетает «лидирующий» самец. Вскоре возле него появляются другие территориальные самцы. Нарушение границ токовых участков кем-нибудь из соседей обычно приводит к дракам. По наблюдениям в Голландии, на долю немногочисленных, доминирующих самцов, поющих в центре токовища, приходится не менее 85% копуляций (Kruijt, Hogan, 1967). По нашим наблюдениям, не только эти находящиеся в центре тока самцы участвуют в спаривании. За «центральными» токовиками по кругу располагаются тетерева, также участвующие в спаривании. Они имеют участки, но границы которых не постоянны. Судя по изменчивому количеству токовиков в разные дни, отдельные особи могут перемещаться с тока на ток.

Самки появляются на токах лишь в утренние часы. Число их трудно установить, так как они могут посещать несколько токовищ за одну зорю. По наблюдениям В.Б. Вадковского (1978), 25% самок посещают один ток, 50% – два тока и ещё 25% – более двух токов.

Кладки тетерева в Якутии появляются в III декаде мая (Ларионов 1965; Ларионов и др., 1991; Андреев, 1974). Гнезда располагаются на вырубках, вдоль лесных опушек, вблизи пашен, на окраинах марей, обычно под деревцем или кустом, реже на открытом месте. Величина полной кладки – 7-10, в среднем 8,5 яиц ($n=11$). Размеры яиц длина – $49,5 \pm 2,2$ мм (48,6–53,0), ширина – $37,5 \pm 2,4$ мм (35,2–40,1), масса яйца $35,1 \pm 2,2$ г (32,6–37,0 г) ($n=13$).

В бассейне Вилюя 19 мая 1968 г. было обнаружено гнездо тетерки с 4 яйцами, 24 мая их было 9, птенцы вылупились 15-16 июня (Андреев, 1974). В Ленно-Амгинском междуречье вылупление птенцов происходит во второй половине июня, не ранее 21-23 июня (Ларионов и др., 1991). По нашим наблюдениям, наиболее ранний срок вылупления птенцов 18 июня 2013 г (рис. 43). Длительность насиживания, как и в других частях ареала (Ульянин, 1949; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Юрлов, 1960), составляет 23-25 дней

(n=14). Масса новорожденного птенца 24-25 г, что соответствует данным из других районов ареала (Юрлов, 1960; Федюшин, Долбик, 1967). Птенцы начинают перепархивать в возрасте 10 дней. Птенец (самка) в возрасте 40-50 дней весил 544 г, 2-х месячная самка – 894 г, а молодой самец того же возраста – 1200 г (Андреев, 1974). 31 июля 2002 г. в бассейне верхнего течения р. Виллой встречен выводок с 6 или 7 птенцами размерами чуть больше рябчика. Отловленные 11 августа 2002 г. в бассейне Витима сеголетки весили 760 г (самка) и 740 г (самец).



Рис. 43. Вылупление птенцов 18 июня 2013
Стационар Виллойский тракт (окрестности г.Якутск).

6.6. Рябчик

В южной части Якутии начало брачной активности (песни, токовый взлет и особые позы) самца рябчика отмечается в марте. С продвижением на север начало активности самца сдвигается на апрель. Так в 2008 г. начало

активности рябчика долине р.Тимптон (бассейн Алдана, среднетаежная подзона) зафиксирован 14 марта, а вблизи с.Суордах (бассейн Яны, северотаежная подзона) – 4 апреля.

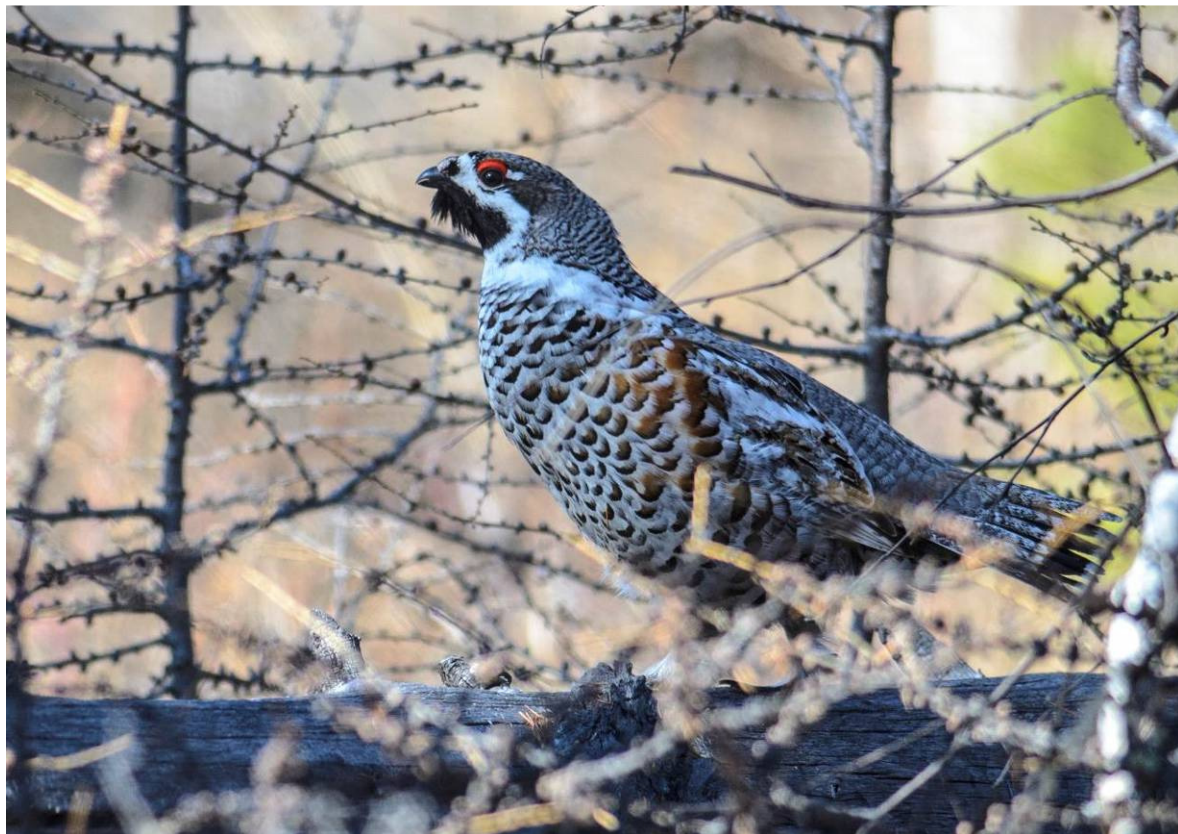


Рис. 44. Самец рябчика. Май 2010 г. Фото А.А. Кривошапкина.

В течение всего периода интенсивного токования самец очень активен. Поза токующего рябчика и его песня аналогичны с описываемыми в литературе (Потапов, 1985). Сонограммы свиста самцов из различных районов ареала показывают существенные различия в манере его исполнения (Bergmann et al., 1982). Для колымских самцов отличительным в вокализации является то, что они после завершения токового полета издают шипящий звук (Кречмар и др., 1978). Такое отличительное свойство в вокализации самца отмечается у рябчика на всей таежной Якутии.

Гнездо, как и везде хорошо замаскированное, самка устраивает на земле. Оно представляет собой лунку, расположенную чаще всего между

корнями у самого ствола дерева, под валежником с выстилкой из ветоши трав, веточек, листьев и перьев.

Сроки начала кладки сильно варьируют в зависимости от географической широты местности и хода весны. В целом, в северной части Якутии кладка яйца происходит в III декаде мая, в южной – в середине мая. В полной кладке – от 7 до 11 яиц, в среднем – 8 (n=11).

Размеры яиц (n=15): в длину 37,5 мм±1,2 (36,238,7), в ширину – 28,9±1,5 мм (27,4-30,5), масса яйца – 15-18 г. Количество яиц в кладке 7-9 яиц, в среднем 8 (n=11). Размеры и вес яиц близки к таковым в других районах ареала вида (Карелия – Ивантер, 1962, Волго-Вятская – Гайдар, 1974).

Продолжительность насиживания яиц по нашим подсчетам составляет примерно 22-23 суток. В разных районах ареала сроки насиживания колеблются в довольно больших пределах: в среднем 25,4 суток в Мурманской области (Семенов-Тян-Шанский, 1960), 21-23 – в Волго-Вятской (Гайдар, 1974), 25 - 27 суток – в Финляндии (Punnonen, 1954).

В центральных районах Якутии и в бассейне Вилюя начало вылупления птенцов отмечено 16 и 22 июня, массовое их появление наблюдается III декаде июня – первых числах июля (Ларионов и др., 1991). В 2003 г. в бассейне р. Оленек (северотаежная подзона) первые птенцы встречены нами 12 июля. В Верхоянье на осевой части хребта (700-800 м над ур.м.) первые выводки зарегистрированы 2 – 5 июля (n=3), в северном предгорье (300-340 м над ур.м.) вылупление птенцов отмечено 20 июня 1988 г. и 24 июня 1990 г.

Масса птенцов в первый день составляет 9 - 14 г (n=13). В возрасте 6-7 дней масса их достигает 24 г, в 15-20 дней – 56 (Перфильев, 1975), в 25-30 дней – 87 г. 26 июня 1988 г. в долине р. Туостах (бассейн Яны) масса пойманных птенцов примерно недельного возраста составлял 25,4 и 28,4 г. Сеголетки перепархивали на 10-20 м. В бассейне Яны (долина р. Дулгалах) середине августа 1989 г. сеголетки весили 260 и 310 г. Птенцы в

двухмесячном возрасте почти достигают размеров взрослой птицы. 3 сентября 2002 г. в бассейне р. Пилька (приток р. Лены в верхнем течении) встречен выводок с 4 молодыми размером со взрослую птицу.

Известно, что отход птенцов колеблется в больших пределах (20-60 %), в первые дни жизни он достигает 12,5 % (Гайдар, 1974). Судя по ежегодным августовским учётам в 2004-2011 гг. в среднем течении р. Алдан смертность птенцов в среднем составляет 30-40 %. В отдельные годы она может быть здесь еще выше. Например, в 2006 г. смертность птенцов составляла примерно 90 %. В этот год в период вылупления и в первые дни после выхода птенцов в конце июня, начале июля шли проливные дожди, и 26, 27 и 30 июня температура воздуха падала до -3°C . Выживаемость среди разных выводков бывает также различна. Например, в бассейне верхнего течения р. Вилюй в конце июля количество птенцов в выводках ($n=31$) колебалось от 5 до 9, составляя в среднем 7,8 сеголетков.

Осеннее токование самцов выражено довольно сильно и отмечается с конца августа по октябрь.

6.7. Дикуша

Следует отметить, что биология дикуши в период гнездования довольно подробно изучена лишь в последние годы (Andreev et.al., 2001; Andreev, 2005).

На юге Якутии первая токовая активность самца дикуши отмечена в долине р. Тимптон 12 марта 2008 г. в захлавленном ельнике с лиственницей, произрастающем в распадке горы. Здесь обнаружена утоптанная площадка диаметром 1,5 м. Рядом на валежнике высотой 2 м и под ним сохранились следы посадок и подлетов (рис. 45).



Рис. 45. Место токования самца дикуши
Бассейн р.Тимптон. 12.03.2008 г.

Активный ток дикуши наблюдается в мае (Перфильев, 1975). Токующий самец дикуши в долине р. Тимптон отмечен в 9 часов утра 13 мая 2008 г. Вспугнутый самец улетел на противоположный склон долины и на прежнем месте в этот и следующие дни не появлялся. Судя по следам, самец токовал здесь в течение довольно длительного периода на площадке диаметром 5-6 м.

По находкам гнезд дикуши мы располагаем опросными сведениями. Охотник-любитель Виноградов С.Н. в долине р. Тимптон (уч. Большой Мелюмкен) в начале июня 1989 г. обнаружил гнездо дикуши с 9 яйцами на склоне горы под кустом кедрового стланика. Фотограф Коковин Ю. Н. в долине этой же реки (уч. Барылас) 7 мая 2002 г. в середине склона горы нашел на открытой поляне среди кедровых стлаников гнездо дикуши, с 11 яйцами. Токующий самец был отмечен здесь утром этого дня в 50 м от гнезда. По сообщению вальщика леса Рожкова Б.В. в период работы с 1983 по 1996 гг. в долине р. Алгама (Становой хребет), где сейчас идет разработка Эльгинского каменноугольного месторождения, во время прорубки ЛЭП и

дороги, он в общей сложности обнаружил 3 или 4 гнезда дикуши. Все они были найдены в кедровостланниковом поясе гор под кустами кедрового стланика. Количество яиц в обнаруженных в конце июня гнездах колебалось от 3 до 8.

6.8. Выводы

1. На примере белой куропатки показано, что с продвижением на север максимального развития семенники достигают в более поздние сроки, и это согласуется с положением о том, что рост гонад птиц находится, в первую очередь, под фотопериодической коррекцией.

2. У белой и тундряной куропаток размер занимаемого территориальным самцом участка колеблется по годам, зависит от общей численности птиц и качества гнездового биотопа. В местах совместного обитания двух конгенеричных видов у тундряной куропатки в отличие от белой установление гнездовых территорий происходит несколько позднее. Токовища каменного глухаря, как правило, постоянны и функционируют в течение многих лет. Для их функционирования необходимы определенные природные условия (ландшафт и лесной покров). Размеры токовищ зависят от общей плотности популяции. Место на току занимает соответственно иерархии самцов. Места токования тетерева менее постоянны, чем у глухарей, и в Якутии отмечается большая, чем в других регионах растянутость периода токования. В южной части Якутии активность самца рябчика начинается в марте. С продвижением на север его сроки отодвигаются на конец марта-начало апреля, что связано с ходом весны. Первая токовая активность самца дикуши отмечена в середине марта, активный ток – в начале-середине мая. Самец токует одиночно на площадке 25-50 м², хотя отмечаются случаи, когда участки токовиков находятся в непосредственной близости друг от друга.

3. Сроки начала откладки яиц у тетеревиных птиц варьируют в зависимости от географической широты и хода весны. В северной части Якутии птицы приступают к откладке яиц в III декаде мая-первой половине июня, а в южной – в середине-III декаде мая и регламентируется погодными условиями. На примере белой куропатки установлено, что количество яиц в кладке больше в годы, когда численность птиц нарастает. Длительность насиживания составляет у белой куропатки 21-22 дней, тундряной куропатки – 20-22 дня, каменного глухаря – 25-26 дней, тетерева – 23-25 дней, рябчика – 22-23 дня. В целом сроки откладки яиц и вылупления птенцов заметно варьируют. В южной части Якутии период появления птенцов короче, чем в северной.

4. У белой куропатки в северных широтах по сравнению с более южными отмечается сначала некоторое замедление, а затем быстрый рост птенцов, что объясняется большей длиной светового дня на севере, что позволяет выводкам кормиться более продолжительное время, и увеличением кормовых ресурсов.

5. Отход птенцов белой куропатки в выводках более значителен в тундре, чем в тайге. В отдельные годы в северных районах смертность птенцов белой куропатки достигает 80-90 %, в среднетаежной подзоне выживаемость в среднем 68 %. Наибольший отход происходит в раннем возрасте. В среднетаежной подзоне отход птенцов рябчика за лето составляет 30-40 %, но в отдельные годы достигает 90 %.

Глава 7. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И ЕЁ ПРИЧИНЫ

С середины XX века во всем северном полушарии наблюдается сокращение численности тетеревиных птиц (Потапов, 1985). Установлено, что в отдельных районах это вызвано негативным влиянием деятельности человека, как на самих птиц, так и на их местообитания (Бакеев, Осмоловская, 1964; Потапов, 1985; Воронов, 2000; Gullion, 1970). Сокращение численности тетеревиных птиц не может быть объяснено прямым антропогенным воздействием, поскольку нередко наблюдается на труднодоступных и малонаселенных территориях (Шубникова, 1969; Осмоловская, 1970; Гайденок, Байзигитов, 2010; Höglund, 1970). В то же время малая населённость территории ещё не говорит об отсутствии антропогенного пресса.

Для тетеревиных птиц характерны значительные, периодически повторяющиеся колебания численности, которые у некоторых видов проявляются одновременно, в том числе на отдаленных друг от друга территориях (Лэк, 1957; Наумов, 1963; Уатт, 1971; Формозов 1976; Назаров, Наумов, 1988; Helle, et.al., 2003, Киселев, 2011).

7.1. Белая куропатка

В России максимума плотности населения белая куропатка достигает в Большеземельской тундре, высокая численность вида отмечается также в Тиманской и Малоземельской тундрах (Михеев, 1948, 1952; Скробов, 1969; Воронин, 1978). В таежных районах плотность населения куропатки всюду значительно ниже, чем в тундровой зоне (Данилов, 1975; Потапов, 1985; Пиминов, 1991; и др.).

Белая куропатка среди тетеревиных птиц Якутии занимает особое положение, выделяясь высокой численностью, широкой распространенностью и экологической пластичностью.

В период размножения плотность куропаток наиболее высока в ленско-хатангской, хромо-индигирской и приколымской тундрах. В других секторах якутской тундры, например, в алазейской она относительно малочисленна, а местами редка (Романов, 1934; Сдобников, 1959; Воробьев, 1963; Успенский, 1965; Перфильев, 1975). В 1960-70-е гг. плотность белой куропатки на Новосибирских островах в марте-начале апреля составлял 0,5-1,5 ос./ км² (Кищинский, 1975), в Анабарской тундре – весной 40-64 ос./ км² (Успенский, 1965), Хромо-Индигирской тундре – весной 4,6-7,4 ос./ км², осенью 18 ос./ км², в лесотундре Колымы — 10-15 ос./ км², в таежной зоне Якутии – летом 0,4-0,6 ос./ км², а осенью 8 ос./ км² (Перфильев, 1975). В 1980-1990-е гг. численность птиц в тундрах колеблется от 5,3 до 16,2 ос./ км², в лесотундре - от 3,1 до 11,6 ос./ км², в северной тайге – от 1,4 до 5,5, ос./ км² в равнинной части лесной зоны - не превышает 0,3-1,5 ос./ км² (Сидоров, 1981), в горах Верхоянья – от 0,7 до 13,6 ос./ км² достигая в отдельных участках – 40,0 ос./ км² (Исаев, 1994, 2003а). В целом, по сравнению с другими тундровыми районами Якутии, численность белой куропатки можно оценить, как выше средней (табл. 45) и как среднюю – в таежной зоне.

По данным зимних маршрутных учетов (ЗМУ) 2000-2012 гг. (рис. 46), средняя многолетняя численность белой куропатки в Якутии равна 1,4 млн. особей или примерно 5 % ресурсов этого вида в России. В исследованные годы, наибольшая численность куропаток отмечена в 2000 г. (2,5 млн. особей). За два последующих года она снизилась до 1,2-1,6 млн. ос. и держалась на относительно низком уровне до 2009 г. В 2006 г. наблюдалось дальнейшее её падение до 0,4 млн ос. Следующее повышение численности белой куропатки отмечено в 2010-2011 гг.

В пяти арктических районах Якутии, охватывающих тундру и лесотундру, пики численности белой куропатки отмечены в 2000 и 2010 гг.,

депрессии – в 2006 и 2012 гг. Амплитуда колебания численности оказалась пятикратной (рис. 46).

Таблица 45

Плотность населения белой куропатки в разных частях тундры России

(по: Potapov, Potapov, 2011)

Участок	Год	Сезон	Плотность, особей/км ²	Источник
Большеземельская тундра, северная часть	1939	август	18,1-42,2	Скробов, 1968
Большеземельская тундра, южная часть	1939	авг, сент.	65,0-214,9	
	1940	май	2,9-16,2	
Малоземельская тундра	1938	весна	44,4-66,0	Михеев, 1948
Малоземельская тундра	1985	весна	6,6	Воронин, 1995
Тиманская тундра	1950	июнь	40-60	Михеев, 1952
Ямал, северная часть	1989-94	весна	20,6-35, в ср. 28,6	Тарасов, 1995
Таймырский полуостров, кустарниковая тундра	1965	июнь	2	Павлов, 1975
	1966	июнь	3,2	
	1967	июнь	3,5	
	1968	июнь	1,5	
Таймыр, лиман Дудыпта	1960-62	летний	24-28	Кречмар, 1966
	1963	летний	4-6	
Таймыр, оз. Рига	1965	август	11	Павлов, 1975
	1967	август	7	
Таймыр, оз. Макритто	1968	весна	6	Павлов, 1975
Новосибирские острова, о. Котельный	1968	март-	1,5	Кищинский, 1975
		апрель		
Новосибирские острова, о.Ляховский	1968	март-	0,5	Кищинский, 1975
		апрель		
Хромо-Индибирская низменность	1961	весна	7,4	Перфильев, 1975
	1961	осень	18	
	1962	весна	4,6	
Анабар	1962-64	весна	40-64	Успенский, 1965
Корякские горы	1960	июнь	50	Гизенко, 1968
Камчатская тундра	1965-67	весна	4	Гизенко, 1968
Камчатка, Парапольский дол	1976	лето	6-22	Лобков, 1986

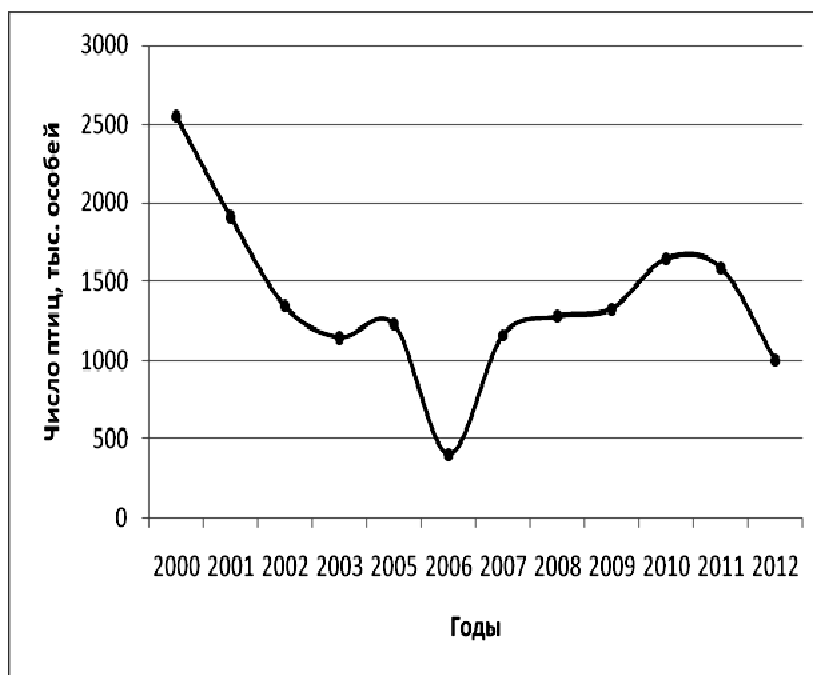


Рис. 46. Динамика численности белой куропатки в Якутии (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.)

Численность птиц заметно выше на востоке якутской тундры (в среднем 541 тыс. ос.) и ниже - в западной (118 тыс. ос.). В целом на арктические районы, занимающие 19,2 % территории Якутии, приходится 47,6% ресурсов белой куропатки. Многолетняя динамика численности в арктических районах совпадают с таковой по всей Якутии, за исключением наиболее высокого пика численности в тундрах в 2000 г.

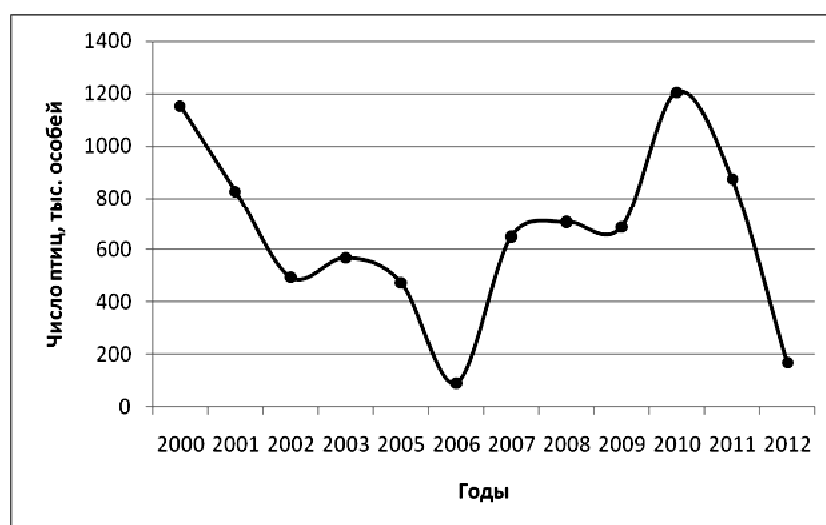


Рис. 47. Динамика численности белой куропатки в арктических районах Якутии (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.)

Пики численности белой куропатки в Нижнеколымском и Усть-Янском районах отмечены в 2010 г., в Аллаиховском – в 2000 и 2007-2009 гг. (рис. 47). В северо-западных районах Якутии – Анабарском и Оленекском, подъемы численности наблюдались в 2001 и 2011 гг. В Булунском районе максимальная численность куропаток отмечена в 2000 г. К 2003 г она снизилась до минимума и оставалась на низком уровне, повышаясь раз в 4 года до среднего уровня.

В таежной части Якутии резких колебаний численности белой куропатки, кроме Яно-Индигирской группы районов, не наблюдается (рис. 48). В бассейне Вилюя наиболее высокая численность вида зарегистрирована

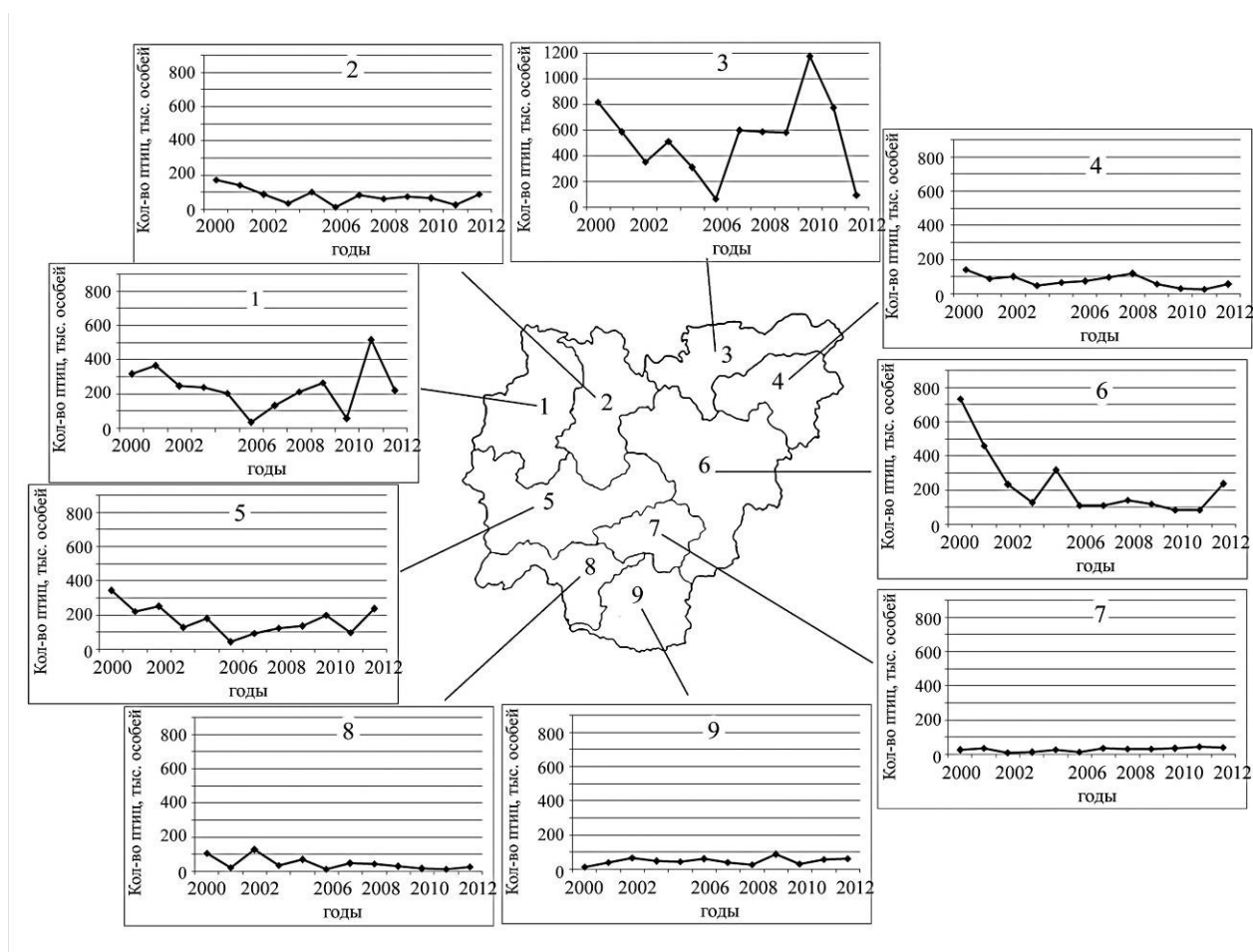


Рис.48. Динамика численности белой куропатки в разных группах районов Якутии (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.).

в 2000 г. Позднее до 2006 г. она постепенно снижалась, а затем пошла в рост. На юго-западе таежной зоны численность колеблется незначительно и держится на стабильно низком уровне. На севере центральной части Якутии

наибольшая численность отмечена в 2000 г, наименьшая – в 2006 и 2011 гг., в южной – она постоянно держится стабильно низким уровне.

На востоке таежной зоны Якутии в Колымо-Индигирской группе районов (Абыйский, Среднеколымский и Верхнеколымский) наибольшее число птиц отмечено в 2000 г. и значительное в 2008 г., наименьшие – 2003 и 2010-2011 гг. На хребтах Верхоянском и Черского с 2000 по 2003 гг. отмечалось заметное снижение численности, затем некоторые повышения (2005 и 2012 гг.), в остальные годы она держалась на низком уровне.

Как видим, резкие колебания численности белой куропатки характерны в основном для арктических районов. В таежной части Якутии, за исключением Яно-Индигирской группы районов, этого не наблюдается. Наибольшая численность птиц отмечалась в 2000 и 2010 гг., наименьшая – в 2006 г. В восточных тундровых и таежных районах Якутии подъемы численности белой куропатки происходят через каждые 8-11 лет, в западных – через 4 -10.

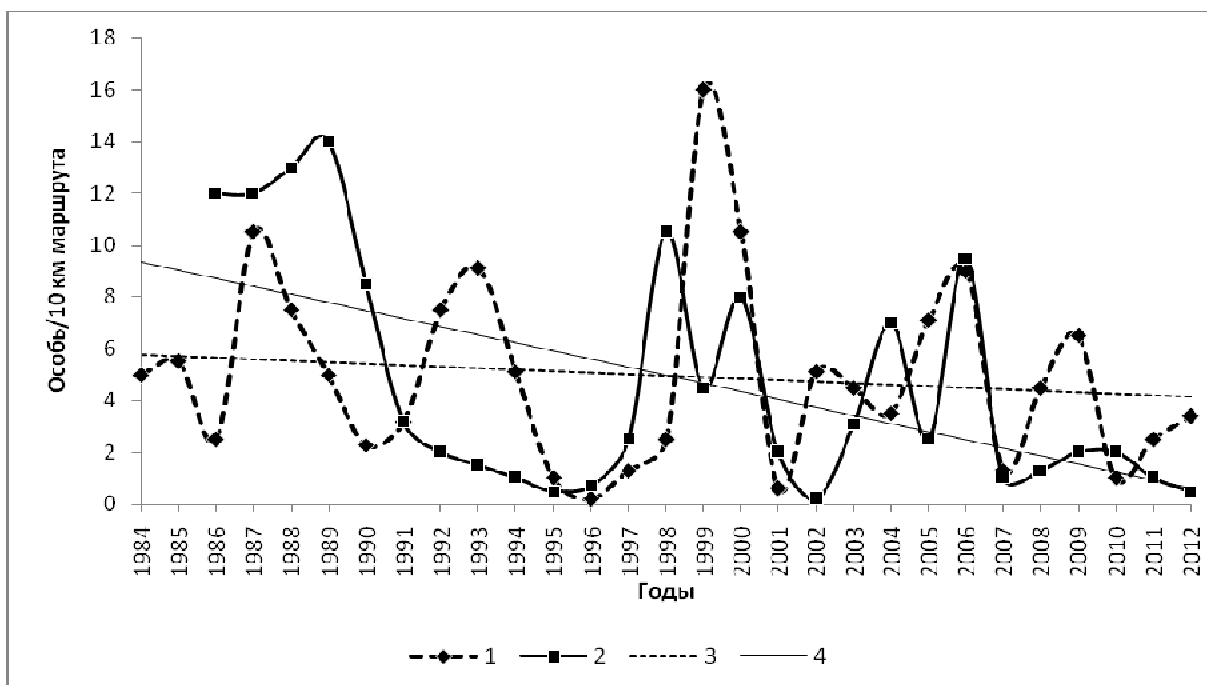


Рис. 49. Динамика численности белой куропатки на мониторинговых участках: 1 – Центральное Верхоянье, 2 – бассейн Нижней Лены. Линейные тренды численности: 3 – Центральное Верхоянье, 4 – бассейн Нижней Лены.

Как показывают многолетние мониторинговые наблюдения на модельных площадках в северотаежной зоне Якутии, за последние три десятилетия отмечается нисходящий тренд численности куропаток, который менее выражен в горных ландшафтах, по сравнению с равнинными (рис. 49). В бассейне Нижней Лены отмечается три заметных подъема численности, из которых два достигали высокого уровня и по времени совпадали с подъемами в Центральном Верхоянье. Отличие в динамике численности на площадках наблюдалось в период с 1991 по 1995 гг., когда в горах количество птиц держалась на среднем и высоком уровнях, а на равнине – в это время наблюдался её спад.

Сравнение результатов учетов численности белой куропатки в Якутии, проведенных в 1960-е годы и в последние годы, также указывают на тенденцию сокращения обилия птиц – в тундровой зоне различия незначительны, а в таежной – многократны (табл. 46).

Таблица 46

Сравнение плотности населения белой куропатки в 1960-х гг. и в 2000-2012 гг.

Зона	Годы/ ос./км ² Автор	Годы/ос./км ² наши данные
Хромо-Индигирская тундра	1961-1963 /4,6-18 (Перфильев, 1975)	2000-2012/ 4-16
Колыма, лесотундра	1966-1967 / 10-15 (Перфильев, 1975)	2000-2012/ 3-12
Таежная зона	1959/0,4 – 8 (Сидоров, 1985)	2000-2012/ 0,1-1

Следует заметить, что сокращение количества белой куропатки за последние десятилетия отмечается и в других северных частях видового ареала, в частности в Большеземельской тундре (Ануфриев, 2000). Следовательно, в движении численности птиц на географически удаленных друг от друга участках Субарктики наблюдается общая тенденция снижения численности птиц.

У белой куропатки как и у остальных тетеревиных птиц хорошо выражена сезонная динамика численности. Стационарные наблюдения в

течение года за сезонными колебаниями численности птиц нами проведены в 1992 г. в осевой части Верхоянского хребта.

В конце зимы белые куропатки здесь всегда крайне малочисленны (0,1-0,3 ос./км²) и лишь в середине апреля отмечается заметное повышение их численности за счет весенних перекочевок птиц. В период с 16 до 22 апреля плотность населения доходила до 22 ос./км² (рис. 50).

В первых числах мая птицы разбились на пары и держались выбранных гнездовых территорий. В это время наблюдается наиболее равномерное распределение птиц по территории (2 ос./км²). В начале июля в период массового появления молодых особей численность птиц увеличилась за счет воспроизводства до 9,5 ос./км². В начале сентября она сократилась в основном из-за отхода птенцов до 5,4 ос./км². Некоторое увеличение плотности населения белой куропатки отмечалось в середине сентября, когда здесь появились птицы, размножившиеся в долинах небольших рек, расположенных выше модельной площадки. Некоторое время количество куропаток сохранялось на одном уровне, пока не началась их сезонная перекочевка.

Начало осеннего движения белых куропаток пришлось на первые числа октября. В эти дни плотность населения птиц составила 10,7, а в отдельные моменты до 16 ос./км². К середине месяца стайные птицы почти не встречались. Вторая волна кочующих куропаток наблюдалась уже в конце октября. Птицы кочевали небольшими стаями из 5-7 особей. При этом общая численность птиц на площадке оставалась невысокой. В начале ноября численность белой куропатки на площадке стабилизировалась и держалась на уровне 0,7 ос./км². Далее, в течение первой половины зимы значительная часть птиц откочевала из осевой части хребта, и во второй половине зимы численность куропаток на площадке была крайне низкой.

Наблюдения, проведенные в 2008 г. в восточной тундре (Нижняя Колыма), показывают, что движение численности белой куропатки в первой половине года здесь шло по возрастающей, затем до сентября она держалась

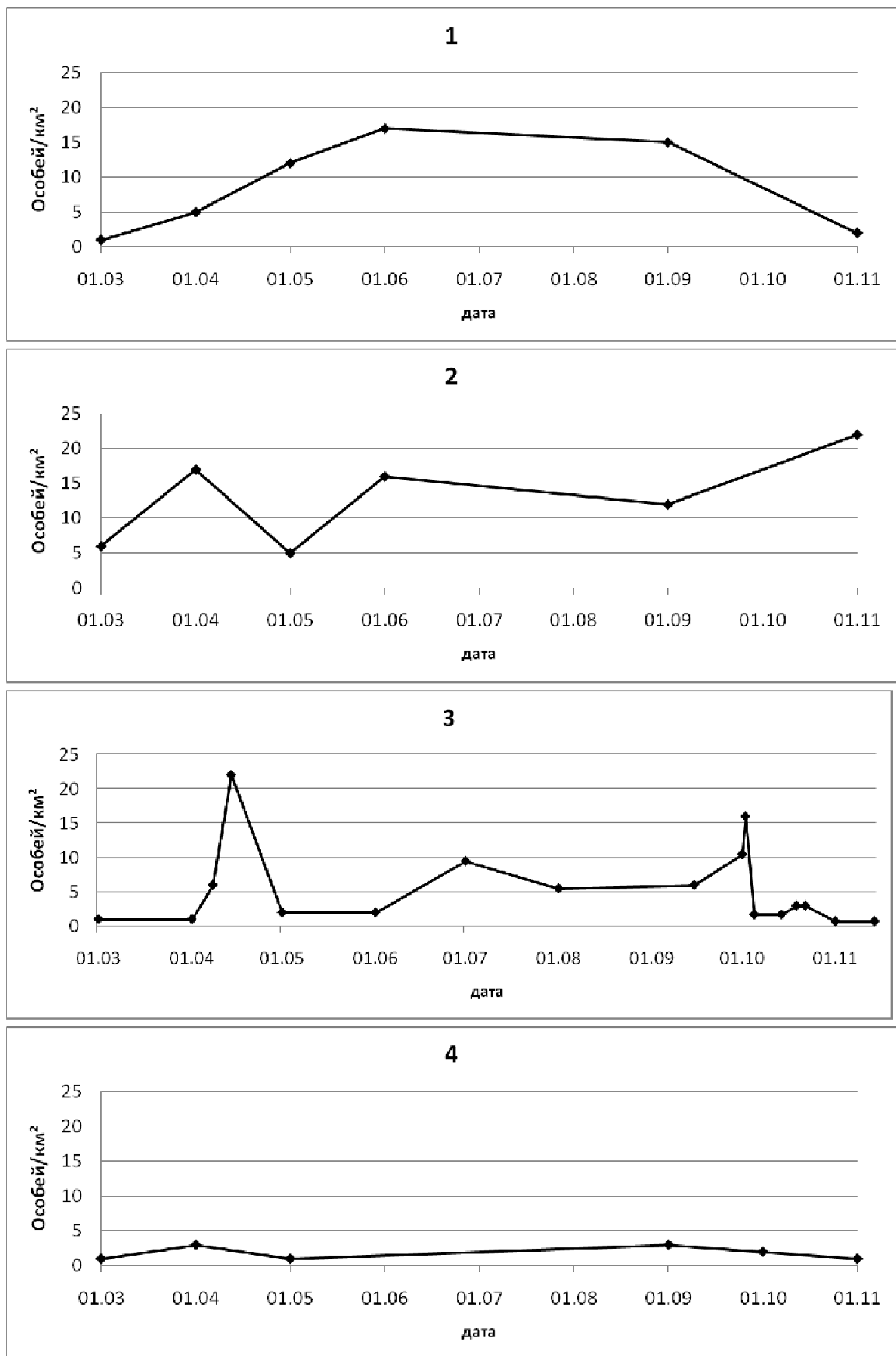


Рис. 50. Сезонная динамика численности белой куропатки
 1 - тундра Нижней Колымы (2008 г.); 2. - северная тайга (1986 г., бассейн нижней Лены, окрестности с. Кыстатем); 3 - осевая часть Верхоянского хребта (1992 г., 850 – 1100 м н.у.м); 4 - среднетаежная подзона (2004 г., бассейн Среднего Алдана)

почти на одном уровне и в осенне-зимний период произошел её значительный спад (рис. 50.). Возросшая в начале гнездования численность птиц в ходе размножения несколько понизилась за счет отлета некоторой части куропаток. Но благодаря приросту населения за счет воспроизводства, плотность населения птиц держалась примерно на одном уровне.

В северной тайге (бассейн Нижней Лены) сезонные изменения численности белой куропатки характеризуется сезонными трендами (рис. 50): повышение в период кочевок и после появления птенцов; минимальная численность птиц отмечается в конце весны. В летние месяцы наблюдается падение численности за счет гибели сеголетков.

В среднетаежной части Якутии сезонные движения численности белой куропатки не столь динамичны: определенное увеличение количества птиц отмечается в период кочевок и после размножения (рис. 50).

Известно, что у тетеревиных птиц наибольшие флуктуации численности свойственны белой куропатке (Формозов, 1935; Максимов А.А., 1984, Потапов, 1985; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов, 1991). Пики численности в Фенноскании наблюдаются через каждые 3- 4 года (Mugberget, 1987; Bergerud, 1970), на Британских островах и северо-востоке Европы – 5-6 лет (Moss, 1969, Hudson, 1986), на северо-востоке Исландии и на северо-востоке Азии – 10 лет (Andreev, 1988), в Республике Коми: краткосрочные – через 3-4, долгосрочные – 6-11 лет (Mineev, Mineev, 2011), на Камчатке – 9-11 (обычно 10) лет (Lobkov et.al., 2011), в Канаде – 10 лет (Mossop, 2011), на Аляске – 9-11 лет (Irving, 1960, , Nielsen, 1999).

Анализ объемов заготовок белой куропатки в России за 1959-1981 гг. показывают, что на европейском севере подъем численности белой куропатки куропаток происходил через 7 и 10 лет, на Обском севере – через 10 и 11 лет, Енисейском севере – 20 лет, в Якутии и Северном Забайкалье – 30-36 лет (Назаров, Шубникова, 1983). Отметим, что объемы заготовок не всегда отражают действительные пики численности вида (Юргенсон, 1966; Комиссаров, 2011).

Динамика численности белой куропатки в Якутии, выявленная при обработке материалов ЗМУ, в основном, совпадает с движением их ресурсов приведенных в литературе (Андреев, 1980; Кречмар и др., 1991) или полученных опросным методом. Так, за многолетний период на Нижней Колыме пики численности отмечены через 8-10 лет, Нижней Лене: краткосрочные – через 5-6 и долгосрочные – через 10-11, в Верхоянье – через 11-12 лет (рис. 51). По усредненным данным на севере Якутии пики численности наблюдались в 1980-1981, 1986-1989, 1999-2000 и 2009-2010 гг., т.е. через 6-8, 10-11 и 10 лет. Интересно отметить, что годы пиков и сроки их наступления в Якутии оказались схожими с таковыми в других северных районах распространения вида. Например, на Юконе в Канаде (Mossop, 2011) и Большеземельской тундре (Ануфриев, 2010).

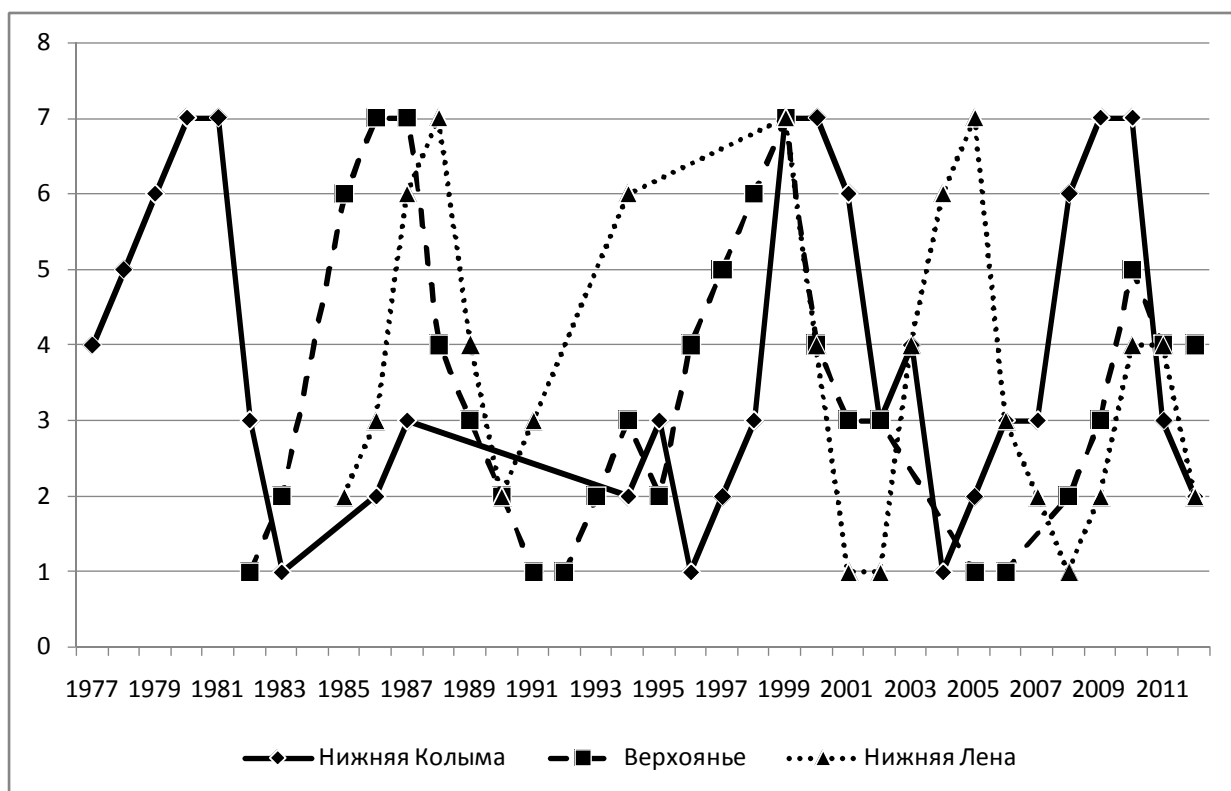


Рис. 51. Изменения численности белой куропатки в Нижней Колыме, Нижней Лене и Верхоянье по опросным и литературным данным

(Андреев, 1980; Кречмар и др., 1991; наши данные)

Баллы численности: 1 – минимальная, 2 – крайне низкая, 3 – низкая, 4 – среднее, 5 – выше средней, 6 – высокая, 7 – максимальная (по: Кречмар и др., 1991).

В бассейне среднего и нижнего течений Колымы за 34 года повышения количества птиц отмечается с периодичностью в 9-10 лет. В низовьях Колымы у белой куропатки ранее установленный 10-летний цикл синхронен с движением численности птиц на сопредельной восточной территории - бассейном Анадыря (Andreev, 1988, Кречмар и др., 1991). В Верхоянье в последние 28 лет пики численности белой куропатки отмечались через каждые 12 лет. В бассейне же нижнего течения Лены в этот период они наблюдались через 4-7 лет. В бассейне Среднего Оленька за 25 лет повышение численности куропатки отмечено 7 раз и из них более значительные - через 4-5 лет.

Депрессии численности белой куропатки в Колыме наблюдаются через 7 и 10 лет, в Верхоянье – 8 и 10, в Нижней Лене – 5 и 6. Из нижеизложенного следует, что на северо-востоке Якутии (низовья Колымы, Верхоянье) подъемы и спады численности куропаток повторяются через 7-12 лет, а на северо-западе (бассейны Нижней Лены, Среднего Оленька) – 4-7 лет. Флуктуации численности птиц достигают больших масштабов (в сотни раз) в тундре и меньше в лесотундре и горах Верхоянья. В целом в тундре Якутии, как и в других тундрах, цикличность колебаний выражена ярче, чем в лесной зоне (Юргенсон, 1962).

Следует отметить, что приведенные данные весьма относительны, поскольку циклы часто нарушаются, а в отдельных районах они, по видимому, вообще отсутствуют (Юргенсон, 1968; Jenkins, Watson, 1970).

Как известно, для северных районов ареала белой куропатки характерны сезонные перекочевки, носящие порой характер миграций (Брюханов, 1935; Михеев, 1948; Романов, 1934; Воробьев, 1963; Перфильев, 1975; Irwing et.al., 1967; и др.). Они наблюдаются и в горных районах распространение этого вида (Кищинский, 1975; Исаев, 1994).

На северном макросклоне Верхоянского хребта осенне-зимняя перекочевка белых куропаток по долинам рек идет по годам с различной интенсивностью. Так, при высокой численности куропаток перекочевка птиц

по направлению «сверху-вниз» имеет характер миграций. С начала октября по конец ноября здесь наблюдается постоянный поток стай достигающих 200 ос. и более, в среднем 42 ос. (n=26). В годы депрессии перекочевки выражены слабо, стаи небольшие – в среднем 9-10 ос. (n=33). Сроки перекочевки приходятся на середину октября до середины ноября.

Зимне-весенние миграции «снизу – вверх» у белой куропатки также протекают с разной интенсивностью. В годы с высокой численностью белой куропатки движение птиц вверх в горную часть региона четко выражено, а продолжительность его зависела в основном от погодных условий. Стаи до 100 ос., в среднем 56 ос. (n=43) наблюдались с начала марта до конца I декады мая. В годы депрессии численности перекочевка выражена слабо. Стаи небольшие - по 4-8 особей (n=18), двигаются в одном направлении с интервалом в несколько дней. На более благоприятных в кормовом отношении участках отмечаются группы, которые держатся на одном месте в течение продолжительного периода – до 2-3 недель. Прямой зависимости интенсивности перекочевки от погодных условий в годы депрессии численности куропаток, видимо, не прослеживается. В эти годы, скорее всего, характерны не только небольшие вертикальные, но и горизонтальные перемещения.

В осевой части хребта в 1992 г. начало движения куропаток по долинам небольших горных рек пришлось на первые числа октября. Стаи состояли из 20 и более особей. К середине месяца стайные птицы практически не встречались. Вторую волну кочующих небольшими стаями (5-7 особей) куропаток наблюдали здесь уже в конце октября. В начале ноября численность птиц на модельной территории стабилизировалась и держалась на низком уровне. Таким образом, перемещения птиц шло поэтапно и с разной интенсивностью.

7.2. Тундряная куропатка

Плотность населения тундряной куропатки в Колымском нагорье составляет 2-6 ос./км² (Кишинский, 1968а), на Камчатке – 4,0 ос./км² (Гизенко 1968), на Курилах – до 10 ос./км² ос./км² (Велижанин, 1968), на Таймыре – 2,0-12,0 (Сыроечковский, Рогачева, 1980), в Исландии пики численности тундряной куропатки отмечены в 1986, 1988 и 2005 гг. (Nielsen, 2011)

На большей части территории Якутии тундряная куропатка довольно обычна, но немногочисленна. На западе тундровой полосы региона вид обычен в арктических и типичных тундрах, а также в горной тундре хребтов Прончищева и Хараулахского, где численность его невысока (Успенский и др., 1962; Капитонов, 1962). В восточной части она редко встречается в дельте Колымы, малочисленна в Хромо-Индибиркой тундре (Воробьев, 1963).

Летом тундряная куропатка распространена в подзоне лишайниковых и южноарктических тундр, там её численность заметно возрастает к северу (Сдобников, 1959). Этот вид наиболее обычен в горных районах юга и юго-востока Якутии (Михель, 1935; Перфильев, 1975). По нашим наблюдениям, в горных районах юга и юго-востока республики тундряная куропатка достаточно обычна, но общие запасы незначительны.

В Якутии в настоящее время, наиболее высокая численность птиц данного вида отмечается в Центральном Верхоянье. На осевой его части плотность населения тундряной куропатки в годы высокой численности составляет 12,6-14,6 ос./км², в годы депрессии – 1,0-1,7 ос./км² (Исаев, Борисов, 2008).

Следует отметить, что данные ЗМУ, широкомасштабно проводимые по всей территории Якутии, не отражают реальной численности вида. В горах учеты крайне затруднены, а в тундре тундряную куропатку зимой легко принять за белую куропатку. Известно, что из 3500 тушек куропаток,

просмотренных на базе совхоза «Аллаиховский», только 42 оказались тундряными (Перфильев, 1975). В зимне-весенний период численность тундряной куропатки в северной тайге междуречья Алазеи и Колымы, примерно в 40-50 раз уступала численности белой куропатки, а в междуречье Хромы и Индигирки у северной границы лесной зоны почти в 100 раз (Перфильев 1967). В других лесотундровых районах России в местах совместного обитания двух видов в зимний период доля тундряной куропатки не превышает 11 % (Павлов, 1969). Судя по опросным данным, в арктических районах Якутии количество тундряной куропатки составляет 1-5 % от общего числа всех добытых куропаток. В этом случае численность тундряной составляет примерно 10-50 тыс. особей на всю Якутию. С учетом того, что в горах Якутии плотность населения тундряной куропатки в гнездовой период в среднем составляет 0,3 ос./км² при общей площади горной тундры примерно 500 тыс. км² расчетные запасы вида в осенне-зимний период можно определить примерно в 200-300 тыс. особей.

На северном макросклоне Центрального Верхоянья в весенний период в годы высокой численности тундряная куропатка встречалась, начиная с высоты 600 м н.у.м. (рис. 52). Средняя плотность её населения составляла 10-12 ос./км². На осевой части хребта наивысшее обилие тундряной куропатки отмечено в 1987-1988 гг. доходившая до 14 ос./км². Резкое падение численности началось с весны 1989 г. В 1990 г. количество птиц уменьшилось по сравнению с 1988 г., в 34 раза. Плотность населения вида упала тогда до 0,1-0,5 ос./км². Низкая численность птиц сохранялась до 1998 г. 4- и 7-кратными повышениями в 1992 и 1996 гг. Приблизительно 20-кратный подъем численности отмечен в 2000-2001 гг., т.е. через 13 лет. С 2002 г. наблюдалось постоянное резкое сокращение численности тундряной куропатки в данном районе.



Рис. 52. Плотность населения тундряной куропатки на северном макросклоне Центрального Верхоянья в годы с высокой и низкой численностью птиц.

В другие годы на осевой части хребта в весенний период увеличение численности тундряной куропатки отмечалось с апреля до начала мая. В годы высокой численности вида с середины апреля происходила массовая перекочевка птиц. В годы депрессии численности перемещения куропаток вверх не были столь выраженными. Осенние перекочевки тундряной куропатки в нижние пояса гор наблюдали в конце сентября–начале октября. В годы массовых перекочевок инвазионных (1987-1989 гг.) тундряная куропатка в большом количестве появлялась в Янской котловине, в частности вблизи Верхоянска и Батагая. В другие годы они здесь не встречались. При этом роль основного коридора перекочевки выполняют долины крупных рек.

Интересно отметить, что зимой 1986-1987 гг. заметных передвижения тундряной куропатки наблюдали в Магаданской обл. (Потапов, 1990). Р.Л. Потапов подчеркивает, что такое обилие этих птиц здесь отмечали впервые за 10 лет.

Плотность тундряной куропатки флуктуирует по годам синхронно с плотностью белой куропатки. Межгодовые различия плотности достигали 20-30 кратной величины (см. гл. 9.5.).

Тундряная куропатка гнездится главным образом в подгольцово-кустарниковом и тундровом поясах (900-1100 и более м н.у.м.). Небольшая часть птиц заселяла участки, располагающихся ниже 800 м н.у.м., встречаясь на террасах крутых склонов и вблизи распадков.

В связи с тем, что проведение учетов тундряных куропаток в горах сопряжено с серьезными трудностями, мы располагаем лишь сведениями о численности вида в 1992 г. вблизи стационара «Келе» (осевая часть Верхоянского хребта, 870-1100 м н.у.м.) (рис.53).

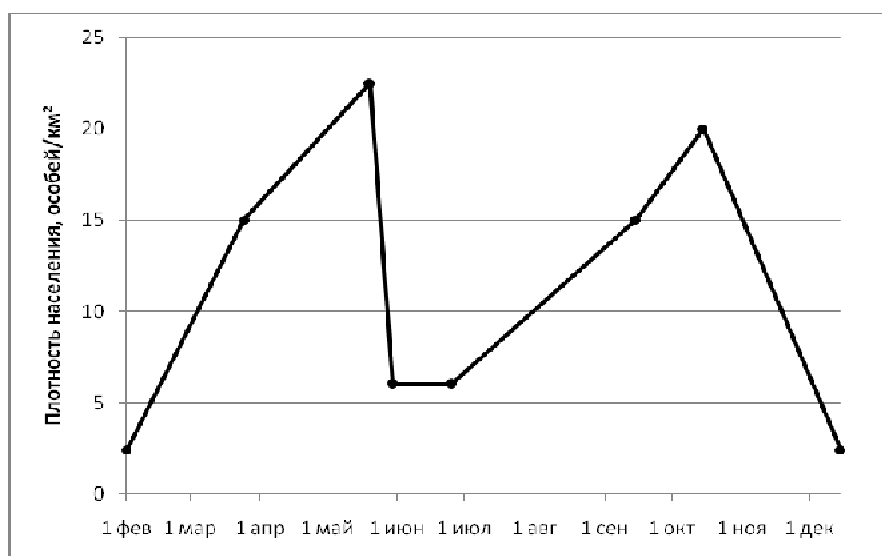


Рис. 53. Сезонная динамика численности тундряной куропатки в осевой части Верхоянского хребта (850 - 1100 м н.у.м.).

В конце марта - начале апреля птицы держались мелкими стаями или по одиночке. Увеличение количества особей в группах началось в середине

апреля. Стаи самцов состояли из 8-17 ос., стаи самок из 2-4 ос. В конце мая-начале июня прошло распределение птиц по гнездовым территориям, завершившееся в конце июня.

Выводки тундряной куропатки начинают собираться в стаи в первых числах сентября. Количество птиц в группах в это время наивысшее. В середине сентября в отдельных, наиболее кормных местах встречены стаи, состоявшие из 80 ос. и более. Перемещение куропаток в середине-конце сентября, скорее всего, носили горизонтальный характер. В начале октября стаи тундряной куропатки можно встретить в массе в долинах рек на высоте 740 м н.у.м., где ранее они были малочисленны. В середине - конце октября на осевой части хребта, крупная стая из 50 ос. была встречена лишь однажды. Обычно птицы держались одиночно или небольшими группами. В начале ноября плотность тундряной куропатки в горах снизилась до 1-3 ос./км².

В отдельные годы весенний подъем численности тундряной куропатки в районе стационара отмечался с начала апреля до начала мая. Например, в середине апреля 1987 г. стаи из 30 и более ос. двигались почти непрерывным потоком.

В начале июля 1989 г., с появлением птенцов в котловине горного озера Илдьиркей (970 м н.у.м.) плотность населения тундряной куропатки составляла 13,3 ос./км². Перекочевку птиц наблюдали здесь в те же сроки, что и обычно - в конце сентября - начале октября. В годы обилия куропаток (1988 г.) первые стаи величиной до 100 ос. отмечены в конце сентября, в годы депрессии (1990 и 1991 гг.) стаи величиной 6-20 ос. также встречались в конце сентября начале октября.

Резюмируя вышесказанное отметим следующее. В Центральном Верхоянье в долинах рек северного предгорья в годы высокой численности тундряной куропатки в предгнездовой и гнездовой периоды наблюдается довольно равномерное увеличение плотности населения вида по мере повышения абсолютной высоты местности. В годы с низкой численностью птицы встречаются в основном в подгольцово-кустарниковом и тундровом

поясах гор и распределение их носит мозаичный характер. На южном макросклоне Верхоянского хребта численность птиц устойчиво низкая. Здесь в период размножения единичные встречи птиц отмечали в подгольцово-кустарниковом субальпийском поясе мезосклонов, выводки- в распадках лесной зоны.

На всей площади Центрального Верхоянья среднюю многолетнюю плотность населения тундряной куропатки в гнездовой период можно оценить в 1,3 ос./км². Для тундряной куропатки характерны сезонные перекочевки, связанные, видимо, с распределением и доступностью зимних кормов и большой глубиной снежного покрова в летних местообитаниях. Перемещения птиц происходят как в горизонтальном и так вертикальном направлениях. Оставшиеся на зимовку в осевой части хребта птицы подвижны. Периодически исчезая в одних местах, они появляются в других. Наблюдается рассредоточение зимующих особей на больших площадях. В годы высокой численности птиц наблюдаются массовые перекочевки на значительные расстояния. При этом птицы перемещаются долинами крупных рек.

Зимняя смертность тундряной куропатки в горной части Центрального Верхоянья в отдельные годы довольно высока. Например, в конце мая 1992 г. при подъеме по одному из распадков мезосклона долины р.Ньямнит протяженностью 2,5 км были обнаружены останки 14 птиц в зимнем оперении.

Судя по опросным и собственным данным, заметные подъемы численности тундряной куропатки на Верхоянском хребте отмечены в 1987-1988 гг. и в 2000-2001 гг., т.е. через 12 лет. Известно, что в осенне-зимний период для неё характерны перекочевки в центральные районы Якутии, - в долины Алдана и Лены. В отдельные годы наблюдаются массовые инвазивные перемещения вида на еще более дальние расстояния.

Установлено, что на Верхоянском хребте движение численности белой и тундряной куропаток асинхронно с изменениями обилия зайца-беляка. В этой

местности заяц имеет 11-летний цикл и амплитуда колебания численности здесь рекордная, не имеющая аналогов в мире: превышение максимума над минимумом может достигать 2500 крат (Соломонов, 1975).

7.3. Каменный глухарь

Относительно недавно каменный глухарь в Якутии был многочисленным. Например, в начале 1960-х гг. охотники-промысловики, белковавшие в бассейне Вилюя, добывали попутно, 150-200 глухарей, а некоторых случаях – до 500 (Егоров и др., 1959). В бассейне верхнего Вилюя 2 бригады охотников из 14 чел. в промысловый сезон 1967-68 г. сдали на заготовительный пункт 800 глухарей (Перфильев, 1975).

О.В. Егоров с соавторами (1959) указывают, что численность глухаря подвержена заметным изменениям. Так в Верхоянье в середине 1950-х гг. за одну экскурсию в осеннее и весеннее время можно было встретить стаи до 10 и более особей, но в последующие годы в той же ситуации - лишь несколько птиц или их следов. В зимний период часть глухарей, в большинстве случаев - самцы, перемещаются в горы, а самки в основном остаются в предгорье или переключиваются в сторону Верхоянской впадины (см. гл. 3). Судя по литературным сведениям, небольшие вертикальные перемещения вида наблюдаются и в других горных районах страны: на Сахалине (Мишин, 1960), в Байкальском хребте (Кирпичев, 1960). Пространственной дифференциации полов при этом не отмечалась.

Резкие колебания численности вида отмечались и в других районах Якутии. К примеру, в начале 1960-х гг. по всему Вилюйскому краю наблюдалась наибольшая численность всех видов тетеревиных птиц, в том числе и каменных глухарей. Затем последовал их резкий спад (Андреев, 1974).

По материалам ЗМУ 2000-2012 гг. каменного глухаря больше всего в южной Якутии (территория администрации г. Нерюнгри), несколько меньше

- в Алданском и Усть-Майском районах, еще меньше – юго-западных и центральных районах Якутии а также в лиственничниках хребта Черского и в бассейне верхней Индигирки, наименьшая - на других участках области распространения вида в Якутии (рис. 54).

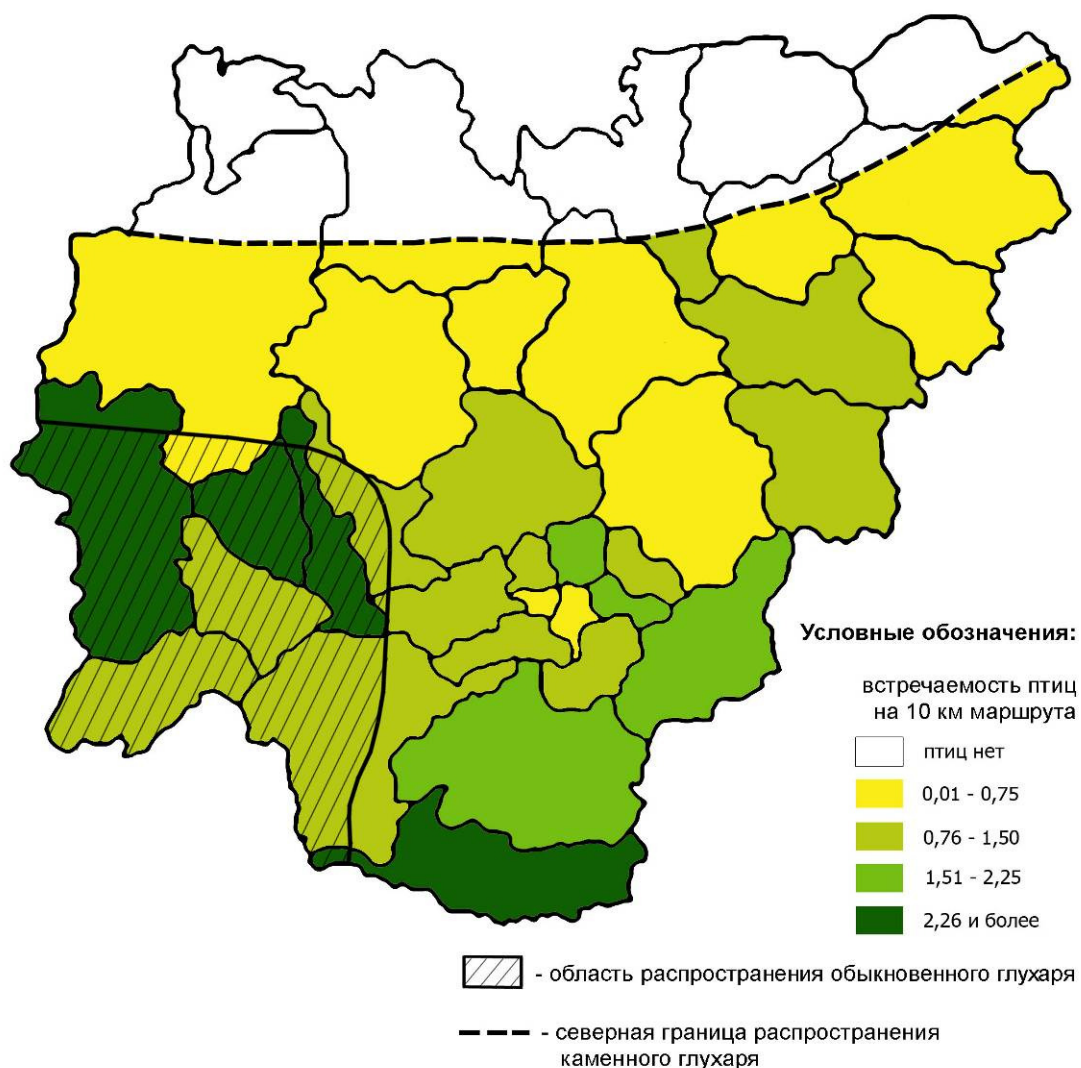


Рис. 54. Встречаемость каменного и обыкновенного глухарей на маршрутах по административным районам (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.).

Во многих частях ареала в размещении каменного глухаря отмечается мозаичность (Кирпичев, 1974; Потапов, 1985). Это характерно и для Якутии. Очаги обилия вида имеют площади от 1,4 до 18,7 тыс. км² (в среднем 4,2), плотность населения в них колеблется от 0,08 до 0,52 ос./км² (в среднем 0,18 ос./км²).

По данным авиаучётов в марте-апреле 2001 г. в западной и южной частях республики численность каменного глухаря наибольшая в верховьях р. Синяя на междуречье рр. Сяа-Сылбыт, Хангдарыма, Хону-Юрях на западе Центральной Якутии (рис. 55). Площадь обследованной территории

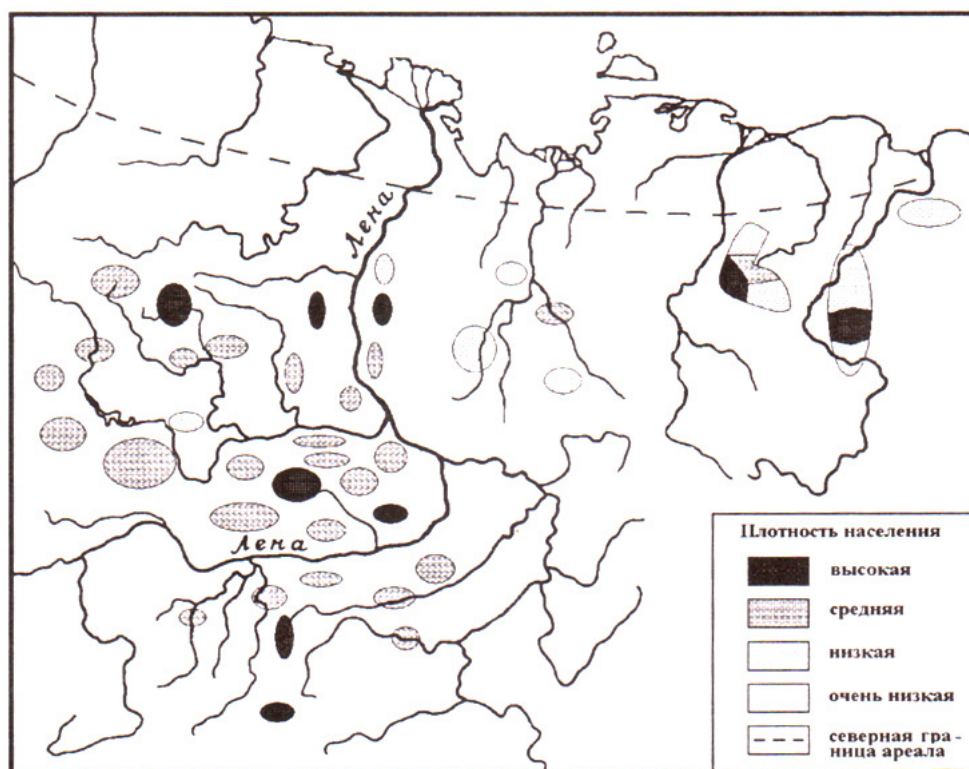


Рис. 55. Относительная численность каменного глухаря по данным авиаучетов 2001-2002 гг. (по: Дегтярев, 2004).

составляет 2,7тыс. км², плотность населения глухаря – 0,57 ос./км². Сравнительно высока численность птиц на юге Якутии в верховьях р. Алдан, на междуречье рр. Амедичи и Унгра: на обследованной площади 6,8 тыс. км² плотность вида – 0,42 ос./км². Третий очаг обилия вида расположен в басс. Вилюя на междуречье верховий рек Тонгуо, Чыбыда, Тымпыйдах и Эйим: на территории 5,2 тыс. км² плотность вида – 0,36 ос./км². Кроме этого, численность глухаря была относительно высокой в бассейне среднего течения р. Олекма (на верховьях рек Чоруода, Тас-Миеле, Орюс-Миел) (Южная Якутия); на участке от верховьев р. Чиркуо до Вилюйского водохранилища (Западная Якутия); в нижнем течении р.Лена (на верховьях

рек Бахынай и Хоруонка) (Северная Якутия). Исключительно низкая численность птиц отмечена в заречных районах Центральной Якутии, на Лено-Алданском междуречье и на юго-востоке республики (0,01 ос./км²).

По данным других авиаучетов в Средней Лене значительная концентрация птиц отмечена в бассейне р. Синяя – на левобережье нижнего течения и в верховьях этой реки и в долине р. Тымпынаайы (табл. 47). В несколько меньшем количестве в эти годы, птиц отмечали в бассейне верхней Мундуруччу и в долинах рр. Унгюеле и Миль. В бассейне Вилюя больше всего глухарей наблюдалось на междуречье рек Тангнары и Арга-Тангнары, в верховье р. Улахан-Ботуобуйа и вблизи Вилюйского водохранилища в верховьях Вилюя, в бассейне Чиркуо и Чона, в среднем течении р. Тюнг на междуречье рек Арга Хоргоччума и Орто-Хоргоччума. В южной Якутии наибольшее число встреч отмечено в бассейне Алдана - левобережье среднего течения р. Гыным и верховья Кумахы.

Таблица 47

Места концентраций каменного глухаря по данным авиаучетов в
разные годы

Участок	Время проведения авиаучетов	Плотность населения, ос./км ²
Средняя Лена		
Бассейн р. Синяя	март 1999 г.	5,72
Долина р. Тымпынаайы	март 1999 г.	4,70
Бассейн верхней Мундуруччу	февраль 1978 г.	2,06
Долины рр. Унгюеле и Миль	февраль 1978 г.	1,43
Бассейн Вилюя		
Междуречье рек Тангнары и Арга-Тангнары	март 1999 г.	6,67
р. Улахан-Ботуобуйа	февраль 1978 г	3,65
Верховья Вилюя	февраль 1978 г	3,32
Бассейны рр. Чиркуо и Чона	март 1973	1,97
Среднее течение р. Тюнг	март 2000 г	1,40
Бассейн Алдана		
Левобережье среднего течения р. Гыным	март 1990 г	6,38
Верховья р. Кумахы	март 1999 г	3,42

Сопоставление авиавизуальных учетов разных лет показывают на сокращение численности каменного глухаря. По данным авиаучетов конца 1960-х гг. (Лабутин, Попов, 1970) на Лено-Вилуйском междуречье насчитывалось (при пересчете с учетом коэффициента) 47 тыс.ос. По данным авиаучётов 2001 г на этой же территории обитало 18 тыс. ос. (Исаев, 2002а).

Результаты авиавизуальной оценки численности каменного глухаря проведенные нами в марте-апреле 2002 г. на северо-востоке Якутии показали, что в районе Верхоянской впадины, на Бытантайском плато, в районе Адычанского нагорья, в предгорной части северного макросклона Центрального Верхоянья численность глухаря крайне низкая – 0,003 ос./км². Наибольшая плотность населения птиц – 0,27 ос./км², отмечена в верховьях р. Табалах (правый приток р. Туостях). В бассейне р. Индигирка, в районе Момо-Селенняхской впадины и Абыйской низменности, птицы не встречены. По опросным сведениям на этой территории каменный глухарь был всегда редок. На Алазейском плоскогорье плотность населения глухаря колеблется от 0,1 до 0,31 ос./км². В бассейне Колымы наибольшая плотность каменного глухаря – 0,53 ос./км², отмечена на междуречье верхнего течения рр. Шаманиха и Селянике. К югу и северу от этой местности плотность населения птиц составила соответственно 0,18 ос./км² и 0,14 ос./км². Другой район повышенной плотности каменного глухаря - долина Омолона, где она составила 0,12 ос./км². На остальной территории Якутии отмечались лишь встречи единичных особей и то на значительном удалении друг от друга. Судя данным авиаучёта, проведённого в басс. Колымы в марте-апреле 1968 г., численность птиц была выше всего на междуречье рр. Березовка и Каменка (1,8 ос./км²).

По данным ЗМУ 2000-2012 гг., запасы каменного глухаря в Якутии колебались от 107 тыс. до 461 тыс. ос. (рис. 56). Предоставленные Центрохотконтролем РФ данные ЗМУ (Межнев, Сиголаева, 2007) представляется , нам несколько завышенными, тем более, что приводимые

численные показатели по ряду лет повторяются. Так, за 2003 и 2004 гг. указывается по 700 тыс. ос., за 2005 и 2006 гг. – 485,2.

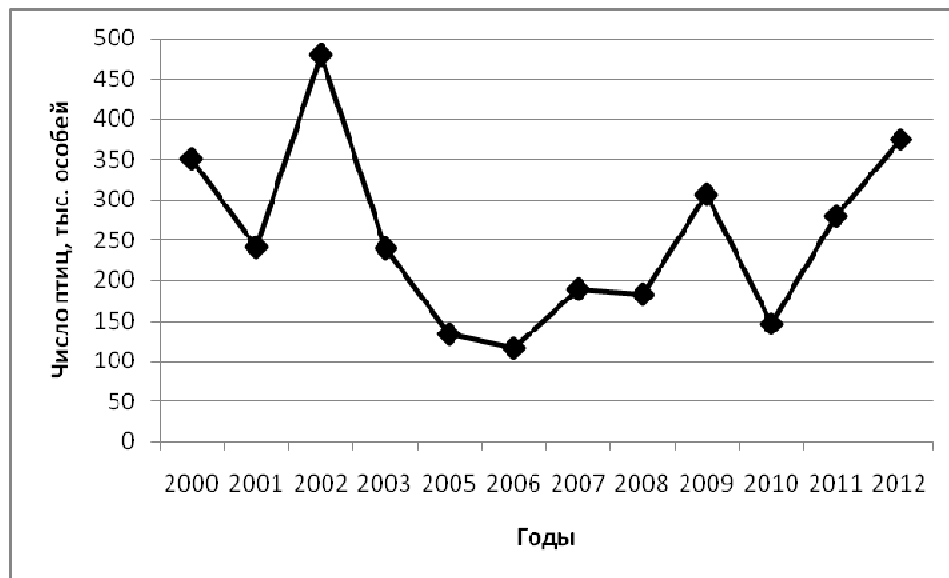


Рис.56. Изменение численности каменного глухаря в Якутии (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.)

Наибольшая численность птиц по данным ЗМУ в Якутии отмечается в 2002 г. (461 тыс. ос.), позднее произошел её резкий спад. В 2005 и 2006 гг. численность вида доходит наименьшей величины (107 тыс. ос.). В 2009 и 2012 гг. вновь наблюдался некоторый подъем численности вида.

На северо-западе Якутии запасы птиц с 12 тыс. ос. в 2000 г. снизились до 2,5 тыс. ос. в 2002 г. До 2008 г. они держались на уровне 5-6 тыс. ос. , после чего начался подъем численности каменного глухаря. К 2009-2011 гг. она достигла 29-33 тыс.ос.

В Вилюйской группе районов наибольшая численность каменного глухаря – 322 тыс. особей отмечена в 2002 г. Позднее последовал спад до 23 тыс.ос.

В юго-западных районах Якутии численность каменного глухаря длительное время держалась на уровне 17-30 тыс.ос.

В бассейне Нижней Лены подъемы численности до 20 тыс.ос. отмечены в 2003 и 2012 гг., в остальные годы количество птиц держалось на уровне 10-17 тыс. ос. и лишь в 2006 г. снижалось до 6 тыс.

В центральной группе районов в 2000-2012 гг. численность глухарей колебалась в пределах 20-33 тыс. ос., опускаясь до 15 тыс. ос. в 2006 г. и до 11 тыс. ос. в 2010 г.

В Южной Якутии колебания численности каменного глухаря достигали значительных размеров: с пикового значения 92,7 тыс.ос. в 2000 г. она снизилась до 23,8 тыс.ос. в 2006 г. Позднее численность росла и к 2011 г. достигла 106 тыс. ос.

В северо-восточной группе районов численность каменного глухаря в 2000 г. составила 41,5 тыс. ос. К 2008 г. снизилась до 3,8 тыс. ос., а затем, к 2012 г. произошел резкий подъем – до 56 тыс.

В бассейне Колымы популяция каменного глухаря сократилась с 15 тыс. ос. в 2000 г. до 3 тыс. 2002 г. В 2005 г. и 2009 г. наблюдался подъём численности вида соответственно до 23 и 35 тыс. ос.

Из приведённых материалов видно, что колебания численности каменного глухаря в разных частях Якутии не совпадали по времени. Поскольку колебания эти асинхронны, можно предполагать, что определенную роль в этом могли сыграть перекочевки птиц. Например, в 2002 г. отмечалось повышение количества птиц в южной части Якутии при снижении их обилия в северной. В этот и предыдущий год в центральной части Якутии наблюдались перемещения крупных стай каменного глухаря (в основном – самцов). Возможно, такие кочевки охватывали большие территории. Например, в восточной части Якутии наибольшая численность зимующих птиц наблюдалась в 2000 г., а в 2002 г. произошло снижение. В это время (2002 г.) в Верхоянье отмечались массовые кочевки стай каменного глухаря в западном направлении.

В бассейне Вилюя, судя по литературным данным, опросным сведениям и нашим наблюдениям, пики численности каменного глухаря отмечались в 1952-1953, 1961-1962 гг. (Андреев, 1974), 1968 г. (Перфильев, 1975), 1980-1982 гг. и 2001- 2002 гг., т.е. через 6, 8, 12 и 18 лет.

В бассейне Олекмы подъемы численности глухаря отмечены в 1952-1953 гг. и в 1963 г (Бентхен, 1967), в начале 1970-х, в 1981-1982, 1989, 1999 и 2012 гг. (опросные данные), т.е. через 10, 8-10, 6-8, 7, 10 и 13 лет.

В Верхоянье (долина р. Дулгалах) повышения численности глухаря наблюдались в 1978 -1980 , 1990-1991 и 2000 гг. В последующие годы значительного подъема численности здесь не наблюдалось. Таким образом, за 35 лет наблюдений было три выраженных подъема численности через 9 - 10 лет.

По нашим наблюдениям в Центральной Якутии динамика численности каменного глухаря за 30 лет просматривается 8 заметных подъемов, в Южной – 6-9.

Следовательно, в бассейнах Вилюя и Олемы, в Верхоянье повышения численности глухаря наблюдались примерно через 10 лет, а в южной и центральной части Якутии динамика вида не имеет заметной цикличности.

7.4. Обыкновенный глухарь

Считается, что по сравнению с другими тетеревиными птицами у обыкновенного глухаря колебания численности имеют более сглаженную амплитуду. Это определяется большей продолжительностью жизни глухарей и более выровненной демографической структурой популяции (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Долбик, 1960; Измайлов, Павлов, 1975; Романов, 1979, 1988; Потапов, 1985; Борщевский, 1989, 2005).

По данным ЗМУ последних лет, на территории России в 2008 г. численность глухарей (обоих видов) оценивалась равной 3,9 млн ос., в 2009 г – 3,3 млн ос. (Комиссаров, 2011).

Судя по опросным данным и нашим наблюдениям, плотность населения обыкновенного глухаря в Якутии претерпевает заметные изменения по годам. При ЗМУ 2000-2012 гг. каменный обыкновенный глухари записывались в одну графу, просто как «глухарь». По этой причине дифференцированная оценка численности для каждого из видов в районах их

совместного обитания затруднена. Мы располагаем более или менее достоверными сведениями за отдельные годы, когда были получены дифференциальные оценки встречаемости каждого вида. В периоды повышения численности обыкновенного глухаря его запасы оценивались величиной от 9 тыс. ос. (2000 г.) до 12 тыс. ос. (2012 г.). В период спада - 2 тыс. ос. (2006 г.) Средняя многолетняя численность – 6,7 тыс ос. Хотя в последние десятилетия общая картина распределения популяции обыкновенного глухаря по территории республики заметно не изменилась, в отдельные годы отмечались пульсации границ расселения, что связано это, скорее всего, колебаниями численности птиц. Известно, что географического распространения глухарей, как и других видов птиц не постоянны и подвержены годовым изменениям (Кирпичев, 1974).

По данным осенних учетов, плотность населения глухаря в районах его обитания в Якутии в целом крайне низкая – 0,01-0,3 ос./км² и только на отдельных участках достигает – 1-2 ос./км². В других частях ареала средние показатели плотности населения глухаря в этот период года составляют 0,5-2,0 ос./км² (Севастьянов, 1968; Назаров и др., 1990; Вартапетов, 1998; Захарова, 1989), а местами достигают 5,0-14,0 ос./км² (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Измайлов, Павлов, 1975).

7.5. Тетерев

Сведения по численности тетерева в Якутии немногочисленны. Известно, что на Вилюе в 1950-1970-е гг. тетерев в заготовках боровой дичи занимал второе место после белой куропатки (Андреев, 1974). В Лено-Амгинском междуречье в 1950-х гг. эта птица была обычной, стаи в 50-100 ос. не представляли редкости (Ларионов и др., 1991). Судя по опросным данным, в 1960-1970-е гг. кадровые охотники за сезон добывали в среднем по 20-30 тетеревов. В долине Средней Лены в 1970-1980-х гг. наблюдается заметное сокращение численности тетерева (Борисов, 1987). В сентябре-

октябре 1979-1987 гг. в долине Лены (район г. Якутска) плотность птиц составляла 0,1-0,5 ос./км², на пойменных островах Лены в районе устья Алдана – 1,0-1,8 ос./км² (Ларионов и др., 1991).

По данным ЗМУ 2000-2012 гг., запасы тетерева в Якутии составляют в среднем 108,7 тыс. ос. (рис. 57). Наименьшая численность вида – 46,4 тыс. ос.

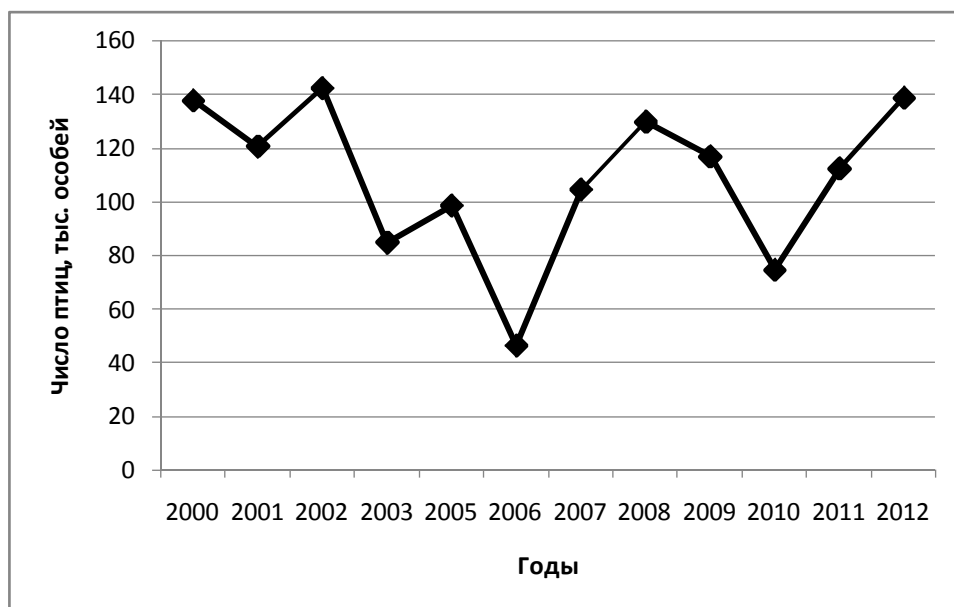


Рис. 57. Динамика численности тетерева в Якутии (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.).

была отмечена в 2006 г. , наибольшая – 142 тыс.ос. – в 2002 г. В целом по России максимальное количество птиц в последнее десятилетие зарегистрировано в 2008 г (Комиссаров, 2011). В этом году численность птиц в Якутии также была высокой – 129,5 тыс. ос. Основные ресурсы тетерева в Якутии сосредоточены на Лено-Вилюйском междуречье (рис. 58). Наибольшее количество встреч птиц отмечается в нескольких центральных улусах и в Ленском районе, несколько меньше – в вилюйской группе районов и в Олекминском улусе, меньше всего встреч тетерева регистрируют в восточной и южной частях распространения вида.

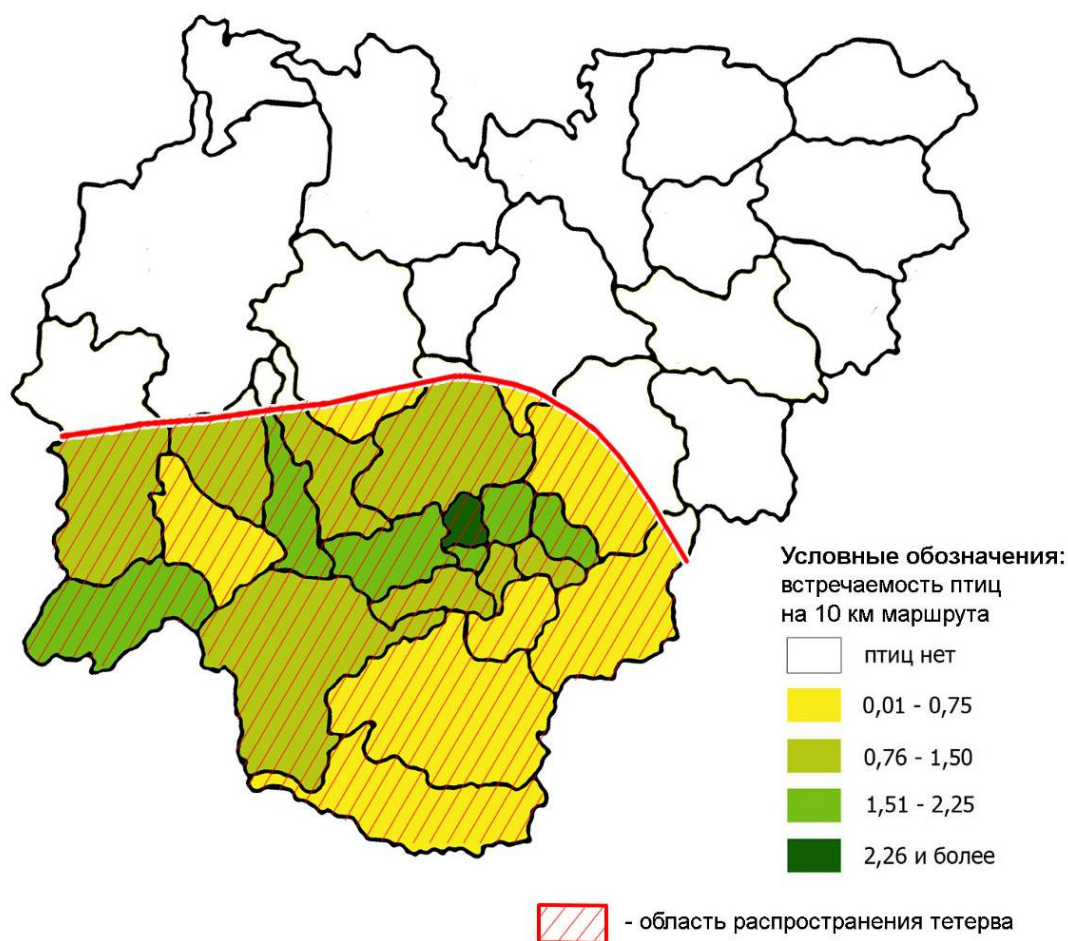


Рис. 58. Встречаемость тетерева по административным районам (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.).

В Вилюйской группе районов наибольшая численность тетерева – 75 тыс. ос. была отмечена в 2002 г., несколько меньшая – 68 тыс.ос. – в 2008 г., наименьшая – 20 тыс.– в 2006 г. В остальные годы она держалась на уровне 40-60 тыс.

В юго-западных районах Якутии наибольшее количество птиц - 45 тыс.ос. отмечена в 2002 г., наименьшее – 5 тыс.ос. – в 2009 г. В 2011-2012 гг. численность стабилизировалась на уровне 39 тыс. ос.

В центральных районах Якутии наибольшая численность тетерева 49 тыс.ос. – отмечена в 2000 г., наименьшая – 10 тыс.ос. – в 2006 г. В южной группе районов наибольшее количество птиц отмечено также в 2000 г, наименьшее – в 2003 г. В динамике численности тетерева в Вилюйской и

Юго-Западной зонах, в районах Центральной и Южной Якутии отмечается определенная синхронность.

Судя по опубликованным в последние годы данным, на территории Якутии находится 1,3 % всех ресурсов тетерева России и 38,8 % – Дальнего Востока (Комиссаров, 2011).

По наблюдениям в центральной части Якутии, тетеревиные стаи в зимний период долгое время держатся на территории площадью 10-40 км² (табл. 48). В летний период тетерев, имея достаточно широкий выбор

Таблица 48

Размеры зимних стаций тетерева в нескольких центральных районах Якутии

Местность	Период наблюдений	Количество птиц в стае и их состав	Площадь участка, км ²	Описание участка
Окрестности стационара «Улай» (Мегино-Кангаласский район)	1989-1990 гг., начало ноября - середина апреля	6 самок	около 20	Сосняки с березняками и открытыми участками (аласы, поляны)
Окрестности с.Магарас (Горный район)	1998-1999 гг., середина октября - начало декабря	7 особей (3 самки и 4 самца)	примерно 40	Лиственничники с березняками и открытыми участками (аласы, поляны)
Окрестности зоопарка «Орто-Дойду» (Хангаласский район)	2004-2005 гг., начало ноября – середина февраля	4 самца	28	Смешанный сосново-лиственничный лес с просеками (ЛЭП, газопровод) и заброшенными пашнями

растительных и животных кормов, обитает на значительно меньшей территории. Такого рода наблюдения имеются у ряда других исследователей. Например, П.Б. Юргенсон (1968) отмечает, что если условия существования благоприятные, то большая часть птиц обитает в течение всей жизни на сравнительно небольшой территории, размеры которой обычно не

превышают 10 км². О.И. Семенов-Тян-Шанский (1960) отмечал, что за зиму максимальное удаление тетерева от места кольцевания не более 26-27 км. Таким образом, тетерев ведет относительно оседлый образ жизни, совершая перелеты на небольшие расстояния связанные с распределением кормовых ресурсов и их обилием. В то же время считается, что оседлость у тетерева заметно меньшая, чем у других тетеревиных (Потапов, 1975). Зимой тетерева перелетают с одного кормового участка на другой, располагающийся иногда на значительном удалении. Так, еще в XIX в. отмечали перелёты тетеревов на десятки километров (Сабанеев, 1876). Ряд исследователей считает, что в случае неурожая сережек березы и при увеличении численности в каком-нибудь районе, тетерева способны совершать массовые перемещения, подчас принимающих характер сезонных миграций (Формозов, 1935). В таких случаях величина стай может вырастать до тысячи птиц (Кириков, 1968).

Известно, что очень большие стаи тетеревов возникали не только при массовых миграциях, но и при кормежках на хлебных полях (Сабанеев, 1989). Отмечается также преобладание в стаях самок (Ушаков, 1929). С. А. Северцов (1941) полагал, что такое явление результат преимущественного отстрела косачей.

У тетерева амплитуда колебаний численности выше, чем у остальных лесных тетеревиных птиц Палеарктики. Она сравнима с таковой белой куропатки в тундровой зоне (Потапов, 1985). Динамика численности тетерева вида в европейской части ареала характеризуется 3—4-х и 10-летними циклами (Семенов-Тян-Шанский, 1960). В центральной части Якутии, судя по опросным сведениям и учетным данным последних лет, после длительной депрессии в начале 1970-х годов, наблюдались заметные подъемы численности в 1988-1989, 2000 и 2009 гг., т.е. примерно за 40 и более лет их было всего три, через 16-18, 11 и 9 лет. В Вилюйской зоне районов за 33 года пики численности отмечены в 1980, 1991, 2002 и 2008 гг., т.е. 4 подъема через 11, 11 и 6 лет.

7.6. Рябчик

Численность рябчика на большей части ареала держится на относительно высоком уровне, хотя периодически в отдельных регионах она падает до критически низкого (Потапов, 1985). В 1980-е гг. численность рябчика на всей территории СССР осенью составляла примерно 30 млн. ос. (Дебрин и др., 1981). Ресурсы птиц в первое десятилетие XXI в. стабильны, составляя 22-27 в России млн. ос. (Комиссаров, 2010).

Сведения по численности рябчика в Якутии в большинстве опубликованных работах, так или иначе затрагивающих эту проблему, носят субъективно-общий характер. Критерии её оценки ограничиваются терминами «много», «средне» и «мало» (Воробьев, 1963, Перфильев, 1975). Некоторое представление о ресурсах рябчика вносят данные анкетирования охотников, проведенные нами в ряде районов Якутии. Судя по полученным анкетам (n= 142) в южных (Алданский и Нерюнгринский районы) и в ряде центральных (Амгинский, Хангаласский и Чурапчинский) районах в 1970-1980-е гг. число птиц, добытых одним охотником, за сезон исчислялось десятками, в отдельных районах – сотнями. В настоящее время средняя добыча рябчика заметно ниже прежней и составляет на одного охотника в среднем 7-8 птиц. Отсюда можно предположить, что общая численность птиц в районах с заметным антропогенным прессом уменьшается. Опрос населения малонаселенных районов Якутии (Верхоянский, Жиганский) показал, что рябчики, даже при их обилии, добывались охотниками лишь от случая к случаю. По оценке самих охотников, запасы вида в этих районах держатся на том же уровне, что и 20-30 лет тому назад.

Основные ресурсы рябчика в Якутии сосредоточены в её южной части. С продвижением на север они сокращаются (рис. 59). Минимальная численность вида отмечается в северо-таежных районах и лишь в бассейне Лены численность птиц несколько выше.

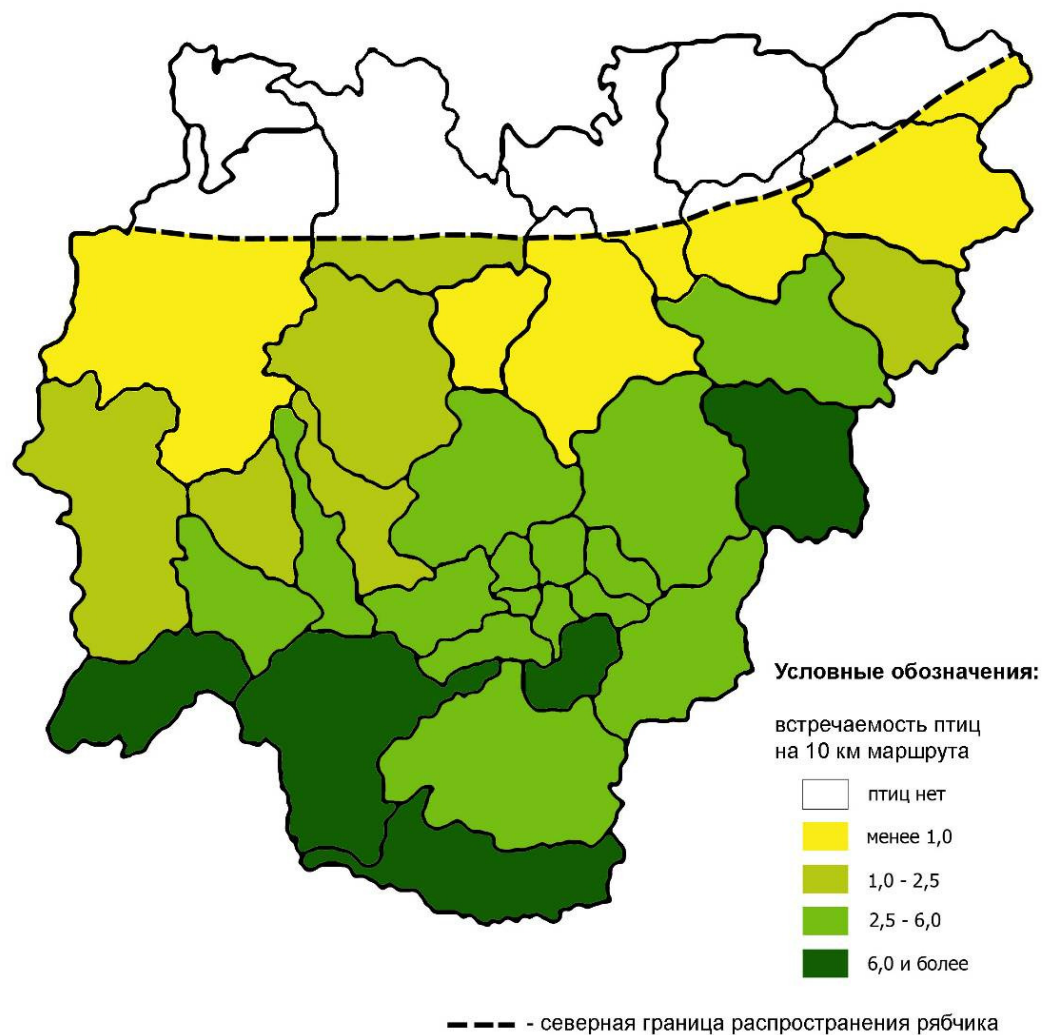


Рис. 59. Встречаемость рябчика по административным районам (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.)

По данным ЗМУ 2000-2012 гг., численность рябчика в Якутии подвержена заметным годовым колебаниям: от 243 тыс. ос. в 2010 г. до 1150 тыс. ос. В 2012 г. (рис. 60). Высокая численность отмеченная в 2000 г. - 798 тыс.ос. К 2003 г. она упала до 316 тыс., позднее – до 2009 г. – держалась на среднем го уровне. В 2010 г. численность рябчика была минимальной, а к 2012 г. она выросла до максимального уровня за 12 лет наблюдений.

На северо-западе Якутии численность рябчика низкая и держится на уровне 10-20 тыс. особей, поднимаясь в отдельные годы до 44 тыс. ос. (2009 г.) и даже 75 тыс. ос. (2002 г.).

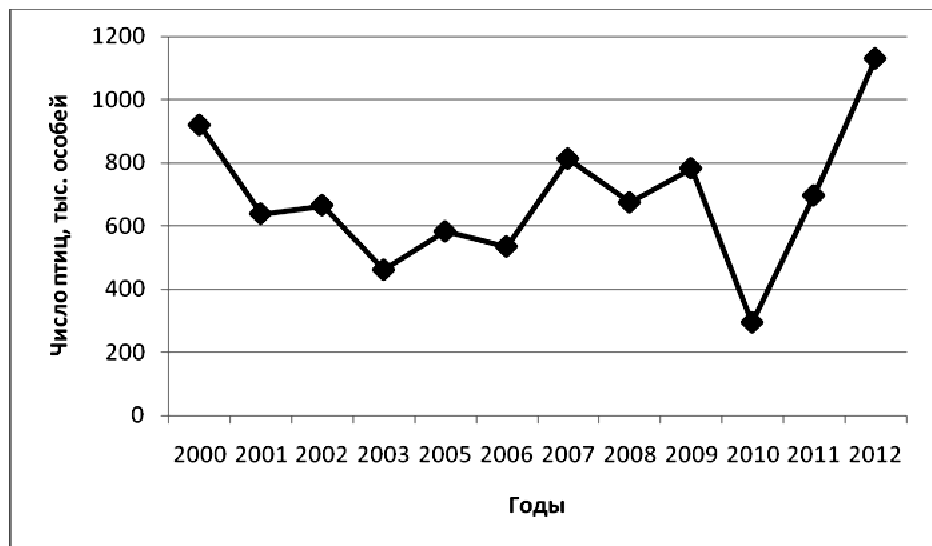


Рис. 60. Динамика численности рябчика в Якутии (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.)

В Вилюйской группе районов наибольшая численность рябчика была отмечена в 2000 г. – 280 тыс. ос., после чего последовало её постепенное снижение, достигшее минимального уровня в 2010 г. – 36 тыс.ос. В последние годы в этих районах наблюдается некоторый рост численности рябчика.

В юго-западных районах Якутии численность рябчика колеблется по годам от 100 до 200 тыс. особей. Её снижение наблюдалось в 2010 г. (52 тыс. особей), а подъем – в 2012 г. (253 тыс.).

В центральных районах Якутии численность рябчика держится в основном на уровне 40-80 тыс. особей, поднимаясь в отдельные годы до 113-116 тыс. ос. (2007, 2001 гг.).

В южных районах Якутии численность рябчика варьировала в широких пределах – от 37 тыс. ос. в депрессивном 2005 г. до 308 тыс. ос. в пиковые 2000 и 2011 гг.

На северо-востоке Якутии запасы рябчика держатся на среднем уровне 50-100 тыс. особей. В 2002-2003 гг. она снижалась до 15 и 21 тыс.ос., в 2009 г. поднималась до 241 тыс.ос. В 2012 г.она достигла максимума в 404 тыс.ос.

В Колымо-Индибирской группе районов средняя численность птиц держалась на уровне 15-25 тыс. ос. В 2002 г. она поднималась до 43 тыс. особей, но с 2010 г. находится на низком уровне.

Рябчик проводит жизнь оседло, обычно в пределах небольшого участка. Чем большей ёмкостью обладает угодье, тем меньше площадь занимаемого птицами участка. Участок охраняет самец и если на нём есть достаточное количество зимних кормов, птицы не покидают его в течение всего года. В оптимальных биотопах Европейской части ареала плотность рябчика достигает 50 ос./км² (Потапов, 1985; Bergmann et.al., 1982). В России наилучшими для гнездования рябчика являются районы расположенные в подзоне южной тайги, с умеренно континентальным климатом. Здесь весенняя плотность вида достигает 20-30 ос./км² (Потапов, 1985).

В центральной части Якутии размеры участка занимаемого одним самцом в весенний составляют в среднем $0,9 \pm 1,2$ км² (n = 56), в южной – $0,4 \pm 0,7$ км² (n = 35).

По нашим наблюдениям, наибольшие запасы рябчика сосредоточены лишь в ряде южных (Ленский, Олекминский и Алданский) и западных (Мирнинский и Сунтарский) районов Якутии, где в годы пиковой численности плотность вида в предпочитаемых угодьях доходит местами до 40 ос./км² (в среднем 28).

В Сибири наиболее высокая осенне-зимняя плотность рябчика – до 120 ос./км² отмечена на Ангаре (Владышевский, Шапарев, 1975). На северо-восточном Алтае и в Восточных Саянах средняя зимняя плотность рябчика - 8,0 особей/км² (Дулькейт, 1964). В Якутии наивысший предел этого показателя – 60,5 ос./км² отмечен в октябре 2007 г в приречных ельниках среднего течения р. Алдан. Далее, скорее всего, большая часть птиц покинули эти местообитания и во второй половине зимы плотность населения вида снизилась здесь до 7,8 ос./км².

Для рябчика 3-4 летние циклы численности наблюдаются в Фенноскандии. Сходная цикличность наблюдается на Кольском полуострове.

В предгорьях Восточных Саян продолжительность цикла составляет 6-7 лет, в Карелии, в верховьях р. Печора, в Архангельской и Вологодской областях – 7-8 лет, в Прибалтике, в европейской части России, Западной Сибири, северо-востоке Алтая, Забайкалье – 9-10 лет (Дулькейт, 1964, Юргенсон, 1968; Гайдар, Романов, 1976; Потапов, 1985; Захарова, 1989, Валдайский, 1990; Ананин, 2011).

Амплитуда колебания численности птиц в отдельных районах ареала достигает больших значений. Более ярко она выражена в северных частях ареала (Юргенсон, 1961, Островский, 1969; Захарова, 1989). По нашим наблюдениям, в низовьях рр. Яны и Лены, у северной границы распространения, численность рябчика повышается через каждые 4-6 лет. В южных районах Якутии численность вида долгое время держится на стабильно среднем уровне. В ряде центральных районов Якутии повышение численности рябчика отмечены в 1986-1987 гг. и 1997 г. (Седалищев, 2000). В 2000-2012 гг. здесь было два заметных подъема численности рябчика – в 2000 и 2007 гг.. Следовательно, строгой цикличности в динамике численности рябчика в центральных районах Якутии, по-видимому, не наблюдается.

7.7. Дикуша

Сведений о численности дикуши крайне мало. В конце XX в. среднегодовая осенняя численность на Дальнем Востоке оценивалась в 151.8 тыс. ос. (Литун и др., 1991). В пределах ареала дикуша распространена весьма неравномерно. Ранее в Алдано-Учурском бассейне, верховьях р. Амгунь, бассейне р. Горин, районах оз. Кизи и зал. Де-Кастри, на северном Сихотэ-Алине дикуша была вполне обычной птицей (Михеев, 1952, Потапов, 1985). В последние десятилетия численность дикуши катастрофически снижается, а в иных местах она полностью исчезла (Воронин, 2000; Антонов, 2008). В то же время в ряде районов распространения она пока обычна (Бисеров, 1999, 2001).

Для Якутии достоверных данных о численности вида нет. Указывается, что дикуша малочисленна и обычна только на среднем Алдане и в низовьях Учюра (Воробьев, 1963, Перфильев, 1975). В настоящее время, судя по опросным сведениям, она исключительно редка и встречается сравнительно часто лишь на Токкинском Становике.

По материалам августовских учетов, 2003 и 2004 гг. на правом берегу р. Алдан у северной границы распространения вида, плотность дикуши составляла в среднем 0,03 ос./км², в долине р. Гонам в центральной части области обитания вида в Якутии – 0,1 -0,03 ос./ км² (рис. 61). В предгорьях Станового хребта в бассейнах рек Сутам и Алгама (притоки 4-го порядка р. Алдан) в зимний период 2005 г. плотность дикуши оказалась ещё более низкой – 0,01 ос./км². Крайне редко дикуша встречается на западной границе – долине р.Тимптон. Судя по опросным данным, больше всего птиц встречается в сплошных массивах ели аянской на северных склонах Токкинского Становика. В целом, общая численность азиатской дикуши в Якутии оценивается в 8-10 тыс. ос.



Рис. 61. В долине р. Гонам сохраняется относительно высокая численность дикуши. Август 2003 г.

В Якутии на западной границе распространения азиатская дикуша встречается крайне редко. В долине р. Сутам птицы отмечены лишь в нижнем её течении. В верхнем и среднем течениях р. Тимптон встречались лишь единичные особи, и лишь однажды, в середине ноября 2000 г. охотник-любитель С.К. Виноградов наблюдал здесь стаю, состоящую из 17 птиц. По опросным данным, несколько десятков лет тому назад на восточной границе распространения в долине Учюра дикуша была обычной птицей. Нередкой она была и на северной границе ареала по правобережью Алдана. В настоящее время дикуша в этих местах встречается крайне редко.

7.8. Факторы, влияющие на численность тетеревиных птиц

Падение численности каждой конкретной популяции в естественных условиях и её последующее восстановление является следствием совокупного действия многих популяционных процессов и местных внешних абиотических и биотических факторов (Лэк, 1957). Увеличение обилия или его сокращение у тетеревиных птиц зависит от множества факторов, в числе наиболее важных – условия зимовки и успех размножения (Потапов, 1985; Панов и др., 2002). Анализируя летние погодные условия можно прогнозировать ожидаемую осенью численность тетеревиных (Михеев, 1948, Воронин, 1976, Назаров, Шубникова, 1988)

Погодные условия зимовки сказываются на общей численности тетеревиных птиц и физиологическом состоянии особей в начале периода размножения (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Никульцев, 1963; Потапов, 1985). Зимняя смертность в популяциях тетеревиных птиц составляет в среднем 40-50 % осенней численности (Юргенсон, 1966; Русанов, 1973; Морозкин, 1979). Для районов с сильным океаническим влиянием в зимы со значительной плотностью снежного покрова и частыми оттепелями отход тетеревиных птиц бывает наибольшим, в зимы же с рыхлым снежным покровом и без оттепелей – наименьшим (Потапов, 1987; Юргенсон, 1967).

Подобное иногда наблюдается и в других местах. Так в верховьях р. Печоры смертность тетеревиных птиц в зиму 1938-1939 гг. с оттепелями составила 49%, а в следующую «нормальную» зиму – 6,3 % (Донауров, 1947). Особенно высока зимняя смертность у молодых птиц, которая в центральной части европейской России может достигнуть 60 %, а в неблагоприятные зимы – до 75-80 % (Киселев, 1978).

Известно, что образование наста может вызвать массовую гибель тетеревиных птиц (Логминас, 1962; Ивантер, 1963; Формозов, 1976; Киселев, 1978 и др.).

В горах Верхоянья одним из основных факторов, влияющим на численность куропаток, являются резкие изменения погоды в ранневесенний период. Например, в конце марта-начале апреля 1989 г. и в 2000 г. в результате резких перепадов температуры от положительных значений до сильных морозов в течение нескольких дней, отмечалась массовая гибель белой куропатки. Весной 2001 г. в Центральной Якутии была отмечена высокая смертность белой куропатки и рябчика (соответственно 56 и 70 %) из-за череды потеплений-похолоданий, приведшей к образованию плотного наста. Подобные примеры в Якутии приводят и другие исследователи. Множество погибших куропаток находили весной 1939 г. в бассейне р. Марха, когда после гололедицы, вызванной резким потеплением и дождём в марте, наступило резкое похолодание (Перфильев, 1975).

Кроме аномальных ранневесенних явлений причиной массовой гибели тетеревиных птиц может стать малоснежье и сильные морозы в начале зимы (Данилов, 1968). Это справедливо для многих северных регионов, но особенно заметно в Якутии, где на большей части территории с конца сентября-середины октября господствует сибирский антициклон. В подобных обстоятельствах трофические условия играют незначительную компенсационную роль (Алексеев, 2011). Когда снега недостаточно для того, чтобы зарыться в него, а морозы сильны, у тетеревов отмечаются массовый падеж или миграция (Формозов, 1961, 1976). В Якутии особенно в

центральной её части такие зимы нередки. Большая часть глухарей и тетеревов в такие годы откочевывает из малоснежных районов в более многоснежные, а более мелкие – рябчик и куропатки используют места с более глубоким снеговым покровом (надувы, понижения микрорельефа).

Зимой смертность тетеревиных птиц во многом определяется деятельностью хищников (Донауров, 1947; Павлов, 1969; Островский, 1974; и др.). Иногда сочетание холодного лета и ранних холодов бывает губительным для молодых птиц, не способных быстро перейти на зимний (веточный) корм (Назаров, Шубникова, 1983).

В Центральном Верхоянье весной 1989 г после неблагоприятной зимовки многие белые куропатки оказались сильно истощенными (Исаев, 1994). Средний вес самцов в мае составлял $540 \text{ г} \pm 3,8$ (от 430 до 650, $n=27$), а самок - $483 \text{ г} \pm 2,3$ (от 420 до 540, $n=8$), что на 8-10 % ниже показателей других лет. На Нижней Колыме в таком состоянии большая часть куропаток не могла приступить к размножению (Andreev, 1988). Такое явление отмечается и у других тетеревиных птиц. Например, в результате неблагоприятной зимовки нарушаются способности к нормальному размножению у части самок глухаря (Кириков, 1952).

Одной из главных причин колебаний численности тетеревиных птиц является изменчивость успеха размножения, определяемая погодноклиматическими условиями сезона гнездования. В тундре и лесотундре задержка начала размножения, вызываемая поздней и холодной весной, может достигать 3-4 недель. В более южных областях влияние этого момента менее существенно. В такие неблагоприятные вёсны большинство самок вообще не приступает к гнездованию (Павлов, 1975; Воронин, 1978).

Хотя элементы терморегуляции птенцов тетеревиных птиц формируются до их вылупления (Aulie, Moeen, 1975, 1976) количество эмбрионов, погибших в середине процесса инкубации, в основном от холодов, у тетерева составляет 3-6,2 % (Ульянин, 1949), у белой куропатки – 3,3 %, у рябчика – 2,6-4,3 %, у глухаря – 1,6-2,8 % (Юргенсон, 1968;

Морозкин, 1979). По наблюдениям за гнездами, где было прослежено насиживание самок до вылупления птенцов (от 2 до 11 дн.), в благоприятные годы эффективность инкубации у белой куропатки в Якутии составляет 97,1% (n=9), у каменного глухаря – 96,8 % (n=5).

Известно, что ежегодная смертность молодняка отряда Курообразных составляет 72 % (Паевский, 1974). Выживаемость в первый год различных видов тетеревиных птиц составляет 32-55% (Потапов, 1985). Высокая гибель молодняка тетеревиных птиц при неблагоприятных погодных условиях подмечена давно (Северцев, 1932). Например, смертность в выводках обыкновенного глухаря может достигнуть 80-95 % (Островский, 1974).

На успешность размножения белой куропатки влияние оказывает, прежде всего количество летних осадков (Семёнов-Тян-Шанский 1960; Bergerud 1970; Воронин 1987). Этот фактор сказывается в первые две-три недели жизни птенцов, в период установления устойчивой терморегуляции (Кириков, 1952; Høglund, 1955; Muller, 1974; Потапов, 1985 и др.). Важную роль в поддержании гомойотермии у птенцов белой куропатки в первые недели жизни играет поведение – использование тепла самки и естественного тепла (Myhre et al., 1975). Кроме этого известно, что для теплопродукции у куропатки большое значение имеет дрожь и у птенцов за первые 20 суток после вылупления отмечается 83-кратное увеличение массы волокон грудной мышцы (Aulie, 1976; Aulie, Steen, 1976).

Еще сильнее осадки сказываются на севере. По нашим наблюдениям в Центральном Верхоянье, в сезоны с малым количеством осадков численность белой куропатки достоверно возрастала, а в дождливые годы – сокращалась (Исаев, 1994). Особенно высокий отход птенцов белой куропатки - 90% и выше была отмечена в 1991 г., когда в начальный период роста птенцов (июль) шли затяжные дожди. Высокая смертность птенцов этого вида была отмечена также 10 июля 1987 г., когда выпал снег, растаявший только через 3 суток (сообщение З.З. Борисова).

В отдельные годы высокий отход птенцов белой куропатки отмечается и в тундрах Якутии. Например, в середине июля 1998 г. на Нижней Колыме после снегопада было найдено множество погибших птенцов белой куропатки (сообщение В.Н. Егорова). Следует заметить, что летом кратковременное выпадение снега в горах и тундре – не редкость. Как правило, его выпадает немного и держится он всего несколько часов.

В Большеземельской тундре в отдельные годы гибнет до 90-95 % молодняка и до 40-50 % взрослого поголовья белой куропатки, а общий отход в популяции варьирует в пределах 60,4-86,8 % (Воронов, 1978). В тундрах Ямала смертность птенцов куропатки к августу составляет 23 %, а к сентябрю – 43-50 % (Пиминов, 1979).

Нами исследована смертность белой и тундряной куропаток в выводковый период на осевой части Центрального Верхоянья в годы депрессии численности птиц. Смертность молодняка белой куропатки составила 50%, взрослого поголовья 10-15 %, общий отход в пределах 60-65 % (табл. 49). Смертность молодняка тундряной куропатки в первые месяцы жизни была меньше, чем у белой, что свидетельствует о лучшей её приспособленности к условиям гор.

Таблица 49

Гибель куропаток в летний период в осевой части Центрального Верхоянья (1989-1992 гг.), %

Вид	Гибель птенцов по месяцам				Взрослых за период	Общая смертность
	Июль	Август	Сентябрь	Всего		
Тундряная куропатка	10	10	10	30	10	40
Белая куропатка	20	20	10	50	10-15	60-65

На большей части ареала гибель птенцов рябчика до разлёта выводков составляет 24 – 50 % (Михеев, 1952; Ивантер, 1962; Коренберг, Кузнецов, 1963). По нашим наблюдениям, в среднем течении Алдана (Южная Якутия) в 2006-2011 гг. смертность молодых птиц составляет в среднем 28,6 % (20,1 –

47,4%). В соседнем с Якутией Красноярском крае, смертность молодых птиц данного вида достигает 44,4% (Дулькейт, 1964). В 1987 г. высокую смертность молодняка рябчика наблюдали в Центральном Верхоянье, когда в предгорьях снег лежал до начала июня, а выше в горах до конца первой декады этого месяца (устное сообщение З.З. Борисова). По данным метеостанции Сюрен-Кюель, весь июнь и первая половина июля были холодными, среднесуточная температура июня составила 7°C, а 10 июля выпал снег, который держался в течение двух дней.

Отход птенцов тетерева в июле-августе колеблется от 26 до 45 % (Михеев, 1952). В Эстонии смертность птенцов данного вида тетерева к сентябрю составляет 40-61,5 % (Вихт, 1981). По Якутии имеются лишь косвенные сведения о смертности птенцов тетерева. Например, в 1961 г на Лено-Амгинском междуречье в полной кладке насчитывалось $8,5 \pm 0,31$ ($n=8$) яиц, а в конце июня-августе выводки ($n=4$) состояли из 6-8 птенцов (Ларионов, 1962; Ларионов и др., 1991).

Смертность птенцов каменного глухаря в Якутии не изучена. Известно, что у родственного вида обыкновенного глухаря к середине августа погибает около 40-45 % приплода (Коренберг, Кузнецов, 1963). По данным августовских учетов, на среднем Алдане в период 2004-2009 гг. смертность молодых птиц составляла 33,8 % (от 25,2 до 46,3%).

Таким образом, на выживаемость тетеревиных птиц влияет целый ряд отрицательных факторов, а их сочетание может оказаться губительным для отдельных видов. В горах Верхоянья основными факторами, влияющими на численность двух видов куропаток, являются сочетание резких колебаний температуры в ранневесенний период и осадки в начальный период жизни птенцов.

Высокая численность тетеревиных птиц, как правило, сопровождается повышенным заражением птиц различными гельминтами (Касимов, 1956; Рыковский, 1961). В Норвегии увеличение количества белых куропаток повело к возникновению среди них эпизоотии кокцидиоза (Moss, 1969). В

Якутии в годы пиков численности также характерна высокая смертность тетеревиных птиц от хищников, паразитов и болезней, на чём более подробно остановимся в главе 9.4. «Болезни и паразиты».

Численность тетеревиных птиц лимитируется не только погодными условиями, но и кормовыми ресурсами (Гаврин, 1956). Некоторые исследователи придерживаются мнения, что тетеревиные птицы используют лишь небольшую часть своего кормового ресурса и нехватка пищи наблюдается в исключительных случаях и только зимой. Например, по наблюдениям А.В. Андреева (1980) на северо-востоке Азии во время резких подъёмов численности белой куропатки зимой в ряде мест возникает дефицит зимних кормов. Его дальнейшие исследования (Andreev, 1988) показали, что трудности перезимовки птиц возникают не «в кормовом фонде», а в качестве питания и недостаток белка испытывают глухари, дикуши и куропатки, у которых в течение большей части зимы баланс азота отрицательный. Только у тетерева и рябчика перезимовка проходит несколько лучше — берёзовая серёжка хорошо помогает уйти от истощения. В тоже время известен случай, когда в Лапландском заповеднике наблюдалась повышенная зимняя смертность тетеревов в результате ухудшения качества кормов из-за гибели берёз от гусениц-вредителей (Семенов-Тян-Шанский, 1989).

Сокращению численности предшествуют неурожаи ягод и семян. Между урожаем ягод и обилием куропаток существует сильная корреляция (Перфильев, 1967). В ряде работ отмечается, что численность рябчика и глухаря в зимний период не лимитируется пищей (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1977)

Середина XIX века является принципиальным климатическим рубежом – окончанием прохладно-влажной эпохи и началом развития тепло-сухой эпохи, продолжающейся до настоящего времени (Кривенко, 2003). Потепление климата оказывает положительное влияние на одни виды оседлых птиц и отрицательное на других (Волков, 1969).

Глобальное изменение климата затрагивает территорию Якутии. В качестве примера можно привести изменение климата в Верхоянье, где в 1881 г. в г. Верхоянск была отмечена самая низкая температура в Евразии ($-67,8^{\circ}\text{C}$). В конце XIX века средняя январская температура воздуха была $-51,5^{\circ}\text{C}$, в XX веке температура воздуха была, в основном, выше средних многолетних, а концу XX в. среднеянварская температура составила -44°C . В последние годы наблюдается повышение и среднегодовой температуры и в других районах региона. В целом, на всей территории Якутии она повысилась в среднем на $2-3^{\circ}\text{C}$. Правда процесс этот коснулся в основном центральных и южных районов республики.

Прямая зависимость динамики численности двух видов куропатки от потепления климата явным образом не выражена. Снижение численности обоих видов белой куропатки в таежной части Якутии объясняется, скорее всего, антропогенным прессом. Впрочем выяснение связи изменения климата и численности куропаток требует дальнейших исследований.

На изменение численности каменного и обыкновенного глухарей в южных районах Якутии влияет их динамика на соседних территориях (Исаев, 2010).

Перекочевки. Так называемых «оседлых» птиц, строго говоря, не существует. В действительности они всё же мигрируют, хотя и не регулярно и на небольшие расстояния (Гагина, 1958; Hoffman, Braun, 1975; Herzog, Keppie, 1980). Известно, что успешность зимовки птиц в значительной степени определяется необходимым уровнем белка в корме (Martin, 1968). Уровень белка менее 4 % не способствует сохранению массы тела и высокому коэффициенту переваримости корма (West, Meng, 1966). Поэтому поиск кормов определенной питательности лежит в основе кочевок тетеревиных птиц (Слоним, 1971).

Время от времени некоторые виды тетеревиных птиц (тетерев, белая куропатка, глухарь, каменный глухарь) массово перемещаются, что сказывается на локальной численности этих видов (Потапов, 1974).

Например из тундровых районов Якутии белая куропатка в отдельные годы совершает довольно дальние массовые откочевки, проникая в глубь лесной зоны на десятки, а иногда – сотни километров (рис. 62). Из тундры отлет куропатки начинается обычно с сентября. Главная причина миграций белой куропатки – ухудшение кормовых условий и ветровое уплотнение снегового покрова. Откочевка птиц из тундры носит в основном пульсирующий характер. К ноябрю куропатки концентрируются в южной тундре, в высоких ивняках, произрастающих по берегам рек и озер. Весенние кочевки проходят обычно постепенно, без больших скоплений птиц. Лишь в некоторые годы наблюдаются массовый пролет куропаток в северном направлении. Пути перекочевок птиц лежат главным образом в долинах рек.



Рис. 62. Стая белых куропаток во время кочевки. Фото А.А. Кривошапкина.

В некоторые благоприятные годы незначительная часть белой куропатки остается зимовать в тундре, но чаще птицы откочевывают в лесную зону Якутии. Следует отметить, что в тундрах европейского севера в

малоснежные зимы высокие кустарники занесены снегом в меньшей степени, и куропатки часто зимуют в местах гнездования (Михеев, 1948, 1964; Скробов, 1969; Пиминов, 1986). Но для большинства районов северной части ареала куропатки характерны сезонные перекочевки, в отдельные годы принимающие характер миграций (Романов, 1934; Брюханов, 1935; Михеев, 1948; Irwing et.al., 1967, и др.). Причина таких массовых миграций заключается в увеличении осенней численности птиц (Назаров, Шубникова, 1971).

Как показано в табл. 50 размер стай в период раннезимних откочевок в тундре и северной тайге в среднем одинаков, но максимальное и минимальное число птиц в тундре выше. Размер стай в европейской тундре может доходить до 520 особей (Пиминов, 1991). В средней тайге в это время года среднее количество птиц и максимальное их число в стае заметно ниже. В низовьях Колымы установлено, что размер стай находится в прямой зависимости от площади тальниковых зарослей (Хлебосолов, 1990).

Таблица 50

Размер стай белой куропатки в конце октября - ноябре в разных районах

Якутии

Среднее количество в стае, особей			Минимальное количество в стае, особей			Максимальное количество в стае, особей		
Тундра (n=38)	Северная тайга (n=45)	Средняя тайга (n=36)	Тундра	Северная тайга	Средняя тайга	Тундра	Северная тайга	Средняя тайга
33,6±9,3	33,7±3,1	9,9±2,6	7	4	4	100 и более	80	35

Перекочевки белой куропатки в отдельные годы принимающие характер миграций наблюдаются и в горных районах (Кищинский, 1975). В горах Якутии кочевки этого вида детально изучены в центральной части Верхоянского хребта (Исаев, 1994). Здесь на северном макросклоне осенне-зимняя перекочевка белой куропатки вниз по долинам рек идет с различной интенсивностью в разные годы. В годы высокой численности (1987-1989 гг.)

вертикальные миграции хорошо выражены: с начала октября до конца ноября наблюдалось постоянное движение стай из 30-50 особей в нижние части гор. В Центральном Верхоянье зимой 1988-1989 гг. начался спад численности белой куропатки. Снижение количества птиц мы объяснили эмиграцией большого числа особей за пределы территории в осеннее - зимний период, небольшим возвратом птиц весной следующего года, и высокой смертностью в зимне-весенней период 1989 г. (Исаев, Борисов, 1992). По данным опроса охотников, в конце октября - середине ноября массовые перекочевки птиц наблюдались фактически по всем притокам р. Яна. В верховьях и среднем течении рек, расположенных в горной части и в предгорье, птицы двигались вниз по долинам, т. е. на север. На Янском плоскогорье перемещения шли в разных направлениях. Куропатки держались вблизи рек (Яна и низовья притоков). Следовательно, основная масса птиц, гнездившихся в исследованном и сопредельных районах, зимовала на участке Янского плоскогорья, расположенном в 200-400 км от мест гнездования. В годы низкой численности – миграция была слабо выражена, стаи состояли из 7-12 особей, перекочевки шли с середины октября до середины ноября. Зимне-весенние миграции белой куропатки также проходили с разной интенсивностью. В годы высокой численности движение птиц в горную часть региона было четко выражено. Его продолжительность от погодных условий. В позднюю весну 1987 г. перекочевки больших стай (до 100 особей) наблюдали с начала марта до конца первой декады мая. В сравнительно ранние весны 1988 и 1989 гг. массовое движение куропаток прослеживалось с конца марта по конец апреля. В 1990 г. перекочевка вида была слабо выражена. Стаи из 4-8 особей двигались в одном направлении с интервалом 1-7 дней. В следующем году отмечено постепенное и слабо выраженное движение стай - с начала марта до первых чисел мая. На более кормных местах группы птиц держались в течение 2-3 недель. В 1992 г. в предгорье движение небольших стай отмечалось с конца марта до середины апреля. Весной главным путем кочевок также служили долины рек.

Основным фактором, влияющим на вертикальные перемещения куропаток, выступал, скорее всего, недостаток зимнего корма.

Сроки осеннего отлета находятся в прямой зависимости от погодных условий и общей численности птиц. В годы обилия птиц сроки и интенсивность весенних перемещений также определялись условиями погоды. В годы низкой численности массовый пролет стайных птиц не наблюдался, зависимости от погодных условий не прослеживалось или она была выражена слабо.

Сезонные перемещения куропаток в лесной зоне Якутии не носят массового характера, особенно в центральной её части и лишь в отдельные годы заметные кочевки птиц наблюдаются в долинах крупных рек. Здесь наблюдается незначительные кочевки, соответствующие отдельным периодам жизни птиц. В таёжной части ареала белой куропатки он особенно широко кочует на юге (Ивантер, 1974). В Южной части Якутии, хотя это и горный регион, выраженных миграций белой куропатки не наблюдается. Лишь в отдельные годы здесь, также как и в Верхоянье с начала октября по конец ноября отмечается небольшие перекочевки куропаток, в нижний пояс склонов. Весенние передвижения ещё менее заметны. В целом, в таежной поясе гор Южной Якутии белая куропатка в течение зимы появляется спорадически.

Тундряная куропатка. Сведений по кочевкам тундряной куропатки в литературе крайне малочисленны. Имеются лишь отрывочные сведения о перекочевках птиц в горных районах (Кищинский 1965, 1968).

В.И. Перфильева (1975) отмечает, что тундряная куропатка более оседла, чем белая; в средней и южной Якутии она совершает главным образом вертикальные перемещения, но в северной тайге часто кочует весной вместе с белой куропаткой в тундру, а осенью возвращается обратно. По времени, эти перемещения у двух видов совпадают.

Из арктической тундры отлет начинается с выпадением снега, в некоторые годы часть птиц остается зимовать. Откочевка, в горную и южную

часть тундры, а в отдельные годы – в лесную зону протекает в октябрь-ноябре. Весеннее движение в сторону тундры тундряные куропатки начинают в марте-мае. В отдельные годы наблюдаются довольно далекие перекочевки птиц. Например, в долине нижней Лены в окрестностях с. Кыстатем (67°19' с.ш., 123°21' в.д.) в середине ноября 1985 г. наблюдались массовые перелеты тундряной куропатки в стаях из 20-50 ос. и более. Следует отметить, что наиболее близкие места гнездования вида находились в 200 км и более. Во время кочевок птицы придерживаются долин крупных рек.

Известно, что куропатки часто следуют за мигрирующими оленями (Сдобников, 1935). Например, в бассейне Оленька, в лесотундровой зоне Якутии тундряная куропатка периодически появляется зимой в период миграций дикого северного оленя.

Каменный глухарь. В литературе имеются сообщения, свидетельствующие о больших перемещениях глухарей в осенне-зимнее время. Перемещения, когда глухари скапливаются зимой в стаи до 100 особей и внезапно исчезают из данного района, происходили в Амурской обл. (Баранчеев, 1965). Наибольшее удаление меченного каменного глухаря составило 250 км от места кольцевания (Потапов, 1985).

В Якутии в бассейне Вилюя резкие снижения численности объясняются массовыми перекочевками глухарей, которые как считал Б.Н. Андреев (1974) происходят регулярно раз в десять лет. О наличии широкой миграции у каменного глухаря в Южной Якутии упоминает и С.П.Кирпичев (1960). В феврале 1968 г. в бассейне верхнего Вилюя при пиковой численности каменного глухаря в январе -феврале птицы в большом количестве перемещались в восточном направлении (Перфильев, 1975). В зимние сезоны 1999 и 2000 гг., опять-таки при высокой численности птиц в заречных районах Якутии (Чурапчинский, Усть-Алданский, Таттинский) наблюдались большие стаи каменного глухаря, перемещавшиеся в разные стороны (табл. 51). В 2001 - 2002 гг. зима была малоснежной по всей

Среднее количество каменного глухаря в стаях в первой половине зимы в Центральной части Якутии в годы высокой и низкой численности

Среднее количество в стае		Минимальное количество в стае		Максимальное количество в стае	
2000 г (n=26)	2005 г (n=14)	2000 г	2005 г	2000 г	2005 г
23,6±7,4	6,6±3,5	6	3	60	12

центральной части Якутии (рис. 63). В этом сезоне наблюдали пролет множества стай, состоящих в основном из самцов в южном направлении. Такое же массовое перемещение каменного глухаря в южном направлении наблюдалось в конце октября - начале ноября 2006 г., когда в Горном, Намском, Мегино-Кангаласском районах Центральной Якутии в первой половине зимы глубина снега составляла всего 10 см.

Высота снега, см

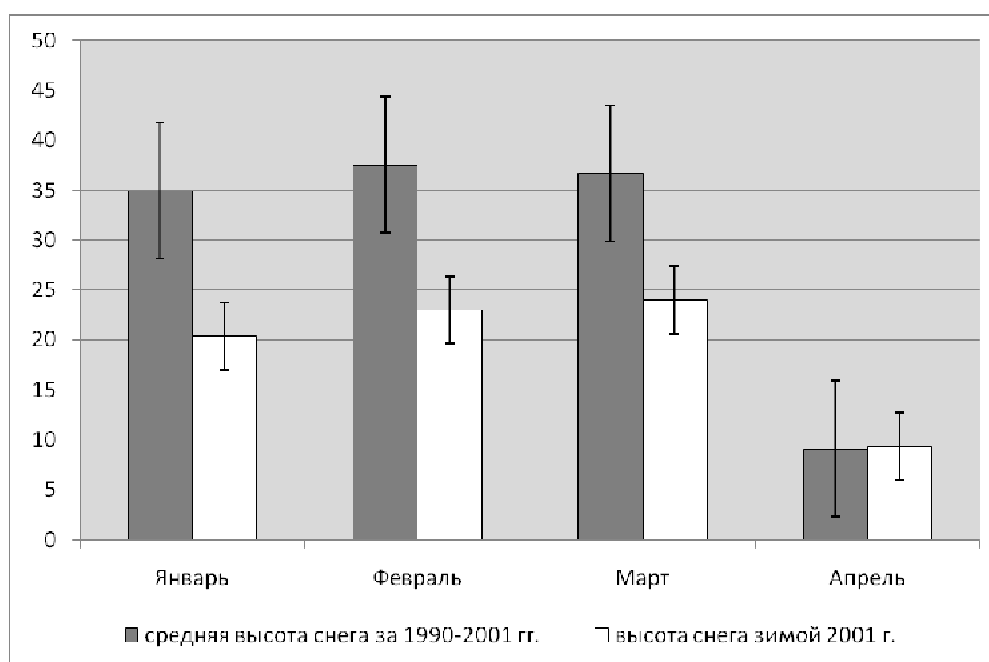


Рис. 63. Средняя многолетняя высота снежного покрова и во второй половине зимы 2000-2001 г. в Центральной Якутии

В сентябре-октябре 2008 г. множество каменных глухарей отмечали на пролете в Хангаласском районе. В ноябре-декабре 2009 г. в долине Алдана, в

Таттинском и Томпонском районах на пролете отмечалось множество стай, состоявших из 10-20 каменных глухарей, в основном самцов (сообщение П. Тарабукина).

Тетерев отличается довольно подвижным образом жизни, и на большей части ареала постоянно отмечаются его перемещения. В то же время для большей части популяций известны и «оседлые» периоды жизни, когда в течение ряда лет тетерева в определенной местности живут достаточно оседло (Сабанеев, 1876; Потапов, 1985). Наверное, абсолютная оседлость тетеревов свойственна Западной Европе (Robel, 1969; Pauli, 1974), где сейчас сохранились только небольшие изолированные популяции. О дальности перемещений тетерева в Якутии можно судить по следующим наблюдениям:

Регулярно тетерева залетают в Южную Якутию на отдаленные участки Алданского нагорья (верховья р. Унгра, среднее течение Алгама и др.) расположенные в 200 км и более от мест гнездования.

Наиболее дальний залет от ближайшего места гнездования в 400-500 км по прямой отмечен в 2001 г, когда в марте вблизи п.Усть-Нера Оймяконского района нашли 4 тетеревов замерших в снегу (сообщение охотника-любителя О.Р. Алексеева).

В Вилуе по характеру обитания в зимнее время тетерева следует считать кочующей птицей т.к. большая часть вида откочевывает к югу (Андреев, 1974). Кочевки тетеревов характерны и для Центральной Якутии. Здесь тетерева, если их численность высокая, истощая запас зимних кормов в одном месте, ведут подвижный образ жизни. Именно этим ряд авторов объясняет появление в одних местах больших масс тетеревов в зимний период (Шульпин, 1936, Гаврин, 1956, Савченко, 2005). Такие примеры обычны в Якутии. Например, зимой 2004-2005 гг. в Мегино-Кангаласском районе, в долине р.Тамма, где сформировался хороший запас сережек березы, в массе появились тетерева. Их летне-осенняя численность была в данном районе незначительна. Ранее считалось, что «неурожай» березы на больших площадях влиял на массовые кочевки тетеревиных стай (Сабанеев,

1875; Формозов, 1935). Массовые кочевки птиц наблюдались в Якутии в 2009 г. В этот год «неурожай» сережек березы наблюдался в бассейне средней и нижней Амги и птицы в массе сконцентрировались в устье, а декабре-январе тетерева разлетелись по среднему Алдану.

В Якутии тетерев собирается в стаи в первых числах октября. Количество птиц в стаях равно в среднем 13,4 ос (n=117). Распад стай наблюдается – в первой половине апреля. В районах, где численность тетерева низкая количество птиц в стаях заметно ниже (табл. 52).

Таблица 52

Среднее количество тетерева в стаях в зимнее время в разных зонах Якутии

Районы	Количество стай	Минимальное количество птиц в стае	Максимальное количество птиц в стае	Среднее количество птиц в стае
Центральная Якутия	117	3	100 и более	13,4±6,8
Южная Якутия	74	5	14	7,3±5,0

7.9. Выводы

1. Исследования долговременных изменений численности тетеревиных птиц в условиях Якутии показали, что для белой и тундряной куропаток характерны периодические существенные её колебания, нередко синхронизированные по времени. Подъемы численности белой куропатки отмечаются с периодичностью 5-12 лет. Колебания численности куропаток достигают больших масштабов в тундре (до 67 крат), несколько меньше они в лесотундре и горах Верхоянья (соответственно 52 и 61 крат), незначительные – в других местностях. В Верхоянском хребте заметные подъемы численности тундряной куропатки наблюдаются через 12 лет, и размеры межгодовых различий достигают 30 крат. В сезонной и годовой динамике численности тундряной и белой куропаток прослеживается определенная синхронность.

2. Пики численности каменного глухаря в бассейне Вилюя ранее отмечались через каждые 8-12 и даже 18 лет, в Верхоянье - через 9-10 лет, в Центральной Якутии за 33 года отмечено 6–9 подъемов, т. е. цикличность составила 5-7 лет.

3. В 2000-2012 гг. в Южной Якутии заметное повышение количества рябчика отмечено трижды с интервалами 4-6 лет. У северной границы области распространения рябчик имеет 4-6-летний цикл, в некоторых районах Центральной Якутии наблюдаются повышения численности через каждые 5 лет.

4. В Центральной Якутии после длительной депрессии заметны подъемы численности тетерева. Они наблюдались через 16-18, 11 и 9 лет, в Вилюйской зоне районов - два раза через 11 и 6 лет. Динамика численности тетерева птиц в значительной мере определяется климатическими факторами.

5. На всей территории республики в зимние периоды 2000-2012 гг. численность белой куропатки составляла в среднем 1,4 млн особей, достигая в отдельные годы 2,5 млн. При этом на пять арктических районов, занимающих 19 % территории Якутии, приходится 48 % ресурсов вида. Высокая гнездовая плотность отмечается в тундровой зоне – в ленохатангской, хромо-индигирской и приколымской тундрах. В целом современное состояние ресурсов белой куропатки в Якутии не внушает опасения. В то же время в таежной зоне по сравнению с 1960-1970 гг. наблюдается заметное снижение численности куропаток, которое объясняется, скорее всего, антропогенным прессом.

6. В Якутии тундряная куропатка наиболее обычна в горных районах, в тундровой зоне её численность не столь высока. Запасы куропатки в зимние периоды 2000-2012 гг. составляли 210-350 тыс. ос.

7. Больше всего каменного глухаря обитает в южной части Якутии, где его плотность составляет в среднем 0,18 ос./км². В 2000-2012 гг. запасы глухаря в Якутии колебались от 107 до 461 тыс. ос., составляя в среднем 228 тыс. ос. В распространении этого глухаря отмечается резкая мозаичность.

8. Плотность населения обыкновенного глухаря Якутии составляет 0,01-0,3 ос./км² и лишь в отдельных местах доходит до 1-2 ос./км². В 2000-2012 гг. запасы глухаря в Якутии колебались от 6 до 26 тыс. ос., в среднем 16 тыс.ос.

9. Основные ресурсы рябчика в Якутии сосредоточены в её южной части, где плотность видového населения местами достигает 40 ос./км². В зимние сезоны 2000-2012 гг. численность птиц была подвержена заметным колебаниям - от 243 до 876 тыс. ос., составляя в среднем 527 тыс. ос.

10. В зимние сезоны 2000-2012 гг. основные ресурсы тетерева в Якутии были сосредоточены в Лено-Вилуйском междуречье. Количество птиц колебалось от 46,4 до 142 тыс. ос., составляя в среднем 108,7 тыс. ос.

11. По материалам августовских учетов, проведенных в 2003 - 2004 гг. на северной границе распространения, плотность населения дикуши составляет в среднем 0,03 ос./км², в центральной части области обитания – 0,1-0,3 ос./км². В предгорьях Станового хребта в зимний период 2005 г. плотность вида была крайне низкой – 0,01 ос./км². Крайне редко дикуша встречается на западной границе своего ареала – в долине р.Тимптон. В целом, общая численность азиатской дикуши в Якутии оценивается в 8-10 тыс. ос.

12. Установлено, что в горах одним из основных факторов, влияющих на численность белой и тундряной куропаток, является резкие изменения погоды в ранневесенний период. В равнинной части таежной зоны Якутии высокая смертность белой куропатки и рябчика отмечается также из-за образования наста в весеннее время.

13. В Якутии во многих местах обитания численность тетеревиных птиц в годы с малым количеством осадков возрастает, а в годы с дождливой погодой – уменьшается. Наиболее высокий отход птенцов отмечается в северных районах Якутии.

14. В тундровых районах Якутии белая и тундряная куропатки в отдельные годы совершают массовые кочевки, проникая в глубь таежной

зоны на десятки и сотни километров. В отдельные годы перекочевки наблюдаются в горных районах распространения этих видов. Главная причина миграций куропаток – ухудшение кормовых условий на местах зимовки. Установлено, что в отдельные годы откочевка куропаток не спасает от воздействия неблагоприятных факторов. В таких случаях отмечается массовая гибель птиц на обширной площади.

15. В бассейне Вилюя массовые перекочевки каменного глухаря ранее происходили регулярно с периодичностью раз в 10 лет. В последнее время перемещения здесь не носят регулярного характера. Широкие перемещения каменного глухаря, отмеченные в центральных районах Якутии, объясняются небольшой глубиной снега при низкой температуре воздуха в начале зимнего периода. По характеру обитания в зимнее время тетерев в Якутии является кочующей птицей, и перемещения эти происходят в основном в поисках корма.

Глава 8. ЗИМНЯЯ ЖИЗНЬ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭНЕРГЕТИКА ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ

Проблема существования птиц в зимних условиях, особенно на севере, представляет особый общебиологический интерес (Irving, 1960; Данилов, 1966; Успенский, 1969; Андреев, 1980). Характерные для этого периода низкая температура, устойчивый снежный покров на протяжении большей части года и короткий световой день оказывают всестороннее влияние на птиц (Кречмар, 1974). При изучении зимней экологии более интересные результаты можно получить при сочетании или дополнении полевых исследований экспериментальными, и одним из актуальных направлений в этом является изучение энергетических показателей птиц, по которому на сегодня, отечественными и зарубежными исследователями накоплен значительный материал (Шилов, 1968; West, 1968; Слоним, 1971; Дольник, 1975, 1982, 1995; Kendeigh et al., 1977; Гаврилов, 1980; Потапов, 1974, 1982, 1985; Андреев, 1977б, 1980а,б, 1989, 1992; Постников, 1983; и др.).

Установлено, что хорошо развитая у птиц система терморегуляции обеспечивает высокое постоянство «внутренней среды» организма и в известной степени выводит их из состояния прямой зависимости от температурных условий среды (Шилов, 1968). Изменение теплопродукции у птиц происходит в тесном взаимодействии с экологическими условиями и представляет собой одну из форм приспособления к сезонным изменениям среды (Дольник, 1965, 1995). Выявлены основные направления приспособления птиц к холодному климату: это увеличение уровня основного обмена, сокращение теплотерь и адаптивные особенности поведения (Шварц, 1963; Шилов, 1968; Kendeich, 1977; Андреев, 1980).

При изучении экологических адаптаций основное внимание должно уделяться исследованию питания и способа ночёвок, так как эти две стороны образа жизни птиц имеют решающее значение для успешного переживания зимы (Зонов, 1982). Выживание тетеревиных птиц в зимних условиях, в

первую очередь, объясняется способностью питаться грубым, но доступным в снежный период и массовым веточным кормом (Михеев, 1948; Pullianen, 1970; Потапов, 1974; Андреев, 1980). Специализация к употреблению древесно-веточных кормов отразилась на строении пищеварительной системы тетеревиных птиц, способного извлекать энергию их малопитательного субстрата (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Потапов, 1974, 1985). Следующей по значимости адаптацией признаётся использование тетеревиными птицами подснежных камер, позволяющих снижать затраты энергии на терморегуляцию (Волков, 1968; Андреев, 1977а).

8.1. Зимний образ жизни и бюджеты времени тетеревиных птиц

Белая куропатка. Зимний образ жизни белой куропатки был предметом детального изучения целого ряда исследователей (см. обзор Потапов, 1985), в то же время изучение птиц в условиях горного ландшафта проводилось не столь основательно. Поэтому более подробно остановимся на собственных наблюдениях в горной части Якутии. Некоторые особенности экологии белой куропатки, зимующей в горных условиях Алтая освещены в работах С.С. Фолитарека и Г.П. Дементьева (1938), для Колымского нагорья – А.А. Кищинского (1968), Витимского плоскогорья – И.В. Измайлова (1967), горных территорий Аляски – Л. Ирвингом (Irving et.al., 1967) и Р. Уиденом (Weeden, 1969).

В горах Верхоянья, в зимнее время основная масса белых куропаток держалась в стаях по 3-8 ос., в среднем $6,3 \pm 0,6$ ос. ($n=342$). Количество птиц в группах менялось по мере увеличения абсолютной высоты. Так, в северном предгорье стаи достигали в середине конце зимы 100 и более особей, в то время как на осевой части хребта в стаях было не более 40 птиц, чаще встречались одиночки и группы из 2-4 особей. Одиночные птицы, добытые в это время, были исключительно самцами ($n=34$). Если стайные птицы вели кочевой образ жизни, то одиночки оставались на определенной территории в

течение всей зимы. Ряд исследователей отмечают также, что в северных районах в период сезонных миграций для белой куропатки характерна пространственная дифференциация полов (Орлов, 1930; Портенко, 1947; Михеев, 1948; Назаров, Шубникова, 1971; Воронин, 1978; Пиминов, 1989; Weeden, 1965). Пробный отстрел птиц в осенне-зимний период (n=56), проведенный в горах Верхоянья показал, что зимние стаи состояли из разнополых особей. Следовательно, строгой пространственной половой дифференциации у белой куропатки в период осенне-зимней перекочевки не прослеживается. Однополые группы, состоящие из 3-7 особей, попадались нам во время весенних перекочевок (5 из 37 встреч, когда был определен половой состав стаи).

В горных ландшафтах наибольшая длина набродов белой куропатки при жировке не превышает 600 м в сутки, тогда как на равнинных территориях птицы за день могут пройти, не взлетая до 2 км. Меньшая длина набродов и более частые перелеты птиц в горах связаны с поиском мозаично расположенных кормовых участков.

Во многих районах Якутии в середине зимы белая куропатка охотно, особенно в утренние и вечерние часы, кормятся сидя на ветках ив. Такое поведение птиц в холодные дни отмечается рядом исследователей в низовьях Лены (Капитонов, 1962), в бассейне Колымы (Дементьев, Шохин, 1935; Андреев, 1980), в бассейне Вилюя (Андреев, 1974) и других равнинных районах Якутии (Воробьев, 1963; Ларионов и др., 1991). Считается, что кормление птиц в кронах сокращает время кормежки и позволяет с большей скоростью собрать необходимое количество корма при низких температурах (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Потапов, 1987). Исключением из этого «правила» является поведение птиц, обитающих в осевой части гор. Там белая куропатка в холодный период зимы питается только на земле. Здесь более частое кормление птиц в кронах ивы и чозении отмечается лишь в начале и конце зимы.



Рис. 64. Белая куропатка во время кормежки. Фото А.А. Кривошапкина

По нашим наблюдениям, в наиболее сильные холода птицы избирательности не проявляют, объедая по пути почти все встреченные растения, в том числе - смолосодержащие. Например, 17.02.1991 г. в долине среднего течения р. Дулгалах (Верхоянская котловина) при -52°C тропление 4-х куропаток, кормившихся в дневное время на опушке густого молодняка лиственницы показали, что протяженность тропления каждой куропатки около 50 м, они объедали концевые побеги кустарниковой ивы (частота подхода 27 %), березки (38 %) и, обычно не используемые в пищу, побеги лиственницы (23 %), а также багульника (12 %). Судя по экскрементам обнаруженных в ночевочных подснежных камерах куропаток ($n=16$ лунок) птицы находились под снегом более 22 час. Иначе обстоит дело при более высоких температурах воздуха, когда предпочтительно поедаются почки и серёжки, т.е. те части растений, которые содержат больше жиров и протеина. В этих условиях смолосодержащие виды растений в пищу не употребляются.

По результатам тропления белых куропаток при температурах выше -40°C реконструирован порядок предпочтения кормов в таежной зоне: 1) северная тайга (n=28) – концевые побеги ивы > боковые цветочные почки ивы>побеги с почками кустарниковых видов берез>побеги с почками голубики>сережки ольховника; 2) средняя тайга (n=32) - побеги с почками кустарниковых видов берез>, концевые побеги ивы>, концевые побеги ольховника>сережки березы> коробочки багульника> плоды шиповника.

В середине зимы в Верхоянье белые куропатки, также как и в других частях ареала, затрачивают на кормежку 3 - 4,5 часа в день., причем, чем дальше на север, тем интенсивнее и короче становятся вечерние и утренние поиски пищи (см. гл. Питание). В районах, расположенных за полярным кругом, время кормежки бывает заметно меньше и обычно без перерыва.

Тундряная куропатка. Сведения о зимней жизни тундряной куропатки малочисленны и приводятся в работах О.И. Семенов-Тян-Шанского (1960) по Лапландском заповеднику, Б.М. Павлова (1974) по Таймыру, А. Ватсоном (Watson, 1965) для Исландии, Р. Уиденом (Weeden, 1969) для Аляски. На северо-востоке Азии достаточно детально образ жизни тундряной куропатки в снежный период изучен в верховьях Колымы А.В. Андреевым (1975), некоторые наблюдения проведены В.И. Капитоновым (1962) в низовьях Лены.

Зимняя экология тундряной куропатки исследована автором в горах Верхоянья. Зимой тундряная куропатка придерживается здесь тундрового пояса осевой части хребта, концентрируясь в верховьях рек и ручьев, а также на склонах гор. Следует отметить, что в годы высокой численности в зимний период большая часть птиц может покинуть осевую часть хребта. В Верхоянье в 1986-1989 гг. отмечаются массовые зимние перекочевки тундряной куропатки, похожие на настоящие миграции. Птицы двигались вниз к поймам крупных рек северного и южного предгорий Верхоянского хребта и Верхоянской котловины. Массовые перекочевки птиц объясняются,

скорее всего, высоким успехом размножения и нехваткой кормов, вызванной перенаселением в начале зимы.

В горах места жировки птиц приурочены к склонам, поросшим ольховником и кустарниковой березой, а также к снежным выдувам на выровненных участках и склонах. Нередко птицы кормились на очень крутых склонах с уклоном до 60-70°. На более пологих участках куропатки кормились на земле, передвигаясь вдоль склона, а на крутых - часто перелетая или перебегая по снегу сверху вниз. Протяженность пройденного без взлета пути, колебалась от 45 до 400 м, в среднем – 110 м (n=18).

Ритм суточной активности и кормовое поведение тундряной куропатки мало отличалось от поведения родственного вида. В отличие от белой куропатки у тундрянки чаще наблюдались небольшие перелеты, а продолжительность дневного отдыха была чуть больше. Число перерывов активности их в зависимости от погодных условий варьировало от 1 до 3 раз.

В целом, для тундряной куропатки Якутии характерно обитание, как и везде (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Колосов и др., 1983; Потапов, 1985 и др.) на участках с неровным рельефом, неравномерным снежным покровом и сильными ветрами.

Каменный глухарь. Исследований, посвященных зимней экологии каменного глухаря, крайне мало. Наиболее полно изучена она лишь в бассейне Колымы (Андреев, 1980). Отдельные сведения встречаются в работах О.В. Егорова, Ю.В. Лабутина, А.А. Меженного (1959), С.П. Кирпичева (1960), В.И. Перфильева (1975) и С.В. Тархова (1988).

В Верхоянье в осенне-зимний период у каменного глухаря отмечаются большие отложения жира общий вес которых, достигает 200 г (Егоров и др., 1959). Запасание жира вызвано необходимостью восполнения больших энергетических затрат в начале зимы, когда уже установились сильные морозы, а глубина снежного покрова еще не позволяет зарыться в снег (Потапов, 1985). По нашим наблюдениям в Верхоянье, в начале зимы птицы не прячутся в подснежных камерах и обходятся устройством полулунок

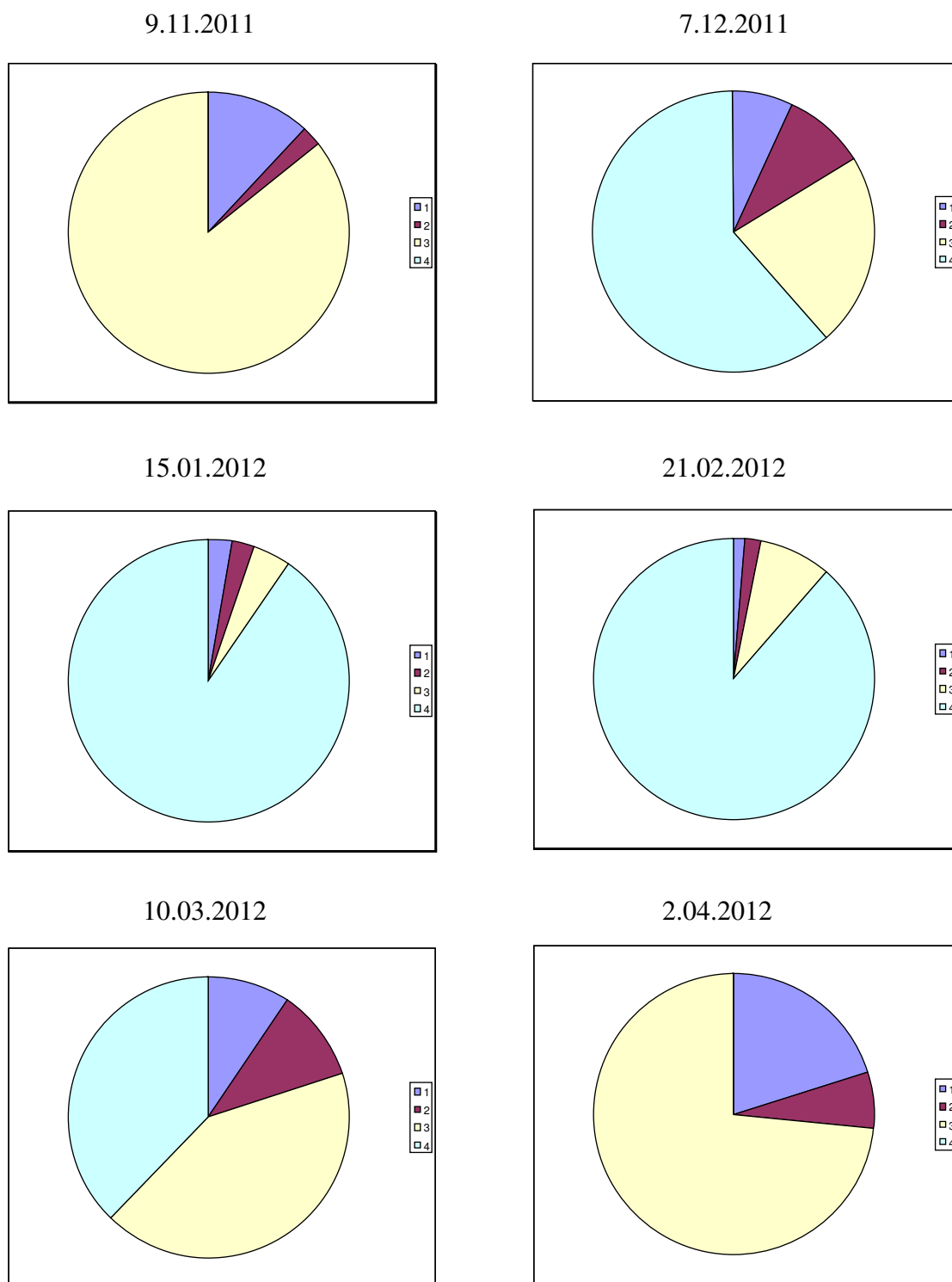
(n=63). Упитанность птиц, добытых в северном предгорье Верхоянского хребта в октябре-ноябре была очень высокой (n=12): общий вес жировых отложений жира достигал 170 г. Следует отметить, что в других местах Якутии упитанность птиц в осенне-зимний период бывает также довольно высокой, но более значительных отложений жира, чем в Верхоянье не наблюдается. Накопление жира осенью можно рассматривать в качестве реакции на наступающие холода, которая характерна и для других тетеревиных птиц северной Якутии, в частности, для рябчика (Лабутин, Пшенников, 1992) и белой куропатки обитающей на Новосибирских островах (Кищинский, 1975). Известно, что у других видов тетеревиных птиц, обитающих в северных широтах в зимний период также отмечается накопление жирового резерва (Johnsen, 1941; Кузьмина, 1977). На Шпицбергене тундряная куропатка, поедая семена горца, набирает осенью 30-35% жира (Мортенсен и др., 1983).

Зимуют каменные глухари разнополыми стаями, которые держатся обычно в разных стациях (Андреев, 1980; Потапов, 1985). С.В. Тархов (1986) указывает, что держатся птицы в лесах разного типа: самцы - в молодых лиственничниках, кроны деревьев которых деформированы их деятельностью, а самки - в молодых лиственничниках с нормальной кроной. Такое описано и для ряда районов Якутии: бассейн Вилюя (Андреев, 1953, 1974; Меженный, 1957), Верхоянье (Егоров, и др., 1959), Центральная Якутия (Перфильев, 1975; Лабутин, Пшенников, 1993; Исаев, 2010).

Наблюдения, проведенные А.В. Андреевым (1980) в бассейне Колымы при температуре -54°C , позволили сделать ему вывод, что птицы, по-видимому, мало страдают от холода даже при сильных морозах. Известно, что в очень холодные дни птицы, теряют осторожность даже в период бодрствования (Егоров и др., 1959) и пищевая избирательность понижается (Исаев, 1994). Наши наблюдения были проведены на северном предгорье Центрального Верхоянья в условиях малоснежья при температурах -50°C и ниже. В день наблюдений, 12 февраля 1991 г., температура воздуха в 10

часов утра равнялась -52°C . Следы кормежки, подснежные камеры для дневного отдыха, затем и сами птицы встречены нами на пологом склоне холма на участке с подростом лиственницы. В 14 час. 05 мин. 3 крупных самца глухаря кормились на кронах отдельно стоящих деревьев среднего возраста высотой 10-12 м. Время от времени птицы прерывали кормежку, вытягивали голову и слегка распушали оперение. Подпустив до 20 м глухари отлетели на 20-30 м и опустились на землю. Затем не торопясь отошли в сторону. По пути несколько раз останавливались и объедали побеги подростка лиственницы. В 15 час.30 мин. их видели снова на кронах деревьев. На следующий день (10 час., $t = -53^{\circ}\text{C}$) птиц встретили в 11 час. 15 мин. на том же участке. Глухари кормились побегами лиственничного подростка высотой до 1 м над уровнем снега. Как показали визуальные наблюдения и тропление, птицы объедали почти все встретившиеся на пути деревца. Обламывали они и побеги кустарников берез и ивы. В этот день нам удалось приблизиться к ним очень близко - на 10-12 м.

В зимний период 2011-2012 гг. в условиях неволи были проведены наблюдения за суточным бюджетом времени самца каменного глухаря (рис. 65). В начале зимы птицы отдыхали на снегу в полулунках, затрачивая на кормежку и ходьбу 1 час.30 мин. При морозах от $-25-30^{\circ}\text{C}$ и ниже птица проводила в подснежной камере 2, 5 часа, в полулунке – 19,5 час., на кормежку и ходьбу тратилось 2 часа. В середине зимы каменный глухарь на 22-23 час. зарывается в снег. В конце зимы при морозах $-12-16^{\circ}\text{C}$ глухари проводили по 11 час. в подснежной камере и полулунке. Весной даже при достаточно глубоком снеге и морозах до -27°C в снег не зарывается. 2 самца с купированными крыльями содержались в вольере размером 20x30 м, без крыши. Глубина снега в вольерах в начале зимы (9.11. – 12 см), в середине (7.12, 15.01. – 23-28 см), в конце зимы (10.03. – 30 см). Птиц в дни наблюдений в изобилии кормили побегами лиственницы и семенами подсолнуха (100 г).



1 - ходьба; 2 - питание; 3 - отдых в полулунке; 4 - отдых в лунке

Температура воздуха в дни наблюдений

Дата	Температура, °С		Дата	Температура, °С	
	Днем	Ночью		Днем	Ночью
9.11.2011	-1,3-5,5	-7,2-11,6	7.12.2011	-25,5-30,8	-37,7-38,3
15.01.2012	-34,8-37,2	-37,7-39,5	21.02.2012	-34,1-36,1	-38,1-43,3
10.03.2012	-12-14,8	-16,8-20	2.04.2012	-9,5-13,8	-22,9-27,3

Рис. 65. Суточный бюджет времени самца каменного глухаря в неволе

Тетерев. Суточная активность тетерева в Центральной Якутии (62° с.ш.) такова: в холодные дни птицы утром кормятся на деревьях от 30 мин. до 1 час, реже - в дневное время. Вечерней кормежки обычно не бывает и все остальное время суток птицы находятся в подснежной камере. В относительно теплые дни, при -20°C и выше, тетерева довольно продолжительное время – до 2-3 час. – чаще утром и вечером, реже в день, кормятся и отдыхают на деревьях. Если в морозные дни птицы кормятся только на деревьях, то в более теплые дни - жируют по 10-40 мин. в день передвигаясь по снегу. 10-14 марта 2007 г. при $-12.. -16^{\circ}\text{C}$ днём и $-25... -32^{\circ}\text{C}$ ночью суточный бюджет времени тетерева следующий (19 встреч и наблюдений, обследовано 33 ночевочных лунок): пребывание в подснежной камере занимало 15-16 час., отдых на снегу (на полулуночке) и на деревьях – 2–3 час., кормежка на деревьях и на земле – 4-5 час. Перелеты занимали не более 10–20 мин., дальность их не превышала 1-2 км. Наши наблюдения подтверждают данные других исследователей о том, что тетерев более чувствителен к морозам, чем глухарь и при морозах от -20°C и ниже стремится проводить в подснежной камере до 23 час. в сутки, затрачивая на кормежку лишь 1 ч, а то и меньше (Потапов, 1985).

Рябчик. В холодное время года в зависимости от температуры воздуха, кормовая активность рябчика длится от 20 мин. до 4 час в день (n=73 наблюдения). В этот период года для них характерна минимальная подвижность и максимальное использование снежного покрова (Андреев, 1980). Как показали наблюдения в январе 2005 г. в Хангаласском районе (62°с.ш., n=18, средняя температура воздуха -36°C) птицы кормились один раз в сутки в течение 20-50 мин., а остальное время проводили в подснежных камерах. Следует отметить, что даже в более теплые дни, птицы предпочитают больше времени проводить, укрывшись в камерах. По наблюдениям в Среднем Алдане, 12-28 марта 2005 г. (58°с.ш. , n=12, средняя температура воздуха -12°C в дневное время и -32°C ночью) птицы кормились дважды в сутки. Суточный бюджет времени рябчика в это время

был такой: отдых в подснежной камере занимал 19 час. 20 мин., отдых вне камеры – 1 час. 30 мин., кормежка на дереве – 2 час. 50 мин., ходьба по снегу, частично с кормежкой – 10 мин., полет – 10 мин.

Это ещё одна отличительная черта вида, связанная с экстремально холодными зимами. Если зима относительно тёплая и снежная, они никогда не жалеют времени на поиск ольховых серёжек и реже собираются в стаи (Swenson et.al., 1995).

Дикуша. Зимняя биология вида в последнее время довольно подробно исследована (Hafner, Andreev, 1998; Andreev, 2001; Andreev, Hafner, 2011).

Известно, что в центральной части ареала дикуша в дневное время в снег не зарывается (Андреев, 1990). По нашим наблюдениям на северной границе ареала птицы даже в морозные дни в дневное время также не закапывались в снег, отдыхая в кронах ели или в полулунках. Судя по экскрементам, найденным в ночевочных лунках в долине среднего течения р.Алдан 29.11.2004 г. (58°с.ш., n=2, температуре воздуха в ночное время – 37°С) установлено, что самец дикуши был в подснежной камере примерно 12-13 час. В середине зимы даже при более низких температурах (n=23 лунок) продолжительность пребывания птиц под снегом составляет не более 14-15 час.

Как показали наблюдения, проведенные за дикушей в условиях неволи, при температуре воздуха выше -20°С птица отдыхает в дневное и ночное время не зарываясь в снег (в полулунках или укрывшись среди ветвей), а при более низких температурах в ночное время – в подснежной камере. Аналогичные результаты получены в природе А.В. Андреевым (1990). Отсюда можно предположить, что при температуре воздуха выше -20°С дикуша может обходиться без зарывания в снег.

Про малую подвижность дикуши даже в теплое время года сообщают многие исследователи (Потапов, 1969; Юдаков, 1972; Пукинский, Никаноров, 1974). В холодное время года период отдыха птиц заметно увеличивается. Так в условиях неволи в конце октября – начале ноября 2007

г. дикуша большую часть времени проводила в покое. Длительность отдыха доходила до 85-90 % суточного бюджета времени, в июле этот показатель составляет около 60 %.

Устройство подснежных камер. Известно, что в толщу снега суточные колебания температуры не проникают глубже, чем на 24 см, а на глубине 9 см наибольшая суточная амплитуда равна 11,3°C (Рихтер, 1948). Теплоизоляционные качества снега позволяют тетеревиным птицам создавать и поддерживать в подснежной камере сравнительно высокую температуру. Как показали экспериментальные исследования (Волков, 1968б; Андреев, 1977а), температура в подснежной камере рябчика практически не зависит от наружной температуры воздуха, держась в пределах $-4-5^{\circ}\text{C}$ и мало зависит от температуры наружного воздуха. Температура тела тетеревиных птиц в снежной камере поддерживается всегда на достаточно высоком уровне (Андреев, 1980; Marjakaugas et al., 1986; Andreev, Hafner, 2011).

Места ночевки белой куропатки и устройство снежных камер в равнинных ландшафтах схоже с таковым описываемых в литературе (Михеев, 1948; Потапов, 1985). Ночевочные лунки птиц ($n=430$) в начале зимы располагались в основном по опушкам леса, на участках с более глубоким снегом, в середине и конце зимы – чаще вблизи мест кормежки. Схема тоннелей при устройстве снежных камер обычно прямая, лишь редко встречались в виде небольших изгибов. Длина туннелей колебалась от 15 до 82, в среднем $38 \pm 1,2$, высота камеры составляет от 12 до 21, в среднем $15,1 \pm 1,8$, высота потолка - от 3 до 9 см, в среднем $5,3 \pm 0,8$ ($n=144$). В горных территориях ночевочные лунки птиц ($n=269$) находили в более разнообразных участках и основными факторами, определяющими выбор места ночевки здесь, служат в первую очередь защитные свойства местности, глубина и структура снега. Наиболее предпочитаемыми участками для устройства подснежных камер в горах являются распадки и не обдуваемое подножье склонов, где снег более рыхлый и нет сильных ветров.

На участках с неглубоким снегом подснежные камеры птицы устраивали с учетом микрорельефа. В некоторых случаях куропаткам приходилось ночевать зарывшись около кустарника под укрытием веток, присыпанных снегом. Туннель в таких случаях, как обычно, отсутствовал. На малоснежных участках нередко случаи оставления первой камеры в поисках более удобного места. Расчетная минимальная высота снежного покрова для зарывания белой куропатки составляет 15 см.

Ночевочные лунки тундряной куропатки в горных ландшафтах ($n=67$) чаще встречались нам на подножье склонов гор и распадках. Длина туннеля колебалась от 10 до 65 см, в среднем $21 \pm 1,5$ см, высота камеры – от 11 до 23 см, в среднем $12,9 \pm 2,4$ см, высота потолка – от 3 до 8 см, в среднем $4,4 \pm 2,2$ см ($n=43$). В верхних поясах гор (тундровый, подгольцово-кустарниковый) дневные лунки птиц не обнаружены. Полулунки отдыхающих птиц встречались здесь на выровненных участках, склонах и вершинах гор, хорошо прогреваемых солнечными лучами, и местах, защищенных от ветра (за камнями, с непродуваемой стороны склона). Излюбленные места для дневного отдыха, судя по встречам самих птиц и их экскрементов, используются в течение длительного времени. Следует отметить, что в Колской нагорье тундряная куропатка предпочитает зарываться в снег и во время дневного отдыха (Андреев, 1975).

Вырытые тетеревом туннели ведущие к камере обычно прямые, в редких – изогнутые и длина их колебалась от 15 до 92 в среднем $38,5 \pm 1,6$, высота камеры – от 14 до 28 в среднем $21,9 \pm 1,4$, высота потолка – от 3 до 9 см в среднем $5,0 \pm 0,9$ ($n=147$).

Вырытые самцом каменного глухаря туннели длиной от 20 до 128 см в среднем $45,2 \pm 1,4$, глубина камеры – от 18 до 32 в среднем $24,3 \pm 1,8$, высота потолка - от 3 до 12 в среднем $7,1 \pm 1,4$ ($n=132$). У самок длина тоннели колебалась от 30 до 70 см в среднем $42,2 \pm 1,7$, высота камеры – от 15 до 27 в среднем $22,9 \pm 2,5$, высота потолка - от 5 до 10 в среднем $4,5 \pm 1,0$ ($n=53$). В районах с неглубоким снегом, в морозные дни для устройства на ночлег

глухари выбирали места с учетом микрорельефа. В отдельных случаях отмечается, что птицы могут выкапывать углубление в мерзлой земле до 5 см.

У рябчика длина туннелей колеблется от 12 до 170 в среднем $55,0 \pm 1,1$ см, высота камеры – от 11 до 18 в среднем $12,2 \pm 1,6$, высота потолка – от 2 до 6 в среднем $3,7 \pm 1,7$ ($n=83$).

При устройстве ночевочных лунок во многих случаях дикуша зарывалась в снег на месте приземления ($n=47$). При случаях выкапывания птицами туннелей длина их составляла от 10 до 56 см ($n=4$). Высота камеры составляет 13-27 см, в среднем $14,3 \pm 2,6$, высота потолка – от 3 до 9, в среднем $6,2 \pm 1,7$ ($n=31$).

Следовательно, высота снежного покрова для зарывания рябчика, белой и тундряной куропаток должна быть не менее 14-15 см, дикуши – 20 см, тетерева и самки каменного глухаря – 24 см, самца каменного глухаря – 27 см. В других районах распространения минимальные глубины снега для зарывания белой куропатки и тетерева схожи с нашими расчетами (Семенов-Тян-Шанский, 1960). Следует отметить, что фактическая глубина снега в местах зарывания варьирует значительно и зависит от общей глубины снегового покрова данной территории. Как показывают данные измерений ночевочных лунок, высота камеры зависит от размеров птиц. Самая короткая длина туннеля оказалось у дикуши, несколько длиннее – у тундряной куропатки, одинаковые – у белой куропатки и тетерева, длинная – у каменного глухаря и больше всех – у рябчика.

Процесс устройства подснежной камеры занимает у тундряной куропатки 15 с (Андреев, 1975), тетерева – около 1 мин. (Pauli, 1974). По нашим наблюдениям 20.02.1991 г. белая куропатка закапывается за 30 с, каменный глухарь в условиях вольера – 40 с (15.01.2011 г.).

Известно, что количество времени, проводимого под снегом, обратно пропорционально размерам птиц (Потапов, 1985). Так, в центральной части Якутии в январе рябчик под снегом проводит в среднем 23 часа в сутки,

тетерев и каменный глухарь –17-19 часов. Сопоставление результатов наших наблюдений с данными в других регионах показывает, что время пребывания в лунках этих птиц мало зависит от разницы температур, а скорее всего, зависит от длины светового дня. Например, в Ленинградской области рябчик проводит 20-22 часа в сутки, тетерев – 16-18 часов, глухарь – 14-16 часов (Андреев, 1973). Белая куропатка в Якутии, также как и в других регионах, не подчиняется этой закономерности.

8.2. Биоэнергетические параметры и изменение температуры тела птиц

Биоэнергетику оседлых птиц, в основном воробьиных, в условиях Якутии в 1980-1990-х исследовал Н.А. Находкин (1988). В последние годы работы по изучению биоэнергетических показателей птиц были выполнены коллективом исследователей под руководством Н.Г. Соломонова (Solomonov et.al., 2009a, 2011, 2012; Ануфриев и др., 2008, 2010; Мордосова, 2009; и др.).

Биоэнергетические параметры. По энергетике тетеревиных птиц в зимний сезон на сегодня накоплен достаточно большой материал (Irving et al., 1967a; West, 1972; Schwan, Williams, 1978; Андреев, 1980, 1999; и др.). Метод расчета бюджета энергии по бюджету времени и экскреторной энергии тетеревиных птиц детально разработаны отечественными исследователями (Потапов, Андреев, 1973; Потапов, 1974; Андреев, 1975, 1980) и является доступным в полевых условиях. Нами изучены энергетические показатели белой и тундряной куропаток в зимний период 1990-1991 гг., когда в течение декабря-февраля были проведены наблюдения за птицами северного макросклона Верхоянского хребта (долина р. Орто-Сала). Среднесуточная температура в исследованные дни декабря составила –42°C, января –29°C и февраля –49°C. Так как наиболее точные параметры получены нами при –30°C и –40°C, вычисления биоэнергетических показателей проведены в этих температурных условиях (табл. 53).

В течение всей зимы основной рациона белой куропатки являются ива и береза. Калорийность побегов и почек ивы полученная нами методом ускоренного определения питательной ценности кормов (Кочан, 1982) составляет 20,89 (n=6), побегов и сережек березы – 23,95 кДж/г сухой массы (n=3). Показатели близки к результатам определения калорийности этих кормов полученных калориметрическим методом (Андреев, 1982). Калорийность экскрементов извержений слепого кишечника («жидкая фракция») полученная нами методом ускоренного определения составляет 23,80, выделений из тонкой кишки («твердая фракция») – 19,62 кДж/г сухой массы. А.В. Андреев (1982) для Северо-Востока Азии приводит данные по калорийности в зимний период: твердой фракции 20,90, жидкой – 21,55 кДж/г сухой массы. Некоторые отличия наших показателей, особенно жидких фракций, от данных, приведенных предыдущим автором, могут объясняться разницей методик определения калорийности или же различием состава поедаемых птицами кормов. Известно также, что калорийность твердых экскрементов – величина достаточно постоянная и варьирует в сравнительно небольших пределах, а для жидких – она менее константна и зависит от условий зимы (Потапов, 1985).

Таблица 53

Показатели для расчета основных биоэнергетических показателей куропаток Центрального Верхоянья

Вид	T, °C	m, г	M _d , г/г	M _c , г/г	m _f , г/г	M _f , г/сут.	NM, кДж/кг
Белая куропатка	-30	613	1,57	0,28	2,63	68,14	4,3
Тундряная куропатка	-30	540	1,20	0,41	2,56	65,02	4,3

ПРИМЕЧАНИЕ: T - температура среды °C: m – средняя масса птиц, г; M_d - средняя продукция твердых фракций в течении дня, г/г; M_c - средняя продукция жидких фракций в течении дня, г/г; m_f, - скорость потребления пищи во время пребывания в лунке, г/г; M_f – величина суточного рациона, г/сут. NM – средний уровень метаболизма, кДж/кг.

Экскреторная энергия, величина утилизации энергии, валовая энергию и уровень энергетического метаболизма в лунке вычислены по формулам предложенных А.В. Андреевым (см. гл. 1). Экскреторная энергия (ее) равняется 10,4 т. Уровень энергетического метаболизма в лунке (NM) составляет 4,3 Вт. Суточный бюджет энергии (ДЕВ) белой куропатки при этих параметрах составляет 438 кДж/сутки. ДЕВ, вычисленный по величине экскреторной энергии равен 472,0 кДж/сутки (табл. 54).

Для сравнения показателя ДЕВ мы рассчитали его при $q=20,89$ кДж/г сухой массы (соответственно ДЕВ=417,1 кДж/сутки), т.к. по А.В. Андреев (1982) суточный бюджет энергии куропаток вычислялся при сходных температурных условиях с допущением, что питание включает только иву. Полученные показатели ДЕВ вполне сравнимы и близки к соответствующим показателям у птиц, обитающих в схожих условиях в других районах (Андреев, 1982, Потапов, 1985,). Суточный бюджет энергии, рассчитанный нами по суточному бюджету времени, при -50°C составляет 449 кДж/сутки.

Таблица 54

Основные биоэнергетические параметры белой и тундряной куропаток
Центрального Верхоянья

Вид	Температура воздуха, °С	Экскреторная энергия, Вт	Валовая энергия, Вт	Коэффициент усвоения пищи	Суточный бюджет энергии, кДж/сутки
Белая куропатка	-30 -50*	10,4	14,6	0,293	438-447 449
Тундряная куропатка	-30 -40*	11,1	16,5	0,324	464 520

ПРИМЕЧАНИЕ: * Суточный бюджет энергии, рассчитанный по суточному бюджету времени.

Калорийность основного корма тундряной куропатки (сережки, побеги ольховника) составляет 21,9 кДж/г, твердых фракций – 201,8, жидких экскрементов – 23,87 кДж/г сухой массы. Суточный бюджет энергии,

вычисленный по экскреторной энергии, равен: при -30°C – 465 кДж/сутки и при -40°C – 520 кДж/сутки.

В целом, полученные нами результаты суточного бюджета энергии тетеревиных птиц Якутии близки к таковым полученным в других регионах (Андреев, 1980; Потапов, 1985).

Уровень метаболизма и изменения температуры тела птиц. Известно, что северные виды птиц по сравнению с южными имеют лучшую теплоизоляцию и они сильнее повышают теплопродукцию, т.е. меньше реагируют на охлаждение. Зимой у них существенно расширяется термонеутральная зона в стороны низких температур и понижается интенсивность химической терморегуляции. В результате в покое расход энергии даже при низких температурах возрастает не в такой степени, как можно было предполагать по сравнению с летним сезоном, либо практически не изменяется. Причем крупные виды птиц имеют преимущество при обитании на севере вследствие сниженных физиологических реакций на холод, но проигрывают в экологическом плане из-за недостатка в питании (Kendeigh, 1969; West, 1972; Schwan, Williams, 1978; Андреев, 1980; и др.).

Кроме этого известно, что неворобьиные птицы имеют при 0°C такой же уровень теплопродукции, как воробьиные при 30°C (Kendeigh, 1969), а у ворона метаболизм при -50°C возрастает всего лишь в 1,5 раза против термонеутрального уровня и устойчивость к холоду зависит в основном от высокой интенсивности метаболизма в покое, превышающего нормальные величины на 36% (Schwan, Williams, 1978).

Динамика температуры тела в течение года некоторых видов тетеревиных птиц Якутии (дикуша, тетерев, каменный глухарь) детально изучены и описаны в ряде статей (Ануфриев и др., 2008; Solomonov et.al., 2009), диссертационной работе Н.И. Мордосовой (2009) и монографии А.И. Ануфриева (2013).

Для выявления стратегий адаптации птиц к низким температурам и изменению среды далее приводим сравнения уровня метаболизма и

динамики температуры тела, зимующих в условиях Якутии птиц из семейств Врановые (Corvidae) черную ворону (*Corvix cogone* L) и ворона (*Corvix cogax* L) и Тетеревиные (Tetraonidae) дикушу, тетерева и каменного глухаря. Тетеревиных птиц в период исследований кормили в зимний период в избытке веточным кормом, в летне-осенний – ягодой брусники и голубики и рационом используемым при содержании этих птиц в условиях зоопарка. Птиц содержали в вольерах в естественных условиях диапазона температур и освещенности.

Для дикуши (самец, массой около 700 г), тетерева (самец, 1210 г) зона оптимальных температур расположена в интервале от -5° до -20°C , в рамках которой потребление кислорода у первого вида составляет 1,1-1,2 мл $\text{O}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$, у второго – 0,9-1,1, а при снижении температуры среды менее -20°C потребление кислорода возрастает почти в два раза (рис. 70). Заметно отличается уровень метаболизма у каменного глухаря (самец, 3480 г) зона оптимальных температур которого расположена в интервале температур от 5° до -15°C и составляет 0,6-0,7 мл $\text{O}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$, а при снижении температуры воздуха до $-28-30^{\circ}\text{C}$ потребление кислорода возрастало на 40-50 %.

Как показывают измерения у ворона (самец, 1300 г) термонеутральная зона в зимнее время по сравнению с тетеревиными птицами смещена в область более низких температур и химическая терморегуляция включается при температурах ниже 5°C . При снижении температуры среды до -25°C потребление кислорода возрастает на 50% и интенсивность составляет 0,06 мл $\text{O}_2/\text{г}\cdot\text{ч}$ на каждый 1° . Рост метаболизма отмечен также при температурах выше $17-20^{\circ}\text{C}$. (рис. 66). У вороны (400 г) зона оптимальных температур находится в интервале $5-17^{\circ}\text{C}$. При снижении температуры среды до -25°C отмечен рост потребления кислорода почти на 45 %.

Отсюда видно, что при сравнении близких по размерам и массе тела ворона и тетерева минимальный обмен у первого вида почти в два раза выше и интенсивность химической терморегуляции значительно превосходит данный показатель у второго. У вороны, по сравнению с другими

рассматриваемыми видами, отмечен наибольший рост интенсивности метаболизма.

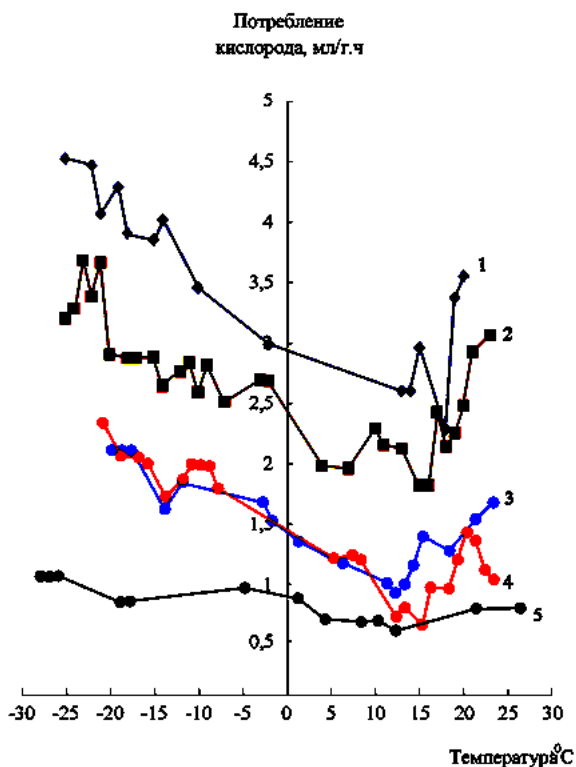


Рис. 66. Терморегуляторные реакции у тетеревиных и врановых птиц в зимнее время (по: Ануфриев, Мордосова, Соломонов, Исаев, 2008)
Ворона (1), ворон (2), дикуша (3), тетерев (4), каменный глухарь (5)

Как показывают измерения подкожной температуры тела тетерева (рис. 67) наиболее высокие температуры отмечаются в летний период (39-40°C), минимальные - в декабре – январе (28-33°C). У каменного глухаря также как у тетерева на протяжении первой половины года температура тела возрастает, со второй - снижается. Температура тела ворона на протяжении годового цикла относительно стабильна и поддерживается на достаточно высоком уровне достигая в летний период (39,6-39,9°C), зимой она снижается, достигая минимального значения в январе (38,5°C). Годовой диапазон изменений среднесуточной температуры составляет 1,4°, а по абсолютной величине 7°.

Температура, °С

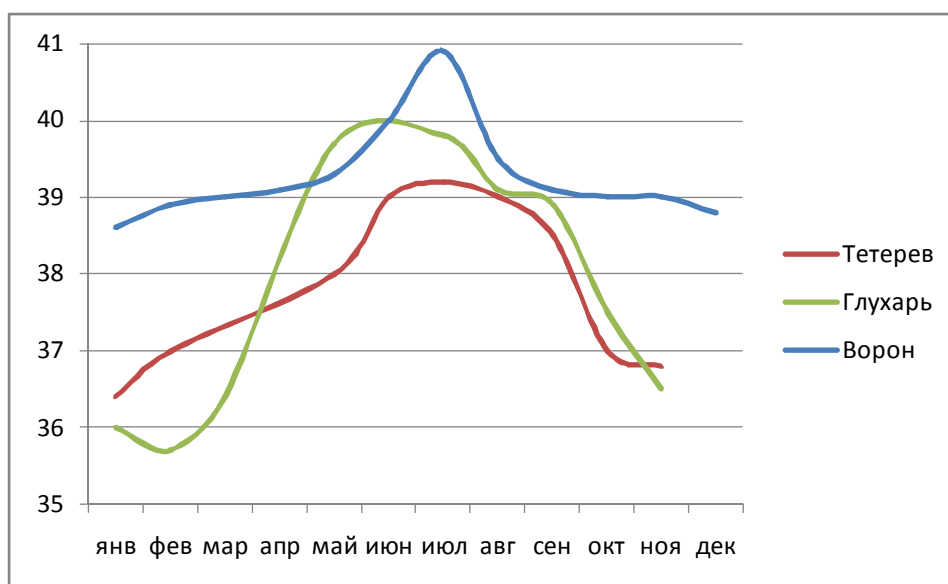


Рис. 67. Динамика температуры тела тетерева, каменного глухаря и ворона в течение года (по: Ануфриев, Мордосова, Соломонов, Исаев, 2008).

Среднесуточная температура поверхности тела – у тетерева и каменного глухаря в холодное время года имеет отчетливую зависимость от температуры среды, а в летнее – такое не отмечается (рис. 68). Суточная динамика температуры тела ворона в прямой зависимости от температуры окружающей среды – повышение в дневное время суток, пониженные – ночное.

В целом, у каменного глухаря и тетерева динамика температуры тела в годовом жизненном цикле сходна, различие состоит в абсолютных значениях температуры тела. Глухарь, почти в три раза крупнее тетерева, относительный уровень метаболизма значительно ниже, также и температура тела несколько ниже.

Отсюда видно, что у тетерева и ворона, птиц близких по размерам и массе тела, в зимнее время минимальный уровень обмена различался почти в два раза и можно заключить, что уровень метаболизма врановых птиц заметно выше тетеревиных и относительно высокий уровень метаболизма позволяет им даже в периоды низких годовых температур стабильно поддерживать высокую температуру тела. Врановые птицы, ввиду их

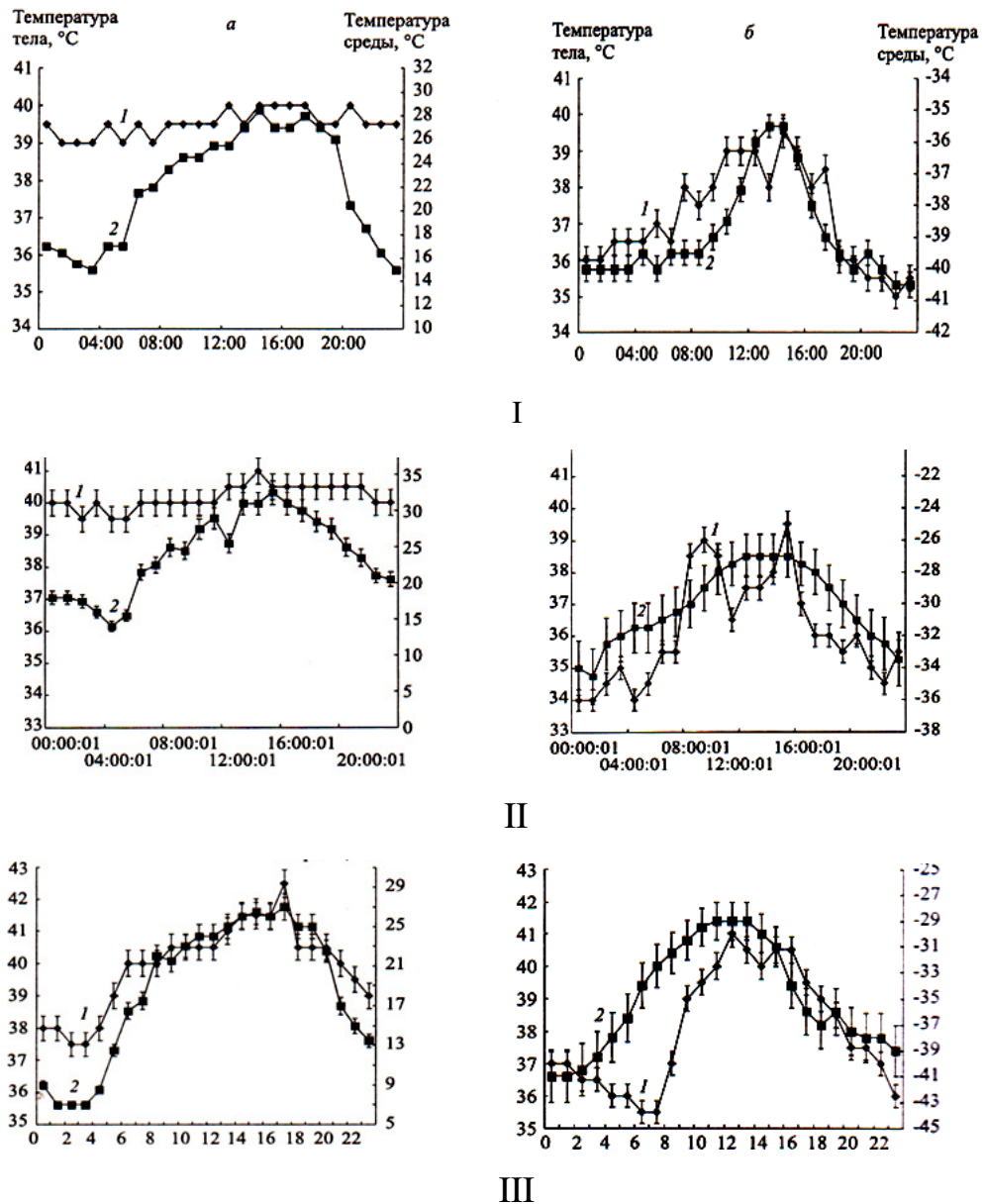


Рис. 68. Динамика температуры тела у тетерева (I), каменного глухаря (II) и ворона (III) в течение суток: а– лето (июль); б – зима (январь); 1 – температура тела; 2- температура среды (по: Ануфриев, Соломонов, Исаев и др., 2008, Ануфриев, 2013).

необычайной экологической пластичности могут занимать местообитания с очень широкими колебаниями температур среды. Кроме этого известно, что тетеревиные птицы в отличие от врановых питаются относительно низкокалорийной пищей, так как это достаточно узкоспециализированные виды. Питание энергетически бедными кормами не способствует поддержанию постоянно высокого уровня метаболизма. Поэтому у

тетеревиных птиц важную роль в температурных адаптациях приобретает приспособительное поведение способность использовать подснежные камеры. Кроме этого в отличие от врановых экономия энергии тетеревиными птицами при переживании периодов с низкими температурами среды, наряду с экологическими механизмами (использование подснежной камеры), достигается сезонным снижением температуры тела. У каменного глухаря, имеющего крупные размеры и массу тела по сравнению с другими исследованными тетеревиными птицами, уровень метаболизма значительно ниже и с этим связана способность глухаря относительно легче переносить низкие температуры среды. В целом, наши работы подтверждают выводы ряда исследователей (Потапов, Андреев, 1973; Гаврилов, 1980а,б; Дольник, 1995), что суммарный расход энергии у тетеревиных птиц сравнительно низкий и суммарное действие адаптации тетеревиных птиц к зимним условиям позволяет значительно уменьшить энергетическую стоимость жизни при низких температурах. Всё это указывает на то, что у тетеревиных птиц отсутствует особые энергетические адаптации на тканевом уровне (Гаврилов, 1980а), и успешность существования в условиях зимы обеспечивается адаптациями морфо-физиологического и поведенческого плана (Андреев, 1980; Потапов, 1985). Ночевки тетеревиных птиц в лунках под снегом позволяют им избегать повышенных расходов энергии для поддержания температурного гомеостаза. В свою очередь, приспособительное поведение по своей природе является, как правило, адаптацией к комплексу факторов, среди которых температура среды может иметь существенное, но в большинстве случаев не исключительное значение (Дольник, 1965).

6.3. Работа пищеварительной системы

Специализация на питании зимой грубыми древесными кормами у тетеревиных птиц отразилась на ряд адаптивных изменений в их органах

пищеварения. Одна из характерных черт пищеварительного тракта этих птиц усиленное развитие слепых отростков. Считается, что в слепых кишках происходит один из важных этапов пищеварения, в процессе которого расщепляются и усваиваются многие вещества, содержащиеся в древесном корме, прежде всего жиры и углеводы, а также нейтрализуются токсичные компоненты древесных смол (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Потапов, 1974, 1985; Андреев, 1980). Известно также, что слепой кишечник рябчика обеспечивает 30-42 % энергии существования (Андреев, 1980), у обыкновенного глухаря он дает не менее 2/3 энергии, усвоенной из пищи (Потапов, 1985), у каменного глухаря работа этого органа обеспечивает усвоение до 60% общего количества сухого вещества, утилизируемого в пищеварительном тракте (Пшенников, 1991). Режим работы слепых кишок постоянен в течение всей зимы и чем севернее обитают птицы, тем дольше непрерывная активность слепых кишок. Установлено, что в тундре они могут функционировать круглогодично, а у обитающих южнее, деятельность этого отдела летом сводится до минимума (Потапов, 1985). В слепые кишки попадает экстракт, миновавший уже тонкий кишечник, и, не будь их вообще, он просто бы удалялся из организма, не успев отдать свои питательные вещества за сравнительно короткое время прохождения по кишечному тракту (Потапов, 1985). Перевод массы в слепой отдел кишечника позволяет удлинить процесс пищеварения в несколько раз (Семенов-Тян-Шанский, 1960).

Для ряда млекопитающих и птиц показаны наличие сепарационных механизмов. У отдельных животных, в частности у зайца-беляка и северной пищухи, конечным результатом сепарационных процессов оказывается выделение твердых и мягких экскрементов с поеданием последних (Пшенников и др., 1988, 1990). У тетеревиных птиц в частности, каменного глухаря в прямой кишке происходит сепарация позволяющее говорить о наличии у этой птицы своеобразной «внутренней копрофагии» (Пшенников,

1991). Наличие сепарационных механизмов отмечено также у белой куропатки (Исаев, Пшенников, 1993).

Характерным признаком сепарационного процесса является различия в распределении воды в толстом кишечнике. Мы исследовали концентрацию воды в кишечнике белых куропаток, добытых в разные сезоны года и время суток. У куропаток, добытых в зимний период, характер распределения воды аналогичен таковому у каменного глухаря. Наименьшее содержание наблюдается в слепой кишке – 70,7 %, наибольшее в конце тонкой – 77,2 %, и среднее в начале прямой – 75,3 %. У птиц в период перехода с зимнего на летний корм и наоборот увлажненность содержимого отдельных участков кишечника такая же как зимой: в слепой – 76,2 %, в конце тонкой – 81,0 %, в начале тонкой – 77,9 %. У небольшого числа куропаток добытых в летнее время различий в концентрации воды изученных отделах по существу нет: в слепой – 79,5 %, в конце тонкой – 79,8 %, в начале прямой – 78,2 %. Наблюдается различия увлажненности содержимых отделов в зависимости от времени суток. Так, у белой куропатки добытой в сентябре в 16 час. концентрация воды имела иной градиент, чем у птиц отстреленных в этом же месяце, но в другие часы суток. Наибольшая разница в содержании воды в слепой и конце тонкой кишки отмечена у куропатки, добытой весной в ночное время суток. Таким образом, в разные сезоны года для куропаток характерны небольшие различия в распределении воды в толстом кишечнике. Более высокая содержание водности в кишечной массе белой куропатки в сравнении с каменном глухарем, очевидно обусловлено различием в рационе и в количестве поедаемого снега.

8.4. Выводы

1. Зимний образ жизни белой куропатки в горных ландшафтах Якутии по сравнению с популяциями равнинных территорий имеет ряд отличий: строгой пространственной и половой дифференциации птиц в стаях

в период осенне-зимней перекочевки не прослеживается. На осевой части хребта некоторые самцы белой куропатки проводят на территории гнездования весь год. Для тундряной куропатки, обитающей в горах, в отдельные годы в зимний период характерны массовые перекочевки, которые обусловлены, скорее всего, перенаселением биотопов и нехваткой кормов. В горных ландшафтах для каменного глухаря в зимний период выражена пространственная дифференциация полов, обусловленная температурной инверсией.

2. Низкие температуры при достаточной глубине снега для тетеревиных птиц не являются экстремальным фактором. Однако, во-первых, в сильные морозы птицы избирательности к корму не проявляют. Во-вторых, каменный глухарь и белая куропатка, кормящиеся обычно на земле, при морозах чаще поднимаются в кроны деревьев. В-третьих, птицы несколько теряют осторожность.

3. Для наименьшего по размерам из тетеревиных птиц рябчика в зимний период года характерно максимальное использование снежного покрова. Тетерев значительно более чувствителен к морозам, чем каменный глухарь и при -20°C и ниже больше времени проводит в подснежной камере. Установлено, что при температуре среды до -20°C дикуша может обходиться без зарывания в снег. Время пребывания в лунках других видов мало зависит от температуры воздуха и, скорее всего, определяется длиной светового дня.

4. У каменного глухаря и тетерева динамика температуры тела в годовом жизненном цикле сходна, различие состоит в абсолютных значениях температуры тела. Для тетерева и дикуши оптимальная граница температуры окружающей среды находится в пределах $-17-20^{\circ}\text{C}$. Критическая температура у тетерева чуть выше, чем у каменного глухаря. У каменного глухаря, имеющего более крупные размеры и массу тела по сравнению с другими тетеревиными птицами, уровень метаболизма значительно ниже, и с этим связана способность глухаря относительно легко переносить низкие температуры среды. Кроме этого, в осенне-зимний период у каменного

глухаря отмечаются отложения жира, что уменьшает энергетические затраты на терморегуляцию. Вместе с тем крупные размеры самцов ставят их в зависимость от глубины снега и временами сводят на нет преимущества терморегуляции.

5. Уровень метаболизма врановых птиц заметно выше тетеревиных, и относительно высокий уровень метаболизма позволяет им даже в периоды низких годовых температур стабильно поддерживать высокую температуру тела. Тетеревиные птицы в отличие от врановых питаются относительно низкокалорийной пищей, а питание энергетически бедными кормами не способствует поддержанию постоянно высокого уровня метаболизма. Поэтому у тетеревиных птиц важную роль в температурных адаптациях приобретает приспособительное поведение – способность использовать подснежные камеры. В целом, у крупных зимующих птиц Якутии отчетливо просматривается разная стратегия температурных адаптаций. Врановые птицы, питаясь высококалорийными кормами, постоянно поддерживают высокий уровень метаболизма и температуры тела. Тетеревиные птицы, питание которых менее калорийно, используют другие экологические механизмы (теплые убежища в снегу) для переживания периодов с низкими температурами внешней среды.

Глава 9. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ И РОЛЬ ТЕТЕРЕВИНЫХ ПТИЦ В ЭКОСИСТЕМАХ

9.1. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность тетеревиных птиц

Якутия – один из малонаселенных регионов России. Численность постоянного населения Республики составляет 958 тыс. человек, из них 614 тыс. городского и 344 тыс. сельского населения, число жителей на 1 км² составляет всего 0,3 чел. (Росс. стат. ежегодник, 2011). Наиболее интенсивно заселена человеком южная половина таежной зоны, где сосредоточены основные промышленные объекты и развито сельское хозяйство. На западе Якутии продолжит дальнейшее развитие и интенсификация алмазодобывающей промышленности, имеет большие перспективы Лено-Виллюйская нефтегазоносная провинция. Кроме этого, в других малообжитых и отдаленных местах Якутии перспективны месторождения строительных, поделочных материалов, разведаны месторождения апатита, графита и др. (Энциклопедия Якутии, 2007). Следует отметить, что освоение минеральных ресурсов находится лишь на начальной фазе, и на сегодня относительная благоприятность экологической обстановки в республике определяется только низкой хозяйственной освоенностью ее территории (Соломонов, 2002).

Уязвимость северных экосистем общеизвестна, и даже незначительное нарушение природной среды здесь грозит экологическим кризисом (Реймерс, 1990). Горнодобывающая промышленность, развитая в Якутии, относится к землеёмким отраслям и является одним из наиболее природоразрушительных производств (Соломонов и др., 2012). Крупные геохимические аномалии антропогенного происхождения сформировались в зоне деятельности алмазодобывающей промышленности в бассейне р. Виллюй, в районе золотодобывающих предприятий в бассейнах Яны и

Индибирки, на территории освоения золота и угля в Южной Якутии. Например, в результате деятельности крупнейшего в стране оловорудного Депутатского ГОКа на площади более 21 тыс. км² произошла серьезная трансформация экосистем. Площадь нарушенных экосистем здесь охватывает 15 % осваиваемой территории, в том числе 3–5 % ее характеризуются как имеющие катастрофическую степень нарушенности (Саввинов, 1990). В Южной Якутии из-за хозяйственной деятельности огромная территория имеет сейчас специфичный техногенный ландшафт карьерно-отвального типа. В Алданском районе, за годы промышленного освоения с 1920-х гг. площадь отведенных под отвалы пустых горных пород составляет более 200 тыс. га. Практически четверть территории долинных ландшафтов Якокит - Селигдарского междуречья – 142 км² из 635 км² нарушены дражными и старательскими разработками. Для отдельных рек эти показатели достигают 90 % - это Большой Куранах, Орто-Сала (Тарабукина, 2003).

Исследования последних лет показывают, что общая численность тетеревиных птиц России, в других регионах, снизилась во многом из-за хозяйственной деятельности человека (Борщевский, 1989, 2005б; Курхинен, 2001; Савченко, 2005, 2009а,б; Potapov R., Sale, 2013). Следует подчеркнуть, что падение численности птиц вызванное действием человека, всегда неожиданно для популяции, поскольку не обусловлено логикой внутривидовых процессов, не зависит от естественных изменений среды обитания животных (Большаков и др., 1991). Основными лимитирующими факторами антропогенного происхождения, определяющими численность птиц, являются деградация мест обитания вследствие лесных пожаров, прокладки дорог, промышленного строительства, незаконной охоты и беспокойство со стороны человека (Потапов, 1985; Вартапетов, 2004). В Якутии в настоящее время в результате развития горнодобывающей промышленности, стройиндустрии, сельского и промыслового хозяйства произошло резкое сокращение видового состава и,

особенно, численности промысловых рыб, птиц и млекопитающих (Соломонов, 2002). Запасы тетеревиных птиц, особенно в таежной части, также заметно сократились (Isaev, 2011).

Среди дальневосточных регионов России Якутия имеет самую высокую долю сельского населения, уступая только Корякскому АО. В тундрово-лесотундровой и горной частях республики на востоке и юге главным видом традиционного хозяйства является оленеводство, в таежной зоне - разведение крупного рогатого скота и лошадей. Скотоводство и коневодство развивается на базе луговых пространств, которые подразделяются на долинные (поймы и низкие террасы больших рек), аласные и мелкодольные (на реках). Вспомогательные отрасли хозяйства, такие как охота, рыболовство и др. имеют интразональные формы природопользования. Из традиционных направлений природопользования наибольшее влияние на тетеревиных птиц оказывает охота, на которой мы более подробно остановимся ниже. Производство зерна, сои, картофеля и овощей приурочено к южной части республики.

Известно, что сплошные рубки леса на больших площадях ведут к резкому сокращению численности глухаря (Романов, 1960, 1979; Ивантер, 1980). К примеру, из-за сведения лесов, находившиеся в лесостепи в течение XVII - XX вв. популяции глухаря отступали к северу, и в ряде областей на юге лесной зоны он исчез полностью (Ларин, 1955; Коренберг, 1964; Marcstrom, 1979; Ивантер, 1980; Потапов, 1985; Naila, 1994; Helle, et.all., 2003). В Якутии снижение численности каменного глухаря в ряде районов также связано в первую очередь сплошными лесными рубками (Исаев, 1994, 2003а, 2004а). Кроме полного сведения лесов так же губительна для глухаря фрагментация местообитаний. В частности, в Европе падение численности этого вида связано с фрагментацией ландшафта (Potapov, Sale, 2013).

Наиболее уязвимым видом к антропогенному прессу оказалась дикуша, которая как редкий вид мировой фауны внесена в Красный список МСОП (<http://www.iucn.ru>), Красные книги Российской Федерации (2001) и в ряд

региональных Красных книг. Известно, что крупные стройки крайне негативно влияют на численность птиц. Например, на участке строительства БАМа заметно усилился антропогенный пресс, и наблюдалось резкое снижение численности дикуши, а в иных местах – их исчезновение (Воронов, 2000). Так, на участке магистрали Ургал – Герби за период с 1974 по 1976 г. численность дикуши сократилась почти вдвое. А в 1977 г в низовьях рр. Сулук и Аякит вид практически не встречался (Коренберг, Брунов, 1977). С 1972 по 1981 гг. дикуша из обычной превратилась в крайне редкую птицу в бассейне р. Дуки (Воронов, 2000). В некоторых участках распространения численность дикуши в последнее время повысилась (Бисеров, 2011), но это не дает повода для успокоения. В последние десятилетия на территории Республика Саха (Якутия), численность вида катастрофически снижается, а в иных местах она полностью исчезла (рис. 69, Исаев, 2011). Без кардинальных мер по охране и восстановлению дикуши сохранение её в Якутии маловероятно.

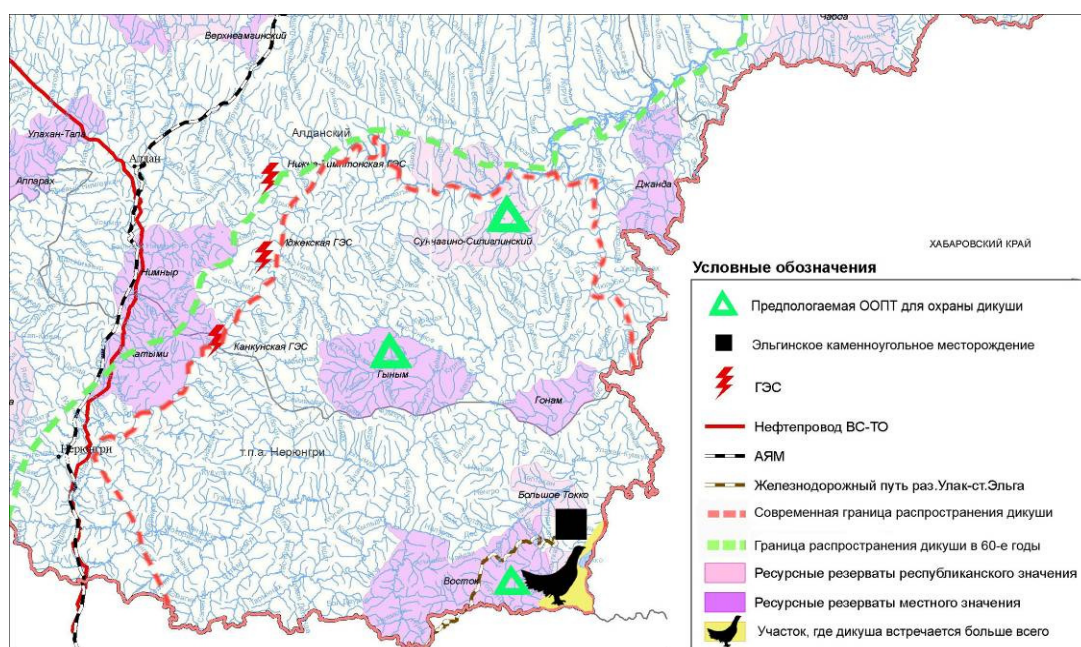


Рис. 69. Ресурсные резерваты и объекты хозяйственной деятельности человека в области распространения дикуши в Якутии

Следует отметить, что хозяйственная деятельность человека приводит к непоправимым последствиям, в основном, только в тех случаях, когда она вызывает коренные изменения природных условий и не все виды тетеревиных птиц в равной степени реагируют на это (Ивантер, 1983). Известно, что не для всех видов тетеревиных птиц действие антропогенного пресса равнозначно. Например, интенсивная лесозаготовка и мозаичность трансформированных ландшафтов благоприятствовало увеличению численности белой куропатки в северной тайге Архангельской области (Плешак, Корепанов, 1983). А формирование тетерева как вида в историческое время началась в лесостепной и на юге лесной зон. Дальнейшее продвижение на север во многих случаях сопровождалось вырубками лесов человеком и образованием, в связи с этим, открытых пространств среди лесных массивов (Кириков, 1966; Потапов, 1985). Известно также, что тетерева издавна способны заселять с высокой плотностью антропогенные ландшафты. Например, в XIX в. большие стаи птиц возникали при кормежках на хлебных полях (Сабанеев, 1876). В послевоенный период (1950-1970 гг.) наблюдалось стремительное увеличение численности тетерева на Северо-Западе России, что было связано с замещением перестойных лесных массивов сосново-березовым молодняком (Потапов, 1985). Выборочные рубки лесов на Европейском севере России способствовали увеличению урожая брусники (через 3-5 лет) плантаций брусники, которая в свою очередь повлияла на увеличение численности тетерева и глухаря (Калинин, 1978). Интенсивное развитие сельского хозяйства, увеличение посевных площадей для зерновых культур и пашен в ряде районов Якутии в 1950-1960-е гг. обусловили появление открытых участков, где по опушкам обильно начали произрастать березняки (Тимофеев и др., 1994). В Лено-Амгинском междуречье в эти годы вблизи пашен крупные стаи тетерева не представляли редкости (Ларионов и др., 1991). В то же время, возросшая хозяйственная деятельность привели к резкому сокращению популяции тетерева и исчезновению его в лесостепной полосе европейской части ареала

(Зимин, 1971; Телепнев, 1974; Starling-Westerberg, 2001; Kamieniarz, 2000). В 1960-1970-е гг. в результате химической обработки полей отмечается многократное сокращение обилия тетерева (Иванов, Потапов, 2008; Савченко, 2009а). Заметное снижение численности тетерева в лесостепной зоне Приенисейской Сибири происходит со второй половины 1950-х гг., Оно было связано с расширением посевных площадей, химизацией сельского хозяйства, а также и прямым отстрелом птиц из малокалиберного нарезного оружия, который носил массовый характер (Савченко, 2009а). На мелиорированных землях, вовлеченных в сельское хозяйство, регистрировались случаи отравления тетерева протравленным зерном и гранулами удобрений (Панов и др., 2002). Резкое сокращение численности хищных птиц в 1950-1960-е гг. во многих странах было связано с применением ДДТ (Пикколл, 1983). В СССР активное производство и использование ДДТ началось в 1946-1947 гг., и в течение 1950-1970 гг. использовалось около 20 тыс. т гербицида в год. К 1970 г., когда ДДТ был исключен из официального списка используемых в СССР пестицидов, было уже загрязнено огромное количество земель (<http://www.ecoaccord.org>). В итоге в ряде районов России главными причинами резкого уменьшения численности тетеревов в 1960-е гг. стало опыление и опрыскивание лесов ДДТ и похожими ядохимикатами (Боглов, 1968).

Кроме химикатов определенное влияние на тетеревиных птиц, прежде всего тетерева, оказало использование в сельском хозяйстве механизации (Савченко, 2009а). При уборке зерновых и кормовых культур отмечается большой отход и других видов птиц (Кириков, 1975).

Возможно, действием подобных факторов объясняется снижение численности тетерева в 1970-1980-е гг. и в Якутии. Так наибольшее использование различного рода ядохимикатов для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур в РС(Я) отмечается именно в 1970-е годы. В настоящее время, из-за сокращения посевных площадей этот фактор потерял значение (Савченко, 2009а).

Многими наблюдателями отмечается способность рябчика обитать в часто посещаемых людьми местах. В то же время непрерывное падение численности вида во многих частях ареала объяснялось влиянием хозяйственной деятельности человека (Андреев, 1979; Анненков, 1995, 1996; Анненков, Данилов, 1980; Савченко, 2005).

Другой причиной уменьшения численности тетерева и глухаря может стать неумеренный выпас скота (Долбик, 1959). Не исключается возможность, что для некоторых центральных районов Якутии это играет определенную роль.

Известно, что вспугивание выводков человеком часто приводит к гибели птенцов (Владышевский, 1975, 1980; Мерзленко, 1981). Установлено, что этот фактор вызывает гибель 7,2 % гнезд тетерева, 34,5 % гнезд белой куропатки (Кириков, 1975). Даже в глухих районах таежной зоны кладки глухарей, брошенные самкой, вспугнутой хищником или человеком, составляют от 4 до 18 % (Юргенсон, 1968). Случаи гибели кладки от вспугивания самок сидящих на гнездах отмечены нами и в Якутии. Особенно такое наблюдается при освоении новых территорий. Например, брошенные побеспокоенными человеком кладки каменного глухаря и рябчика при проведении инженерно-изыскательских работ по строительству Эльгинского каменноугольного месторождения были отмечены в долине р.Алгاما в 2004-2005 гг. (устные сообщения инспектора Д.А. Макарова и охотника Г.И. Иванова). В июле 2006 г. брошенные кладки рябчика и тетерева мы находили на территории Олекминского района после прокладки просек при проведении изыскательских работ при строительстве нефтепровода Восточная Сибирь – Тихий океан (ВСТО). В июле 2007 г. брошенное гнездо белой куропатки найдено вблизи техучастка при проведении проектно-изыскательских работ по строительству Тимптонской ГЭС.

Якутия является одним из пожароопасных регионов России. Ежегодно огнём уничтожаются огромные площади лесов. Площади гарей и погибших насаждений в 1970-х гг. составляли 12 % (Лесные пожары..., 1979). В

последние десятилетия площадь выгорания колебалась от 6000 до 20000 км² в год (Соловьев и др., 2005). Известно, что лесные пожары оказывают определенное влияние на численность тетеревиных птиц (Огнев, 1945; Потапов, 1985). По данным МОП РС(Я) в 2006 г. В Якутии потери тетеревиных птиц (рябчики, глухари, тетерева и куропатки) от пожаров составили примерно 10 тысяч особей (<http://www.apus.ru>).

Влияние охоты. В Якутии из тетеревиных птиц объектами охоты являются белая и тундряная куропатки, обыкновенный и каменный глухари, тетерев и рябчик, а дикуша, как редкий вид охраняется законом. Охота на тетеревиных птиц является традиционным промыслом местного населения Якутии (Серошевский, 1993).

Россия располагает значительными ресурсами тетеревиных птиц. В прошлом они служили традиционным объектом промысловой, а современное время - любительской охоты. В целом в лесотундровой и тундровой зонах России в благоприятные годы можно без ущерба для состояния популяций заготавливать не менее 8 млн. птиц (Скробов, 1975; Павлов, 1975; Воронин, 1978; Потапов, 1985). Охота воспринимается как «... одно из звеньев в общей системе мер по охране природы и природных ресурсов...» (Дербин и др., 1981) и изъятие объектов животного мира в современных условиях должно быть основано на принципе устойчивого использования, которое не приводит в долгосрочной перспективе к истощению биологического разнообразия животного мира (Ключев и др., 2007; Дежкин, 2008). Следует отметить, что до вступления в силу «Закона об охоте» (01.04.2010 г.) почти 20 лет охота в России не регулировалась законодательством (Чернышев, 2010).

Общий размер годовых заготовок боровой дичи в России в начале XX века достигал 10-12 млн. особей, составляя в среднем 5-7 млн. (Колосов и др., 1975).. В Советское время плановые заготовки боровой дичи были начаты в 1928 г и в 1930-е годы заготавливали до 4,7 млн. особей. С 1940-х гг. идет постепенное снижение объема заготовок: в 1950-1960-е гг. – они снизились до 0,7-0,86 млн., а в 1970-1980 гг. – до 0,23 – 0,5 млн. С учетом того, что в

заготовки попадала только небольшая часть птиц, общая ежегодная добыча боровой дичи составляла примерно 10 млн. особей (Гаврин, 1970). Ранее объемы добычи тетеревиных птиц в Якутии статистикой не фиксировались. Имеются лишь сведения, по которым трудно судить о действительном положении дел с добычей боровой дичи. По архивным данным потребсоюза «Холбос», в 1960-1980-е гг. заготовки боровой дичи, в основном тетерева и глухаря, были крайне малы (от десятка до нескольких сотен птиц за год) и проводились лишь в нескольких центральных районах, а в 1990-е гг. закупки вообще прекратились. В последние годы в связи с организацией Департамента охотничьего хозяйства МОП РС (Я) в республике начат контроль за добычей этих птиц. Например, на добычу боровой дичи на общедоступные и закрепленные охотничьи угодья по республике в сезон 2011-2012 г. выдано 3386 разрешений (глухарь, тетерев, куропатки, рябчик). Судя по возвращенным разрешениям за сезон 2011-2012 г. было добыто: глухарей – 101 ос., тетеревов – 396 ос., куропаток – 192 ос., рябчика – 175 ос. С учетом того, что многие охотники-любители добывали тетеревиных птиц попутно при охоте на других животных (копытные, зайцы и др.) скорее всего, без разрешений, на самом деле боровой дичи было добыто, по-видимому, значительно больше.

В современное время в северных районах России промысловые запасы белой куропатки значительны и это позволяет вести её промысловую добычу. По данным ЗМУ в 2000-2002 гг. общая зимняя численность вида оценивалась равной 10,5-35,0 млн. особей (Potapov, Potapov, 2011). По данным Б.М. Павлова и Л.А. Колпащикова (1990) лишь в Таймырском автономном округе без ущерба популяциям можно добывать 800 тыс. ос. белой и 200 тыс. ос. тундряной куропаток. Для большинства районов севера (особенно восточной Евразии) промысел куропаток имел только местное значение. Но среди промыслов птиц как например отмечает Л.А. Портенко (1939) в Анадырском крае «ему принадлежит одно из первых мест». Еще в 1970-1980-х гг. отмечалось, что ресурсы белых куропаток в тундровых и

притундровых районах Якутии значительны и позволяют увеличить ее заготовки (Гайдар, Романов, 1976), а по данным Якутского отделения ВНИИОЗ, заготовками белых куропаток в те годы по существу никто не занимался. Например, в 1970-е гг. потребсоюз «Холбос» закупал ежегодно по 300-900 особей (в основном глухарь и тетерев) при плане 12-13 тыс. тетеревиных птиц, а по подсчетам В. И. Перфильева (1967) только добыча белой куропатки в отдельные годы могла бы составить 450-600 тыс. птиц. Невнимание к этому массовому виду дичи на Крайнем Севере автор объясняет, прежде всего, отсутствием возможности её сбыта. Заготавливали куропатку в основном любители и в окрестностях населенных пунктов, а кадровые охотники специально промыслом её не занимались и добывали её лишь попутно во время объезда ловушек на песца. В настоящее время, ввиду малочисленности населения тундровой и лесотундровой части Якутии антропогенное влияние на численность куропаток весьма не велико. Так, объем добычи птиц в Нижнеколымском улусе в 2006 г. составляет 4000 особей, что менее 0,1 % общей численности птиц района (Госдоклад..., 2006).

В Верхоянском районе в 1980-1990-гг. промысловая заготовка боровой дичи, как и на всей территории Якутии, проводилась нерегулярно. Охотники добывали птиц от случая к случаю и в основном для собственных потребностей. Как показали данные опроса 16 кадровых охотников в Верхоянском районе в годы высокой численности куропаток (1986-1989 гг.) лишь 1 добывал их для сдачи, и то не более 100 ос. в год (Исаев, 1994).

Следует отметить, что в северных районах Якутии в последнее время белая куропатка вообще утратила для населения значение как источник получения денежных средств. В этих районах охота на куропаток, в основном, воспринимается сегодня как детское занятие и не является объектом охоты взрослого населения.

В лесной зоне Якутии из тетеревиных птиц наибольшее значение для охоты имеют рябчик, каменный глухарь и несколько меньше – тетерев. Белая

куропатка в тайге малочисленна и в большинстве случаев добываются кочующие с северных районов стаи. Обыкновенный глухарь распространен только на юго-западе Якутии, в бассейнах Лены и Вилюя, численность его незначительна и добывается он в небольшом количестве.

В России в конце XX в. рябчика добывали в количестве до 5-6 млн. особей в год. В последнее время его заготавливают меньше, но в промысле боровой дичи он занимает первое место. В последние годы добыча рябчика по России находится в пределах 2,5-4 млн. особей в год, изымается не более 1-2 % от общего запаса (Комиссаров, 2011). Такой уровень изъятия не может служить лимитирующим или неблагоприятным фактором для данного вида, необходим лишь контроль на региональном уровне. В Якутии сведений по добыче рябчика нет, хотя вид обычен по всей таежной зоне.

Количество добываемого каменного глухаря в азиатской части России не известно. Его численность по годам сильно колеблется и как было сказано выше, в Якутии в 1960-е гг. в период обилия птиц во время промысла белки отдельные охотники добывали попутно за сезон до 100-150 глухарей (Егоров и др., 1959). В 1950-1960-е гг., по сведениям Б.Н. Андреева (1974), в бассейне Вилюя за один обход с токовища петлями брали до 50 каменных глухарей. В прежние времена такие «продуктивные» токовища считались собственностью якутских семей и передавались в них по наследству.

Общая добыча тетерева в 2009 г. по России составила 22,2 тыс. особей, а реальная добыча, видимо, достигала 100 тыс. особей. Охотничье изъятие не оказывает значимого влияния на популяции данных видов, поскольку добыча тетерева не превышает 1-2 % от их численности (Комиссаров, 2011).

Осенне-зимняя охота на тетеревиных птиц ведёт к преимущественному изъятию молодых особей, выживание которых в природе статистически низкое (Юргенсон, 1968; Baines, Lindén, 1991).

В то же время использование запасов тетеревиных на большей части России противоречит принципам рационального использования (Борщевский, 1989). Например, в Новосибирской области в 1997 г. было

заготовлено 25 тыс. тетерева, а с 2000 г. из-за перепромысла охота на них полностью запрещена (Савченко, 2009б). Неумеренный отстрел птиц в Центральной Якутии явился причиной заметного снижения численности боровой дичи (Сидоров, 1982; Дегтярев, 1985). По исследованиям вблизи п. Покровск в течение 12 лет (зимы 1971-1972 – 1984-1985 гг.) плотность населения тетеревиных птиц в зависимости от биотопа уменьшилась в 3-9 раз (Сидоров, 1990). Совершенно очевидно, что необходимым условием сохранения ресурсов тетеревиных птиц является регламентация охоты.

Известно, что весенняя охота на самцов тетеревов и глухарей разрешается в сравнительно немногих странах, имеющих хорошо организованные охотхозяйства. Учитывая дискуссионность вопроса о весенней охоте в РФ, в специфических условиях Якутии следует выработать определенный подход. С одной стороны, приверженцев этой популярной охоты достаточно много, что нельзя не учитывать. С другой стороны - весенняя охота на птиц оказывает многообразное негативное воздействие.

Основной причиной сокращения численности глухаря можно считать не только антропогенные изменения биотопа, но и отрицательное влияние весенней охоты на популяции глухаря (Гаврин и др., 1974; Романов, 1979; Потапов, 1987; Савченко, 2009б). Охота на токах нарушает, а иной раз блокирует процесс размножения, т.к. ориентирована на изъятие взрослых самцов, что приводит к элиминации лучших, элитных производителей, ту возрастно-половую группу, выживание которой определяет устойчивость и стабильность популяций этих птиц (Чельцов-Бебутов, 1965; Дронсейко, Немнонов, 1980, 1981, 1984; Романов, 1984; Потапов, 1985; Савченко, 2009б). Считается доказанным, что весенняя охота на глухаря с ежегодным отстрелом токующих птиц может вызвать резкое снижение численности, а изъятие на току более 20% взрослых самцов ведет к деградации всего токовища (Романов, 1979). Сказанное выше справедливо по отношению к каменному глухарю.

В соответствии с действующим законодательством охота на глухаря разрешена в весеннее время (Постановление..., 2009). В таком случае, если не запрещать весеннюю охоту вообще, то разрешать её будет правильным уже после того, как пройдёт период спаривания.

Кроме этого известно, что снижение численности обыкновенного глухаря, определяется не только прямым истреблением самих птиц, сколько разрушением весенних местообитаний (Потапов, 1985). Такое наблюдается и по отношению к родственному виду. В Якутии, в бассейне Вилюя ранее известные токовища каменного глухаря исчезли из-за уничтожения лесов и усиления фактора беспокойства (Андреев, 1974).

Анализ известных токовищ каменного глухаря в Якутии показывает, что для нормального функционирования необходимы совершенно определенные природные условия. Кроме того, известно, что только существование на определенной территории нескольких токов гарантирует поддержание популяции в стабильном состоянии (см. гл. Размножение). Для сохранения токовищ каменного глухаря необходимо провести их паспортизацию и придать им, как например, в других регионах страны (Сыроечковский, Рогачева, 1980; Савченко, 2009б) статус зон покоя в период размножения птиц и ввести запрет на порубку леса и прочие хозяйственные работы.

В ряде регионов к заметному сокращению численности приводит отстрел глухаря и тетерева с применением транспортных средств. Повышенная доступность для людей трансформированных биотопов с развитой сетью дорог позволяет добывать с применением транспорта птиц, которые постоянно встречаются на дорогах осенью в период пополнения запасов гастролитов (Савченко, 2000, 2009). Судя по данным опроса, в отдельные годы подобное не редкость и на дорогах Якутии.

В Якутии охота на тетеревиных птиц хотя и остается дополнительным источником пищи для коренного населения, всё больше становится, предметом излюбленного времяпрепровождения охотников-любителей.

Общепринятому для популяций тетеревиных птиц 20 % нормативу нормы изъятия (Юргенсон, 1968), в Якутии больше всего соответствуют белая куропатка и рябчик. Но это лишь в годы, когда численность птиц выше среднего уровня. В годы снижения численности добыча не должна превышать 10% (Юргенсон, 1968). Для глухарей (каменный и обыкновенный) и тетерева нормы изъятия не должны превышать 5-10 %.

Самое лучшее и самое эффективное мероприятие для увеличения численности боровой дичи – это сохранение и улучшение местообитаний птиц (Юргенсон, 1968). На охраняемых территориях численность тетеревиных птиц бывает заметно выше, чем на других (Немцев и др., 1973). В Якутии почти 30 % площади отведено под особо охраняемые природные территории. Кроме этого, в Республике в последние годы значительные территории охотугодий закреплены за конкретными охотпользователями. Здесь благоприятное воздействие на численность тетеревиных птиц будет оказывать разработка комплекса биотехнических и других реабилитационных мер (Мальчевский, Пукинский, 1983).

Одним из основных направлений деятельности по восстановлению численности тетеревиных птиц в густонаселенных районах Якутии в ближайшем будущем должно стать дичеразведение, которое, призвано обеспечивать интенсивное воспроизводство охотничьих ресурсов (Габузов, 1984). Искусственное дичеразведение, по сути, особая система ведения охотничьего хозяйства в современных условиях. В мире множество примеров процветания охотничьего хозяйства с богатым опытом дичеразведения основных охотничьих видов (Кузнецов, 1972, Габузов, 1984). В Якутии наиболее перспективным видом для дичеразведения из охотничье-промысловых птиц является тетерев, технология содержания и размножения которого на сегодня является более или менее разработанным (Шило, 1997а, Валькович, Иванова, 1985). Увеличение численности тетерева путем дичеразведения представляется очень важным не только с практической точки зрения - позволит удовлетворить охотничий спрос на них, но и то, что

такие работы будут проведены в Якутии впервые и полученный опыт, можно распространить на другие охотничье-промысловые виды птиц.

Для сохранения редкого вида мировой фауны - дикуши необходимо провести комплекс мер. Во-первых, охрана и сохранение их на местах обитания. Следует отметить, что на территории Якутии в области распространения азиатской дикуши находятся 6 резерватов (2 республиканского и 4 местного значения) и уникальное озеро «Большое Токко». Общая площадь охраняемых территорий составляет 26 тыс. км². Определить их роль в сохранении дикуши на сегодня не представляется возможным из-за отсутствия сведений о реальной численности и размещении птиц. Вместе с тем создание отдельного резервата или сети специализированных резерватов для охраны и естественного воспроизводства азиатской дикуши и мест её обитания на сегодня крайняя необходимость. Определение ключевых участков распространения дикуши в Якутии и придания им природоохранного статуса потребует специальных исследований. Для организации специализированного резервата (или сети резерватов) для сохранения природных популяций азиатской дикуши необходимо выбрать приоритетную территорию и разработать в её пределах научные основы сохранения вида и его среды обитания, в первую очередь - насаждений аянской ели, с которыми птица тесно связана. Ряду территорий вдоль северных границ распространения ели необходимо придать статус заповедных лесных резерватов. Что же касается участков промышленного освоения, сохранение дикуши на них мало реально.

9.2. Значение тетеревиных птиц в экосистемах

Тетеревиные птицы, являясь оседлыми и массовыми видами, имеют существенное значение в трансформации энергии и вещества в природе и играют важную роль в экосистемах Севера (Потапов, 1985). При изучении птиц в этом направлении следует исходить из того, что экосистемы

принадлежат к системам высокого уровня сложности и их описание может быть сделано лишь на вероятностном уровне и анализу доступны лишь самые общие тенденции и закономерности (Данилов, 1977; Розанов, 2003).

При оценке консументной деятельности тетеревиных птиц особое внимание обращено на зимний сезон, когда потребление веточных кормов тетеревиными птицами резко возрастает (Потапов, 1985). Роль тетеревиных птиц в экосистемах тундры, горных и равнинных ландшафтах северотаежной и среднетаежной подзон Якутии оценивается нами следующим образом.

Тундра. По данным учетных работ проведенных в тундрах Якутии, даже в годы депрессии численности белой и тундряной куропаток их летняя биомасса составила 0,1-0,9 кг/км². Доля участия в общей массе птиц заметно варьирует от 0,4 до 25,9 % (табл. 54). В годы с более высокой численностью

Таблица 54

Численность и биомасса птиц в летний период в тундрах Якутии

Районы	Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
Нижняя Колыма	Белая куропатка	0,77	0,46	4,57
	Другие виды птиц	44,65	9,64	95,43
	Всего	45,42	10,10	100,0
Нижняя Яна	Белая куропатка	1,3	0,91	25,9
	Другие виды птиц	39,0	2,6	74,1
	Всего	40,3	3,51	100,0
Нижний Анабар	Белая куропатка	0,11	0,08	0,38
	Тундряная куропатка	0,01	0,005	0,02
	Другие виды птиц	135,04	20,105	99,6
	Всего	135,16	20,19	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: В Нижней Колыме учеты общей протяженностью маршрута 18,6 км проведены в Халарчинской тундре 18 – 21 июня 2008 г., в тундрах Нижней Яны - в окрестностях п. Кулар с 16 июля по 5 августа 2000 г. (44 км), в Анабарской тундре – с 7 по 28 июля 2009 г. (49,3 км).

куропаток эти показатели, значительно выше. Например, в Хромо-Индибирской тундре в обычные годы весенняя плотность населения птиц

равна 7,4 ос./км² (Перфильев, 1975) и расчетная биомасса составляет 4,3 кг/км². В случае сохранения такой численности в начале летнего периода доля куропаток в общей биомассе птиц составит 20-60 %. В годы высокой численности доля куропаток становится ещё выше и, по предварительным подсчетам, составят 90% и более от биомассы птиц. В зимний период роль белой и тундряной куропаток в экосистемах тундры заметно возрастает, т.к. они здесь становятся абсолютными доминантами. Например, основываясь на данных зимних учетов куропаток в годы их низкой численности в тундрах Нижней Алазеи и дельты Лены при биомассе равной соответственно 0,9 кг/км² и 0,3 кг/км², доля их участия в общей массе птиц составляла соответственно 96 и 98 %. Абсолютное доминирование куропаток в отдельные годы отмечается и в других тундрах Евразии (Павлов, 1975; Воронин, 1978; Потапов, 1985; Кречмар и др., 1991)

По данным Р.Н. Воронина (1978) в Большеземельской тундре общий прирост фитомассы ивы и березы составляет 42,1 т/км², при плотности населения куропатки доходящей до 200-250 особей/км² и при допущении обитания такого количества в течение года, степень использования данных видов корма птицами не будет превышать 20-25 %. Автор подчеркивает, что фактически потребление этих кормов гораздо ниже, т.к. большинство птиц зимой откочевывают из тундры и такой, чрезвычайно высокой плотности населения куропатка достигает редко. Также как и в Большеземельской тундре, в тундрах Якутии в связи с откочевкой основной массы птиц и высокой численности куропаток лишь в отдельные годы, фактическое потребление ивы и березы должно быть гораздо ниже. В то же время, по наблюдениям А.В. Андреева (1999), в низовьях Колымы идеальные для размножения вида условия формируются лишь в небольших по площади, «очаговых» местообитаниях. При нарастании численности птиц они занимают менее подходящие, но обширные по площади «периферийные» биотопы, где корма птицам хватает лишь на один сезон. Автор связывает это тем, что основным кормом куропаток здесь являются побеги ивы красивой,

которая в маргинальных местообитаниях и даже в поймах небольших рек при высокой численности птиц не успевает восстанавливаться после объедания. Следовательно, как ранее подчеркивал Б.А. Тихомиров (1959), в тундровой зоне в отдельные годы в определенных стациях воздействие куропаток, также как и других массовых животных, на растительность приобретает роль решающего фактора динамики растительного покрова.

Северотаежная подзона. В летний период биомасса тетеревиных птиц в разных северотаежных районах Якутии составляет 0,4-0,67 кг/км², доходя в лесотундре 3,5 кг/км² (табл. 55). При этом доля участия в общей массе птиц составляет 2,6-15,4, в лесотундре – 65,9 %. В холодное время года эти показатели колеблются 0,9-13,3 кг/км² и 16,3-36,0 % от общей биомассы птиц (табл. 56).

Таблица 55

Численность и биомасса птиц в летний период в северотаежной подзоне

Районы	Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
Нижняя Лена	Белая куропатка	5,00	3,50	65,92
	Другие виды птиц	30,86	1,81	34,08
	Всего	35,86	5,31	100,0
Нижняя Яна	Белая куропатка	1,1	3,25	36,97
	Другие виды птиц	40,8	5,54	63,03
	Всего	41,9	8,79	100,0
Средний Оленек	Белая куропатка	1,46	1,02	31,9
	Другие виды птиц	57,57	2,18	68,1
	Всего	59,03	3,20	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: На Нижней Лене учеты общей протяженностью маршрута 38 км проведены в бассейне р.Молодо в июле-августе 2005 г., в Нижней Яне - в окрестностях п. Северный в июле- августе 2000 г. (57 км), в Среднем Оленьке – в бассейне р.Арга-Салаа в июне- июле 2003 г. (42,6 км).

По данным зимних маршрутных учетов проведенных во второй половине зимы 2000-2012 гг. в северной тайге Нижней Лены средняя плотность населения куропатки колебалась в пределах 0,5-1,2 ос./км². При этом биомасса птиц составляет 0,3-0,7 кг/км², суммарная консументная деятельность – 4,8 кг/км² сухой массы ив и берёз, общее количество

экскрементов – 2,8 кг/км². В то же время в первой половине зимы численность белой куропатки в отдельные годы (1984-1985 гг.) может повышаться до 12-14 ос./км². Биомасса этих птиц в такие годы возрастает до 6,9-8,1 кг/км², суммарная консументная деятельность – 123,8 кг/км² сухой массы, общее количество экскрементов за зиму – 74,6 кг/км².

Таблица 56

Численность и биомасса птиц в зимний период в северотаежной подзоне
(Янское плоскогорье)

Годы	Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
2006-2007	Белая куропатка	0,7	0,49	7,1
	Другие виды птиц	118,8	6,50	92,9
	Всего	119,5	6,89	100,0
2007-2008	Белая куропатка	1,8	1,26	53,8
	Другие виды птиц	10,9	1,08	46,2
	Всего	12,7	2,34	100,0
2008-2009	Белая куропатка	1,1	0,77	15,7
	Другие виды птиц	67,3	4,22	84,3
	Всего	68,4	4,91	100
2009-2010	Белая куропатка	0,8	0,56	78,7
	Другие виды птиц	2,70	0,14	21,3
	Всего	2,78	0,71	100,0
2010-2011	Белая куропатка	1,9	1,33	24,6
	Другие виды птиц	41,2	4,97	75,4
	Всего	43,1	5,40	100,0
В среднем	Белая куропатка	1,26	0,88	35,98
	Другие виды птиц	48,04	1,95	64,02
	Всего	49,30	2,83	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: по результатам зимних (декабрь-март) учетов 2007-2012 гг., общая длина маршрутов 99 км.

Среднетаежная подзона. В 1970-1980-е гг. в лиственничниках Лено-Алданского междуречья биомасса тетеревиных птиц составляла 2,03 кг/км², доля участия в общей массе птиц – 13,9 %, в Лено-Вилюйском междуречье эти показатели были равны соответственно 2,84 кг/км² и 18,7 %, в увлажненных лиственничниках Центральной равнины Якутии – 23,01 кг/км² и 56,6 % (Соловьев, 1995). По учетным данным последних лет, отмечается заметное снижение доли участия тетеревиных в общей массе птиц в

ландшафтах, за исключением особо охраняемых природных территорий. В летний период биомасса тетеревиных птиц колебалась от 1,8 до 3,9 кг/км², доля участия в общей массе птиц составляла 15,4 – 28,9 (табл. 57), а на охраняемых территориях достигала 52 %.

Таблица 57

Численность и биомасса птиц в летний период средней тайге Якутии

	Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
Долина нижнего течения р.Мая (Варгапетов и др., 2008)	Рябчик	4	1.60	13,47
	Белая куропатка	0	0	0
	Каменный глухарь	0,07	0.22	1.89
	Другие виды птиц	265,93	10,06	84,64
	Всего	270,0	11.88	100,0
Среднее течение р.Алдан (наши данные)	Рябчик	3,22	1,29	12,97
	Белая куропатка	0,08	0,06	0,56
	Каменный глухарь	0,48	1,44	14,5
	Другие виды птиц	171,04	8,43	85,5
	Всего	171,6	9,93	100,0
Лено-Виллойское междуречье (Егоров и др., 2009)	Рябчик	8,9	0,4	2,96
	Белая куропатка	0	0	0
	Каменный глухарь	2,0	3,5	25,94
	Другие виды птиц	119,4	9,99	74,06
	Всего	130,3	13,49	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: В бассейне среднего течения р.Алдан (долина нижнего течения р.Суннагин) учеты общей протяженностью маршрутов 134 км проведены в августе 2003-2004 гг.

В зимний период биомасса тетеревиных птиц возрастает и составляет от 1,2 до 13,3 кг/км², доля участия в общей массе птиц – 16,3-19,9 % (табл. 58, 59). В качестве примера приводим сведения по Горному району, где были проведены зимние учеты птиц (2000 и 2004 гг.) и на экспериментальных площадках дана оценка запасов кормов тетерева и каменного глухаря. Плотность населения птиц в годы исследований составляла в среднем 0,8 ос./км², расчетное потребление зимнего корма – 92 кг/км² сухой массы. При этих показателях степень использования растительности тетеревиными птицами на этой территории минимальная. В то же время, воздействие разных видов тетеревиных птиц на растительность различно. Например,

Таблица 58

Численность и биомасса птиц в зимний период в бассейне р.Алдан

Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
Белая куропатка	0.33	0.23	3.35
Тетерев	0.06	0.07	0.93
Рябчик	2.15	0.86	12.04
Другие виды птиц	50,35	4,99	83,68
Всего	52.89	6.15	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: По результатам учетов в декабре-марте, общая длина маршрутов 147 км. (Результаты зимних учетов птиц..., 2007-2012 гг.).

Таблица 59

Численность и биомасса птиц в зимний период в устье р. Буотама
(Средняя Лена)

	Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
Прибрежный смешанный лес	Белая куропатка	7,8	5.50	21.0
	Рябчик	12,2	4.95	18.8
	Каменный глухарь	0	0	0
	Другие виды птиц	123,2	15,88	60,2
	Всего	143,2	26.33	100
Лиственничный лес	Белая куропатка	2,2	1.54	6.5
	Рябчик	6,8	2.72	11.5
	Каменный глухарь	4,3	13.80	58.3
	Другие виды птиц	86,1	5,73	23,7
	Всего	97,2	23.79	100.0

ПРИМЕЧАНИЕ: По результатам учетов в середине марта 1998 и 2000 гг. на территории национального парка «Ленские столбы», общая протяженность маршрутов 67 км.

характерным видом здесь был тетерев, который в зимний период в основном поедает тычиночные (мужские) сережки березы. Наиболее предпочитаемыми участками его кормежек, служат, также как и в других районах Якутии (Андреев, 1974; Ларионов и др., 1990), приаласные березняки,

произрастающие узкими полосами вдоль бровки западин. Известно, что береза начинает хорошо цвести на открытых местах с 10-12 лет, в древостоях - с 15-20 лет (Коропачинский, 1983). Как показали наши наблюдения, не каждая из берёз пригодна для жировок тетерева. Оказалось, что хороших кормовых деревьев, по сути, не так уж много. На экспериментальных участках расположенных в приаласных березняках запасы сережек на одном средневозрастном дереве составляют от 61,4 до 132,9 г, в среднем 82,5 г сухого веса или от 944 до 3044 шт., в среднем 1300 шт. По расчетам, число берез среднего возраста колебалась от 500 до 4800 шт./км², в среднем 2120. Предпочитаемые тетеревами деревья были сосредоточены в основном по опушкам леса и количество их не превышало 500-600 шт./км². В сутки одному тетереву необходимо съесть примерно до 1000 сережек березы (70-80 % суточного рациона по массе). По наблюдениям 11-15.11.2000 г. тетерева на одном дереве питались (без учета времени на отдых, передвижения, чистку перьев и пр.) от 8 до 29 мин., объедая все вместе от 120 до 400 сережек, в среднем 250 с дерева. Следовательно, чтобы наестся одному тетереву, необходимо посетить в день 4-10, в среднем 7 берез. Это означает, что площади в 1 км² одна особь может прожить 71-85 дней. Стаи тетеревов в зимний период нередко насчитывают десять и более птиц, на отдельных деревьях кормятся до 4-х птиц. Получается, что стая тетерева в течение нескольких дней в состоянии уничтожить весь запас кормов на небольшом участке местности.

Кроме тетерева здесь определенное воздействие на растительность оказывает каменный глухарь. Представление о масштабах изъятия поросли лиственницы в Центральной Якутии даёт работа Ю.В. Лабутина и А.Е. Пшенникова (1993). По их расчетам для наполнения зоба глухарю потребуется обойти за сутки до 257-400 лиственниц и одна птица за зиму может потребить 130-145 тыс. побегов, или полностью «остричь» ежегодный прирост 5959-6670 молодых лиственниц. На экспериментальной площадке в среднетаежной подзоне запас веточного корма для глухаря составлял 1800

кг/км² молодых побегов и в 2004 г. при низкой численности птиц (плотность населения 0,1 особей/км²) степень потребления этого корма за зиму не превышала 0,3 %. На исследованной нами территории, расположенной поблизости в 2000 г. плотность каменного глухаря достигала 4 ос./км². Расчетная степень потребления кормов на участке составила за зиму 10-12 % всего запаса. Следовательно, в годы высокой численности каменного глухаря этот вид может использовать довольно ощутимую часть запаса побегов лиственницы. В то же время в утренние и вечерние часы, особенно при сильных морозах, а также в периоды перекочевок глухари часто поднимаются в кроны деревьев. Ресурсы кормов в таких условиях возрастает многократно. Отсюда следует, что в целом, нехватки основного корма каменный глухарь здесь не испытывает.

Следует отметить, что на подростках лиственницы запасы кормов глухаря могут быть разного качества. Наблюдения в северных предгорьях Верхоянского хребта 1990-1992 гг. показали, что во время жировки один самец в течение дня может обойти 61-180 лиственниц, т.е. заметно меньше, чем в Центральной Якутии. Замечено, что на местах кормежки глухаря в Верхоянье почти весь подрост лиственницы имел густую крону. Такие деревца в трофическом плане наиболее предпочитаемы и ценны (Тархов, 1988), плотность побегов на них выше, и птица способна обойтись посещением меньшего числа молодых лиственниц.

Горные ландшафты. В 1970-1980-х гг. в высокогорной части бассейна Индигирки биомасса тетеревиных птиц равнялась 2,0 кг/км², доля участия в общей массе птиц – 6,6 %, в альпийских лугах - соответственно 0,9 кг/км² и 3,6 % (Соловьев, 1995). По нашим учетам, в летний период в хребтах Верхоянском, Сетте-Дабан и Становом биомасса тетеревиных птиц колеблется от 0,25 до 3,55 кг/км², доля участия в общей массе птиц – 8,9-49,5 % (табл. 60, 61).

На примере Центрального Верхоянья видно, что зимой биомасса тетеревиных птиц снижается по мере набора высоты от 1,01 кг/км² в

предгорье, до 0,86 кг/км² на северном макросклоне и 0,39 кг/км² на осевой части хребта. В то же время доля участия в общей массе птиц с высотой увеличивается соответственно от 4,6 % до 60,6 % и 76,3 % (табл. 62).

Таблица 60

Численность и биомасса белой и тундряной куропаток и других гнездящихся птиц в Центральном Верхоянье

Пояс	Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
Горная тундра	Тундряная куропатка	0,82	0,33	9,97
	Другие виды птиц	10,44	2,98	90,03
	Всего	11,26	3,31	100,0
Лесной пояс	Белая куропатка	2,10	1,19	31,99
	Тундряная куропатка	1,42	0,65	17,47
	Другие виды птиц	35,48	1,88	50,54
	Всего	39,0	3,72	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: По результатам учетов в окрестностях стационара «Келе» в июне-июле 1991-1992 гг., общая протяженность маршрутов 99 км.

Таблица 61

Численность и биомасса птиц в летний период в горных районах

	Вид	Плотность особей/км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
Становой хребет	Белая куропатка	3,02	2,11	5,31
	Каменный глухарь	0,48	1,44	3,61
	Другие виды птиц	191,99	36,3	91,08
	Всего	195,49	39,85	100,0
Хребет Сетте-Дабан	Белая куропатка	0,43	0,30	6,8
	Рябчик	0,38	0,15	3,4
	Другие виды птиц	128,69	3,99	89,8
	Всего	129,5	4,44	100,0
Хребет Сунтар-Хаята	Белая куропатка	0,5	0,25	6,78
	Другие виды птиц	143,5	3,44	93,22
	Всего	144,0	3,69	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: По результатам учетов в бассейне р. Алгама (Становой хребет) в июне-июле 2000 г. (общая длина маршрутов 56 км), в долине р. Аллах-Юнь (хребет Сетте-Дабан) - в августе 2008 г. (73 км), в бассейне р. Восточная Хандыга (хребет Сунтар-Хаята) - 12-22 июля 1995 г. (34 км).

Численность и биомасса птиц в зимний период в лиственничных лесах
Центрального Верхоянья

Высота, м н.у.м.	Вид	Плотность, ос./км ²	Биомасса, кг/км ²	Доля участия в общей массе птиц, %
400-450	Белая куропатка	1,59	0,95	3,25
	Рябчик	0,13	0,06	1,37
	Другие виды птиц	10,5	2,03	95,38
	Всего	12,22	3,04	100,0
450-620	Белая куропатка	0,67	0,27	19,01
	Тундряная куропатка	0,30	0,02	1,42
	Каменный глухарь	0,19	0,57	40,14
	Другие виды птиц	4,65	0,83	58,44
	Всего	5,04	1,42	100,0
780-1100	Белая куропатка	0,63	0,38	69,09
	Тундряная куропатка	0,01	0,01	1,82
	Другие виды птиц	2,17	0,16	29,09
	Всего	2,81	0,55	100,0

ПРИМЕЧАНИЕ: По результатам учетов на северном макросклоне Верхоянского хребта (бассейн р. Дулгалах) в декабре-феврале 1990-1991 гг., общая протяженность маршрутов 65 км.

Суммарная консументная деятельность тетеревиных птиц для данного района рассчитана по результатам зимних учетов в период общей депрессии их численности (1990-1991 гг.) и составляет: общая величина зимнего рациона – 13,8 кг / км², количество экскрементов за зиму — 8,5 кг/км². В годы высокой численности белой и тундряной куропаток эти показатели многократно увеличатся. По примерным подсчетам, общая величина зимнего рациона составит 120-140 кг/км², количество экскрементов за зиму — 70-80 кг/км².

В Центральном Верхоянье по удельной биомассе в природе доминируют северный олень, лошадь, снежный баран, мышевидные грызуны, заяц-беляк, два вида куропаток (Соломонов и др., 1996). Ряд основных фитофагов по мере убывания количества поедаемых видов растений можно представить в следующем виде: северный олень – 233 вида

растений (35 % кормовой флоры), северная пищуха 164 (29 %), лошадь – 151 (23 %), лось – 99 (15 %), куропатки – 67 (10 %), снежный баран – 66 (10 %), черношапочный сурок – 64 (10 %), заяц-беляк – 47 (7 %), американский суслик – 32 (5%), бурый медведь – 28 (4 %).

Кормовыми растениями 7 видов наиболее массовых диких млекопитающих, 2 видов домашних животных и 2 видов куропаток являются 394 вида (60 % флоры), среди которых наибольшее влияние со стороны фитофагов испытывают 9 видов растений, которые поедаются 7-8 видами животных, 139 видов являются кормовыми растениями для 3-6 видов фитофагов (Николин, 1981).

Летом, в горной части установлено пребывание 108 видов птиц (Борисов, Исаев и др., 1996). Зимняя орнитофауна района бедна и по составу и по численности. Она включает только 18 видов. К оседлым птицам Центрального Верхоянья относится 13, к зимующим – 4, иногда залетающим в холодное время года – 1 вид. Из тетеревиных птиц наиболее многочисленными являются белая и тундряная куропатки, которые в отдельные годы фигурировали в качестве фоновых видов птиц (Борисов и др., 1996). Как показали учетные работы, проведенные в летнее время в осевой части, куропатки, несмотря на то, что в эти годы численность их была низкая, играли существенную роль в населении птиц. В холодное время года роль куропаток резко возрастает. Особенно заметно это в горно-тундровой зоне, где в зимнее время встречается лишь тундряная куропатка и редко – ворон. По данным учетов, в зимние периоды 1990-1992 г. (годы общей депрессии численности куропаток) суммарная биомасса белой и тундряной куропаток составляет около 60 % всего населения птиц, в годы высокой численности – более 90 %.

9.3. Влияние хищных животных на численность тетеревиных птиц

Влияние хищников на тетеревиных птиц разнообразно, определяется в каждом конкретном случае различными причинами и, прежде всего, численностью и степенью обеспеченности хищников кормами (Формозов, 1935; Галушин, 1980, 1982). Д. Лэк (1957) выдвинул гипотезу, что для ряда куриных птиц истребление хищниками, по-видимому, является главным фактором снижения численности. По мнению других исследователей, этот фактор не может определять изменения численности, хотя иногда существенно влияет на общий ее уровень (Siivonen, 1957; Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Юргенсон, 1968).

Известно, что из хищных птиц постоянным потребителем куропаток является кречет (Pulliainen, 1976; Брэм, 1992; Mossop, 2011, Potarov, 2005). Весной наибольшее значение в рационе этого сокола имеют куропатки. Сезон гнездования кречета начинается апреле, фактически в зимних условиях, когда до прилёта основной массы тундровых птиц (водоплавающие, кулики) остаётся ещё месяц-полтора, но идёт массовое перемещение белых куропаток из лесотундры в тундру (Воронин 1978; Минеев, Минеев, 2009). Отмечается также тесная связь плотности гнездования сокола с обилием куропаток в ранневесенний период (Кищинский 1968а; Воронин 1978). В годы с низкой численностью белых куропаток часть кречетов не приступает к размножению, хотя и не покидает своего участка (Морозов, 2000). В период выкармливания птенцов куропатки составляет значительную долю их рациона – 60-70 % массы и более (Pulliainen, 1976). Известно также, что воздействие хищника на жертву, в данном случае — на куропаток достигает максимума в периоды спада и депрессии численности последних (Nielsen, 1999). В областях, где присутствуют белая и тундряная куропатки, этот сокол предпочитает ловить белую (Potarov, Potarov, 2011). По мнению ряда исследователей, будучи крайне редким, в пределах всего ареала этот вид не может оказать

существенного влияния на состояние популяций куропаток (Кищинский, 1975, Потапов, 1985). В тундрах Якутии белая и тундряная куропатки также служат основным кормом кречета, прежде всего в гнездовой период (рис.70). В конце лета они занимают в рационе кречета второе место после уток (Лабутин, Еллис, 2006).



Рис. 70. Кречет с добытой куропаткой. Колымская тундра.
Июль 2014. Фото Е.Р. Потапова

В Хромо-Индибирской тундре куропатка в рационе сапсана составляет 9% остатков пищи (Перфильев, 1971). В Анабарской тундре в год низкой численности куропаток (2009 г.) её в погадках, собранных возле двух жилых гнездах сокола-сапсана не оказалось. Судя по анализу погадок (n=34) сапсан в этот сезон лишь один раз добыл птенца куропатки. Возможно, в условиях нарастания численности куропаток их птенцы в рационе сокола возрастают.

Зимняк также добывает птенцов куропаток, хотя для него это была побочная добыча (устное сообщение А.В.Андреева).

В Хромо-Индигирской тундре в рационе полярной совы встречаемость куропатки составляла 8 % (Перфильев, 1971). В питании хищника большое значение имеют мышевидные грызуны (лемминги и полевки), а также белые куропатки (Воробьев, 1963). Пресс совы заметно усиливается в годы депрессии грызунов или при глубоком снеге и во время выкармливания птенцов (Пукинский, 1977; Приклонский, 1993; Potapov, 2012). По наблюдениям А.В. Андреева (1999), в северо-восточной Азии область оптимальных местообитаний белой куропатки удалена от участков высокой плотности леммингов и сила воздействия этого и других хищников не бывает чрезмерной. В начале зимы белая сова сдвигается к югу на окраинах Халерчинской тундры и часто держится вблизи стай куропаток и часто кормится ими (устное сообщение А.В. Андреева).

Кроме указанных хищников, в тундре определенный урон куропаткам наносят хищничающие птицы – поморники, бургомистр и серебристая чайка (Потапов, 1985). В рационе большинства из них куропатки играют, скорее всего, случайную роль. Так, за всё время наших работ в тундрах Якутии лишь один раз 28 июля 2009 г. в Анабарской тундре отмечен случай нападения среднего поморника на птенца белой куропатки. По устному сообщению А.В. Андреева в Колымской тундре поморники охотно ловят пуховых птенцов куропаток и наблюдал случай, когда самец куропатки при нападении на выводок поморника, атаковал последнего и отгонял хищника от своего потомства.

Из млекопитающих основным потребителем куропаток является песец. Например, на Командорских островах растянутость сезона размножения тундряной куропатки связана с гибелью кладок именно от этого хищника (Андреев, 1971). В отдельные годы в арктической тундре Ямала главная причина того, что воспроизводство куропатки низкое, это высокое хищничество, в основном песца, в рационе которого эти птицы достигают 71% всего рациона (Tarasov, 2011). В Якутии в тундрах Лено-Хатанского края от этого хищника также страдают, прежде всего, гнезда куропаток,

Таблица 63

Состав пищи кречета в разных районах Якутии

Объект пищи	Приколымская тундра , август 1984 (Лабутин, Еллис, 2006)				Верхоянье, бассейн р.Тыках 1957 (Лабутин, Еллис, 2006)		Верхоянье, бассейн р.Дулгалах, июль 1991 (наши данные)		Ожогинский дол, 1987 (Лабутин, Еллис, 2006)				Бассейн р.Большая Куонамка, август 2008 (наши данные)	
	Погадки		Остатки пищи		экз.	%	экз.	%	Погадки		Остатки пищи		экз.	%
	Кол-во	%	экз.	%					Кол-во	%	экз.	%		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Птицы	27	73.0	17	65.4	19	79,2	37	78,4	21	66,7	21	91,3	47	92,2
Куропатки	5	13.5	5	19.2	14	58,3	32	63,0	8	38,1	15	65,2	25	49,0
Ястребиная сова	-	-	-	-	1	4,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Пустельга	-	-	-	-	-	-	1	2,1	-	-	-	-	-	-
Гага-гребенушка	-	-	2	7.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Гага сибирская	-	-	3	11.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Шилохвость	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	13,0	2	3,9
Чирок-свистун	-	-	-	-	-	-	-	-	2	9,5	2	8,7	-	-
Морянка	1	2.7	2	7.7	-	-	-	-	-	-	-	-	3	5,9
Морская чернеть	-	-	1	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3,9
Утка (не опр.)	11	29.7	-	-	-	-	-	-	2	9,5	-	-	-	-
Белолобый гусь	-	-	-	-	1	4,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Тулес	1	2.7	1	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Бурокрылая ржанка	-	-	-	-	1	4,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Веретенник (не опр.)	-	-	1	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Большой улит	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4,8	-	-	-	-
Кулик (не опр.)	3	8.1	-	-	-	-	-	-	3	14,3	1	4,3	6	11,7
Средний кроншнеп	-	-	-	-	1	4,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Серебристая чайка	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2,0
Чайка (не опр.)	1	2.7	1	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2,0

Продолжение табл.63

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Длиннохвостый поморник	-	-	1	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Птица (не опр.)	6	16.2	-	-	-	-	3	13,3	7	33,3	-	-	4	7,8
Воробьиное (не опр.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	5,9
Млекопитающие	15	40.5	9	34.6	5	20,8	7	21,6	7	33,3	2	8,7	4	7,8
Заяц-беляк	-	-	-	-	1	4,2	-	-	5	23,8	2	8,7	-	-
Горностай	-	-	-	-	1	4,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Пищуха	-	-	-	-	-	-	1	2,2	-	-	-	-	-	-
Сибирский лемминг	11	29.7	7	26.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Узкочерепная полевка	-	-	1	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Красная полевка	-	-	-	-	-	-	2	4,3	-	-	-	-	3	5,9
Полевка Миддендорфа	-	-	1	3.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Полевка (не опр.)	4	10.8	-	-	1	4,2	3	6,5	2	9,5	-	-	2	1,9
Серая полевка	-	-	-	-	1	4,2	-	-	-	-	-	-	-	-
Берингийский суслик	-	-	-	-	-	-	4	8,6	-	-	-	-	-	-
Всего	-	-	26	100	24	100	46	100	28	100	23	100	51	100

куликов и воробьиных (Тавровский и др., 1971). В Колымской тундре области плотного расселения песцов и массового гнездования куропаток разобщены и гибель гнёзд от хищников не превышает 10% (устное сообщение А.В. Андреева).

Благополучие тундровых популяций белой куропатки косвенно связано с колебаниями численности леммингов (Воронин, 1978). Резкие подъемы численности грызунов сопровождаются заметным ростом числа ряда хищников, которые при наступлении депрессии лемминга переключаются на другие жертвы, в первую очередь, на куропатку (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Потапов, 1985). В дельте р. Лена пики численности обского лемминга отмечены в 1988, 1996, 2000 и 2004 гг. (Поздняков, 2004). Сравнение этих данных с повышением численности белой куропатки в низовьях Лены, показывает близкое совпадение пиков численности лемминга и куропатки: повышение численности куропаток отмечено в 1988, 1996, 1999 и 2005 гг. Это указывает на возможную связь снижения количества птиц с возрастанием воздействия хищников в годы снижения численности грызунов.

Считается, что в якутской тундре влияние хищников на численность куропаток составляет примерно 10 % общих запасов (Перфильев, 1967).

В таежной зоне Якутии из пернатых наиболее специализированным охотником на тетеревиных птиц (в основном куропатка), как и тундре, является кречет. В Центральном Верхоянье в погадках и остатках трапез, обнаруженных возле двух найденных нами гнезд кречета остатки куропаток составили 63 % от общего рациона (табл. 63), по Ожогинском долу – 65,2 (Лабутин, Еллис, 2006)), в среднем течении Колымы поедаются белые куропатки и глухарки (Кречмар и др., 1978). В конце лета тетеревиные птицы, скорее всего, занимают второе место идет после уток. В долине р. Большая Куонамка на северо-западе Якутии в августе 2008 г. в остатках трапезы кречета костей куропаток было несколько больше чем утиных, но с

учетом того, что они накопились здесь с весны, в летних остатках их было, по видимому, меньше, чем утиных костей (рис. 71).

Постоянным потребителем тетеревиных птиц является ястреб тетеревятник, который охотится на них в течение всего года и, особенно в зимний период (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Потапов, 1985; Рогачева и др., 2008). Тетерев в летнем питании тетеревятника может составлять 2,6-5,0 %, а зимнем – до 36,7 % (Донауров, 1947). Считается, что за зиму тетеревятник уничтожает около 25 % осеннего поголовья тетерева в европейской части страны (Гаврин, 1956).



Рис. 71. Остатки трапезы кречета. Большая Куонамка. Август 2008 г.

Известно, что в Якутии большое значение в питании тетеревятника, особенно в зимний период, имеют белые куропатки (Воробьев, 1963). В бассейне Вилюя значительную долю его питания также составляют тетеревиные птицы (Андреев, 1974). Заметную роль они играют в питании тетеревятника в Лено-Вилюйском междуречье (Ларионов и др., 1980). По исследованиям Ю.В. Лабутина (1961), в Верхоянской впадине в остатках

трапезы ястреба-тетеревятника встречаемость куропатки составила 4,8 %, рябчика – 2 %, каменного глухаря – 1 %, причем эти виды в летнем рационе хищника не были отмечены. Наблюдения, проведенные Ю. В. Лабутиным, показали, что в годы снижения численности тетеревиных птиц они в питании тетеревятника почти отсутствуют. В Центральной Якутии встречаемость тетерева в погадках тетеревятника составляет 11,1 %, белой куропатки – 1,4 %, всего остатках пищи 3,8 % (Лабутин, Соломонов и др., 1965).

В бассейне Анадыря в годы высокой численности куропаток и зайцев тетеревятник держится в течение всех сезонов, а в годы их депрессии откочевывает одновременно с водоплавающей птицей (Кречмар и др., 1991). Сходную картину наблюдали в 1999 г. в окрестностях селений Кулар и Северный (низовья р. Яна), где при высокой численности куропаток в течение всей зимы держались тетеревятники, ранее здесь не зимовавшие.

Ощутимый урон тетеревятник может наносить глухарям. Например, в Верхоянье после спада численности зайца-беляка, плотность населения тетеревятника заметно увеличивалась, и его влияние на глухаря возрастало. В 1992 г. в долине среднего течения р. Дулгалах после резкого спада численности зайца-беляка, пары тетеревятника встречались через каждые 2-3 км. На токовище, где проводились наблюдения, регулярно появлялись ястреба, которые охотились на каменных глухарей и, судя по найденным вблизи этих мест останкам, весьма успешно. Воздействие на глухарей было, по-видимому, ещё больше в выводковый период. Известен случай, когда тетеревятники уничтожили 68 % птенцов обыкновенного глухаря (Кириков, 1952). В одном из гнезд тетеревятника, найденном в долине р. Дулгалах в конце августа 1993 г., среди 36 жертв, найденных в пищевых остатках хищника, 33,3 % составляли птенцы каменного глухаря.

Значительный урон тетеревятник наносят поголовью рябчика (Галушин, 1980). Например, в Беловежской пуще за два осенних месяца пара хищников может уничтожить в среднем 24 рябчика, причем 85 % из них составляют молодые птицы и лишь 15 % – взрослые (Юргенсон, 1968). В

Центральной Якутии в обнаруженных нами гнездах и на присадах тетеревятника (n=5) в остатках пищи также преобладали сеголетки рябчика (82 %). В других районах таежной Якутии в обследованных 5 жилых гнездах этого хищника среди прочих остатков в двух отмечены кости рябчика и в одном – куропатки.

Некоторый урон курообразным птицам приносит ястреб-перепелятник (Брэм, 1992). В Якутии в его рационе встречаемость рябчика и птенцов тетерева может достигать 3,2 % (Ларионов, 1957). В долине среднего течения р. Кенкеме встречаемость рябчика среди жертв перепелятника различается по годам и колеблется от 0 до 4,8 % (Лабутин, 1992).

В Эстонии одним из основных кормов беркута являются глухарь – 14 % по биомассе всей добычи (Лыхмус, Рандер, 2012). У беркута в Якутии такой специализации на «крупную дичь» не наблюдается. Основным его кормом, кроме зайца и суслика, служат белая куропатка и утки (Воробьев, 1963). На Средней Колыме, в отдельные годы, в питании беркута преобладают птицы, в том числе белая куропатка (Перфильев, 1976). В межгорной депрессии бассейна Яны, по данным Ю.В.Лабутина (1971), в остатках трапезы беркута доминирует заяц (81,3 %), гораздо реже встречаются - суслик (9,4 %) и птицы (8,6), в том числе куропатки (6,5 %) и каменный глухарь (0,1 %). По нашим наблюдениям, в питании беркута Центрального Верхоянья встречаемость тетеревиных птиц в остатках пищи беркута может быть или довольно высокой, или почти нулевой в зависимости от состояния численности зайца-беляка (табл. 64).

По данным Ю.В. Лабутина (1992), в 1980-е гг. в Центральной Якутии тетеревиные птицы имели большее значение в питании беркута. Например, в долине р.Кенкеме (62° с.ш. 129° в.д.) они преобладали в его добыче, причем 50 % её составляли молодые тетерева, а 16 % - белая куропатка. В последние годы в центральной части Якутии основным кормом беркута является суслик. Птицы, в том числе тетеревиные играют незначительную роль (табл. 65).

Таблица 64

Состав пищи беркута в годы с низкой (1987-1989 гг.) и высокой (1991-1992 гг.) численностью зайца-беляка в Верхоянье

Корм	1987-1989 гг.				1991-1992 гг.			
	Остатки		Погадки		Остатки		Погадки	
	абс.	%	число встреч	%	абс.	%	число встреч	%
Куропатка	31	24,0	54	28,5	-	-	2	3,0
Каменный глухарь	4	3,1	7	3,7	-	-	-	-
Тетеревятник	-	-	1	0,5	-	-	-	-
Утка (не опр.)	1	0,8	1	0,5	2	2,2	1	1,5
Перевозчик	-	-	1	0,5	-	-	-	-
Длиннопалый песочник	1	0,8	1	0,5	-	-	-	-
Кулик (не опр.)	2	1,5	1	0,5	1	1,1	3	4,5
Птица (не опр.)	-	-	2	1,1	2	2,2	4	6,0
Заяц-беляк	47	36,5	9	4,7	72	81,2	19	28,4
Пищуха	-	-	7	3,7	-	-	2	3,0
Берингийский суслик	39	30,2	90	47,4	6	6,7		
Белка	-	-	1	0,5	1	1,1	7	10,4
Азиатский бурундук	1	0,8	4	2,1	2	2,2	6	8,9
Мышевидные (не опр.)	-	-	11	5,8	1	1,1	13	19,4
Кабарга	3	2,3	-	-	2	2,2	-	-
ВСЕГО	129	100	190	100	89	100	67	100

Таблица 65

Состав пищи беркута в Центральной Якутии

Вид пищи	Остатки		Погадки	
	абс.	%	число встреч	%
Млекопитающие	71	72,4	30	88,2
Заяц-беляк	19	19,4	3	8,8
Суслик	49	50,0	21	61,8
Мышевидные (не опр.)	-		6	17,6
Косуля	3	3,0	-	-
Птицы	27	27,6	4	11,8
Каменный глухарь	1	1,1	-	-
Белая куропатка	-	-	1	3,0
Кряква	1	1,0	-	-
Чирок-свистунок	2	2,1	-	-
Утка (не опр.)	9	9,2	3	8,8
Озерная чайка	2	2,0	-	-
Ворона	1	1,0	-	-
Крупная птица (не опр.)	11	11,2		-
Всего	98	100	34	100

Сапсан в отдельных частях ареала питается мелкими курообразными птицами (Карташов, 2003). В тундровой зоне Якутии случаев питания куропатками этим соколом не отмечено. В таежной части Якутии тетеревиные птицы в питании сапсана также не отмечены, но известен пример, когда в остатках пищи сапсана была найдена самка каменного глухаря (Егоров, 1959а). По сведениям О.В. Егорова (1958), в горах Верхоянья встречаемость белой и тундряной куропаток в рационе сапсана может достигать 19,1 %.

Случаев нападения чеглока на тетеревиных птиц в Якутии не отмечено, но из литературных источников известно, что этот сокол изредка может поедать молодых рябчиков (Семенов-Тян-Шанский, 1960).

Повышение роли тетеревиных в питании хищников отмечается в период пролета хищных птиц (Михеев, 1948). Такое наблюдается и в Якутии. В частности, в Центральном Верхоянье весной 1989 г. количество останков куропаток, добытых хищными птицами (беркут и зимняк), обнаруженных нами при маршрутах по долинам рек, составлял 4-6 ос./10 км.

П.Б. Юргенсон (1968) отмечает, что в оценке воздействия хищничества большое значение имеет количественное соотношение хищника и его жертвы. В Якутии наиболее многочисленными видами дневных хищных птиц, которые могут добывать тетеревиных птиц, являются в северной части – зимняк, в центральной и южной – коршун, несколько меньше – канюк. Ранее центральных районах Якутии в рационе черного коршуна тетеревиные птицы имели большое значение. По материалам из Лено-Амгинского междуречья (Лабутин, Соломонов и др., 1965), встречаемость в питании коршуна каменного глухаря составляла 0,5-1,3 % (птенцы), тетерева – 3,3 - 4,8 %, белой куропатки – до 4,8 %, рябчика – 0,8 -1,5 %. В 22 гнёздах коршуна, обследованных автором на той же территории в 2005-2013 гг. остатки тетеревиных птиц не найдены. Скорее всего, это связано со снижением их численности в данном районе.

В северотаежных районах Якутии, где зимняк в некоторых местах является обычным или многочисленным видом, тетеревиные птицы в его питании встречаются редко. В июле 2004 г. в бассейне р.Оленек из 8 обследованных жилых гнезд зимняка только в одном были обнаружены остатки (кости и перья маховых) птенца куропатки. В августе 2005 г. в долине р.Молодо на нижней Лене в 12 осмотренных гнездах зимняка - ни в одном. Повышение роли тетеревиных птиц в питании зимняка отмечается в тундровой части Якутии. Так, в Хромо-Индибирской тундре в куропатки составляют 6,2 % его питания (Перфильев, 1971). В других тундровых районах России встречаемость этого вида корма составляет 5-8 % (Осмоловская, 1948; Воронин, 1978).

Известно, что орлан-белохвост нередко питается птицами, в том числе тетеревиными (Донауров, 1948; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Бабенко, 2000; Минеев, Минеев, 2009). В Кобяйском районе Якутии встречаемость тетерева в рационе орлана достигает 10,5 % (Лабутин, Соломонов и др., 1965). На средней Колыме остатки куропатки в питании орлана-белохвоста составляют 6,4 % (Перфильев, 1976). В бассейне р. Чоны (верховья Вилюя) в июле 2000 г. в двух обследованных гнездах орлана-белохвоста найдены остатки тетерева (3,1 %).

Регулярно питается тетеревиными птицами филин (Пукинский, 1977, 1993; Березовиков, Васильева, 2013). В Якутии в остатках пищи филина чаще всего встречается белая куропатка, реже каменный глухарь, тундряная куропатка, тетерев и рябчик (Егоров, 1959; Егоров, Лабутин, 1959).

В бассейне Омолона (Нижняя Колыма) бородатая неясыть ловит рябчиков, куропаток и глухарей (устное сообщение А.В. Андреева).

Из других хищных пернатых Якутии тетеревиными птицами питаются ястребиная сова (Воробьев, 1963), вероятно, длиннохвостая неясыть (Пукинский, 1977), а также полевая лунь (Воронин, 1987; Clark, George, 1986).

Некоторые исследования показывают, что ворон и ворона, разоряющие много гнезд уток и других водоплавающих, для тетеревиных птиц не опасны (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Юргенсон, 1968). В то же время известно, что в Германии эти птицы разоряют до 28 % гнезд тетерева (Muller, 2000), а в лесостепной полосе России – до 35,8 % (Кириков, 1975). Случаи разорения гнезд тетеревиных птиц врановыми в Якутии не отмечены хотя и возможны. В Центральной Якутии (Намский район) в 1960-1970-х гг. в питании ворона встречаемость глухаря составляла 6,1 %, тетерева, рябчика и куропатки – по 2,1 (Лабутин, Конечных, 1971). В последующие годы, в связи со снижением численности тетеревиных птиц хищничество врановых, видимо, стало незначительным. В питании черной вороны случаев находок останков тетеревиных птиц не отмечено. В 11 обследованных гнездах ворона лишь в одном, найденном в долине р. Арга-Сала (левый приток Оленька) в июле 2004 г. были обнаружены останки птенца белой куропатки.

На севере-востоке Якутии к типичным «зайцеедам» относят тетеревятника, беркута и филина (Лабутин, 1974). Ранее высокая численность беляка отмечалась также и в Центральной Якутии, так что количество хищных птиц-зайцеедов зависело от обилия зайца — их основной жертвы.

В таежной зоне некоторый урон тетеревиным птицам наносят хищные млекопитающие, но среди последних нет ни одного вида, который бы специализировался на тетеревиных птицах (Ульянин, 1949; Потапов, 1985). Наибольшее влияние на численность тетеревиных оказывают куньи. Например, в Приамурье соболь за зиму может уменьшить численность рябчика на 40 % (Юдаков, 1968). Куница в Печоро-Илычском заповеднике истребляет 13 % популяции тетерева (Семенов-Тян-Шанский, 1960). В Якутии встречаемость куропатки в питании соболя составляет 9,4 % (табл. 66). Есть сведения, что соболь довольно успешно может охотиться на птиц укрывшихся в подснежных камерах (Мишин, 1960). Видимо, такое происходит довольно редко. Нами был зафиксирован лишь один случай

Встречаемость тетеревиных птиц, в составе питания хищных
млекопитающих Якутии (по: Тавровский и др., 1971)

Вид	Местность, сезон года	Использованный метод анализа	Число проб, шт.	Вид жертвы	Встречае- мость, %
Волк	Верхоянская впадина, зима	Анализ экскрементов и желудков	394	Куропатка	0,5
	Верхоянская впадина, лето		244	Куропатка	0,4
	Адычанская нагорье, зима		145	Куропатка	4,8
	Адычанское нагорье, лето		37	Куропатка	2,7
Лисица	Депрессия бассейна Яны, в течение года	То же	108	Рябчик	0,9
	Горное Верхоянье, в течение года		28	Куропатка	3,6
Песец	Тундровая зона	Анализ желудков	791	Тетереви- ные не отмечены	-
Медведь	Бассейн Адычи, в течение года	Анализ экскрементов	109	Куропатка	0,9
Горностай	Якутия, в течение года	Анализ желудков	482	Куропатка	2,6
Ласка	Якутия	То же		Тетереви- ные не отмечены	
Соболь	Северо-восток Якутии	То же	160	Куропатка	9,4
				Рябчик	3,1
Рысь	Межхребтовая Депрессия бассейна Яны и Адычанского нагорья, Центральная Якутия	Анализ желудков, экскрементов и тропление	7 19 9	Рябчик	7,7
Росомаха	Якутия	Анализ желудков, фекалий и остатков трапез	110	Глухарь	1,8
				Рябчик	3,6

такой удачной охоты хищника на рябчика. По опросам кадровых охотников и охотников-любителей, занимающихся промыслом соболя (53 анкеты), главными его жертвами в годы снижения численности лесных полёвок, становятся тетеревиные птицы, большей частью рябчик и куропатка.

Современные сведения о роли тетеревиных птиц в питании колонка, отсутствуют, но ранее они были обычны в рационе этого хищника в Якутии (Млекопитающие СССР, 1967; Терновский, 1977).

Из всех хищных млекопитающих наиболее успешно охотится на тетеревиных птиц, укрывшихся в снегу, рысь. В декабре 1990 г. в предгорьях Верхоянья, судя по следам, рысь поймала сразу двух белых куропаток – одну в лунке, другую на взлете. Вся стая состояла из 8 птиц. По данным опроса охотников, известны случаи удачной охоты рыси на каменного глухаря и рябчика, ночующих в подснежных камерах. В бассейне р.Токко в зимнем питании рыси рябчик составлял 7,7 % рациона (Егоров, Наумов, 1965). Рысь может ловить рябчиков только в снегу, поскольку кормятся в кронах деревьев.

В Якутии питание волка различается по сезонам и наибольшая, хотя и не высокая, встречаемость тетеревиных птиц отмечается в нём зимой (Тавровский и др., 1971). В Адычанском нагорье в питании волка встречаемость белой куропатки достигает 4,8 % (Егоров, Лабутин, 1964). На Среднем Вилюе тетерев и куропатка составляют 2,7 %, в бассейне Токко глухарь – 0,9 % (Тавровский и др., 1971).

В лесостепной зоне России лисица может уничтожить до 10 % гнезд тетерева (Кириков, 1975) и истребить до 10-15 % их поголовья (Юргенсон, 1968). В разных районах Якутии тетеревиные птицы в питании лисицы имеют различное значение (табл. 68). Наибольшая встречаемость в рационе хищника отмечена на Колыме, где встречаемость белой куропатки в экскрементах составляет 55,5 % (Егоров, Лабутин, 1964).

Росомаха изредка добывает тетеревиных птиц, чаще всего глухарей (Теплов, 1947б; Семенов-Тян-Шанский, 1960). В Верхоянье при низком уровне численности зайца в питании росомахи отмечали довольно высокую встречаемость птенцов и яиц белой куропатки (Егоров, Лабутин, 1964).

Медведь не упускает случая съесть попавшуюся на пути кладку или изловить птенца тетеревиных птиц, но лишь изредка ловит взрослых птиц,

(Пажетнов, 1990; Мордосов, 1993; Чернявский, Кречмар, 2001). В Адычанском нагорье встречаемость куропатки в питании медведя найдена равной 0,9 % (Тавровский и др., 1971).

Горностаи тоже не упускают случая напасть на некрупных, тетеревиных птиц (Кищинский, 1977; Терновский, 1977; Warren, Baines, 2000). В Якутии встречаемость куропатки в рационе горностаи составляет 2,6 % (Тавровский и др., 1971). Нами зафиксированы случаи удачной охоты горностаи на рябчика, белую куропатку и дикушу.

Некоторый урон тетеревиным птицам, особенно, вблизи населенных пунктов, наносят собаки. Наиболее часто они ловят нелетных пуховиков и начинающих перепархивать птенцов, реже, птиц более старшего возраста. Например, в окрестностях оз.Илдйиркей (Центральное Верхоянье) в конце июня - начале июля 1989 г, до появления здесь оленеводческого стада, на 3-х ленточных маршрутах вокруг озера протяженностью 8, 12 и 12 км нами зарегистрированы 6, 11 и 6 выводков куропаток. В каждом из них насчитывали 4-8, в среднем 6,0 птенцов. После появления стада 17 июля на этом же маршруте нами встречены лишь 2 выводка с 1 и 4 птенцами. По рассказам самих оленеводов, 3 оленегонные собаки в течение нескольких дней охотились за выводками белой куропатки и уничтожили большинство пуховых птенцов вблизи стоянки.

9.4. Болезни и паразиты тетеревиных птиц

Высокая плотность популяций, которую достигают тетеревиные птицы, делает их особенно уязвимыми не только для хищников, но и различных эпизоотий (Портенко, 1939; Потапов, 1985; Захаров, 1987; Литвинов, 1997). Болезни этих птиц изучены довольно полно и приводятся в ряде работ (Олигер, 1957; Федюшин, 1948, 1949, 1953; Касимов, 1956; Fox, Hudson, 2001 и др.). Некоторые исследователи придерживаются мнения, что гельминты, пухоеды и другие паразиты не имеют большого значения и не могут быть

причиной уменьшения численности тетеревиных птиц (Лэк, 1957; Семенов-Тян-Шанский, 1960). В то же время известно, что в отдельные годы количество птиц резко снижается именно из-за различных болезней и паразитов (Олигер, 1957; Касимов, 1956). В Якутии случаи массовых заболеваний тетеревиных птиц были отмечены на Вилюе в 1953-1954 гг., когда наблюдали резкое снижение численности глухарей из-за какого-то заболевания, сопровождавшегося частичным выпадением перьев и большой потерей в массе (Егоров и др., 1959). Гельминты тетеревиных птиц Якутии изучены довольно полно и отражены в работах коллектива паразитологов под руководством К.М. Рыжикова (табл. 1973, 1974). По их исследованиям (табл. 67, 68) птицы заражены 8 видами нематод (зараженность 23 %) и наиболее распространенные формы относятся к аскаридатам и филиариатам. Было обнаружено 14 видов цестод и 10 видов трематод (зараженность цестодами 21 %, трематодами – 8,5).

Таблица 67

Распределение нематод у тетеревиных птиц Якутии
(по: Рыжиков и др., 1973)

Вид	Нематоды
Белая куропатка	<i>Ascaridia compar</i> , <i>Ornithofilaria papillocerca</i> , <i>Tetrameres fisispina</i>
Тундряная куропатка	<i>Amidostomum orientate</i> , <i>Ornithostrongytus</i> sp., <i>Ascaridia compar</i>
Тетерев	<i>Capillaria</i> sp., <i>Streptocara</i> sp., <i>Eucoleus</i> sp., <i>Physalopteridae</i> gen. sp., <i>Oxyspirura petrowi</i> , <i>O. Schulzi</i> , <i>Ascaridia compar</i> , <i>Cyrnea lyruri</i>
Глухарь	<i>Cyrnea lyruri</i> , <i>Amidostomum orientate</i> , <i>Physalopteridae</i> gen. sp., <i>Ornithofilaria papillocerca</i> , <i>Ascaridia compar</i>
Каменный глухарь	<i>Capillaria bursata</i> , <i>Ornithofilaria papillocerca</i> , <i>Ascaridia compar</i> , <i>Cyrnea lyruri</i>
Дикуша	<i>Ascaridia compar</i>
Рябчик	<i>Cyrnea lyruri</i> , <i>Amidostomum orientate</i> , <i>Physalopteridae</i> gen. sp., <i>Oxyspirura petrowi</i> , <i>Ornithofilaria papillocerca</i> , <i>Ascaridia compar</i>

По нашим наблюдениям в Центральном Верхоянье, в годы с высокой численностью куропаток в летний период зараженность птиц гельминтами составляет 78-100 %., а в обычные же годы – 33-85 % (Исаев, 1994). По сведениям охотников в годы спада пика численности птиц (1988 и 1989 гг.)

большинство добытых в период осеннее – зимних перекочевок белые куропатки были сильно истощенными и интенсивно заражены паразитами. Установлено, что сильная зараженность гельминтами критически сказывается на состоянии организма птиц, и смертность их повышается (Кисилев, 1978). Скорее всего, именно в указанные выше годы в Центральном Верхоянье отмечается повышенная смертность белой и тундряной куропаток (см. гл. 7).

Таблица 68

Распределение цестод и трематод у тетеревиных птиц Якутии
(по: Рыжиков и др., 1974)

Вид	Цестоды и трематоды
Белая куропатка	<i>Davainea proglottina</i> , <i>D. Tetraoensis</i> , <i>Skrjabinia cesticillus</i> , <i>Paroniella urogalli</i> , <i>Plagiorchis elegans</i> , <i>Rhabdometra tomica</i> , <i>Pseudanomotaenia trigonocephala</i> , <i>Choanotaenia infundibulum</i> , <i>Aploparaksis galli</i> , <i>Notocotylus t. Triserialis</i> , <i>Passerilepis crenata</i>
Тундряная куропатка	<i>Davainea proglottina</i> , <i>Skrjabinia cesticillus</i> , <i>Rhabdometra tomica</i> <i>Aploparaksis galli</i>
Тетерев	<i>Davainea tetraoensis</i> , <i>Skrjabinia cesticillus</i> , <i>Rhabdometra tomica</i> , <i>Pseudanomotaenia trigonocephala</i> , <i>Choanotaenia infundibulum</i> , <i>Passerilepis crenata</i> , <i>P. Stylosa</i> , <i>Tetrathyridium</i> sp., <i>Plagiorchis elegans</i> , <i>Prosthogonimus cuneatus</i> , <i>P. ovatus</i> , <i>Echinoparyphium recurvatum</i> , <i>Amphimerus</i> sp., <i>Cotylurus</i> sp.
Глухарь	<i>Davainea tetraoensis</i> , <i>Paroniella urogalli</i> , <i>Rhabdometra tomica</i>
Глухарь каменный	<i>Davainea tetraoensis</i> , <i>Skrjabinia cesticillus</i> , <i>Rhabdometra tomica</i> , <i>Passerilepis crenata</i> , <i>Staphylepis cantaniana</i> , <i>Prosthogonimus cuneatus</i>
Дикуша	<i>Skrjabinia cesticillus</i> , <i>Brachylecithum burjatmongolicum</i>
Рябчик	<i>Davainea proglottina</i> , <i>D. Tetraoensis</i> , <i>Skrjabinia cesticillus</i> , <i>Rhabdometra tomica</i> , <i>Choanotaenia infundibulum</i> , <i>Ch. Sylvarum</i> , <i>Passerilepis crenata</i> , <i>Staphylepis cantaniana</i> , <i>Tetrathyridium</i> sp., <i>Brachylaemus fuscatus</i> , <i>Leucochloridium macrostomum</i> , <i>Brachylecithum burjatmongolicum</i> , <i>Prosthogonimus cuneatus</i>

Приведенные сведения подтверждают известное наблюдение, что зараженность гельминтами особенно возрастает при высокой численности тетеревиных птиц (Формозов, 1935; Юрлов, 1960; Юргенсон, 1968; Русаков, 1974; Гайдар, 1983).

Прямой гибели тетеревиных птиц от кокцидиоза в Якутии отмечено нами не было, но вполне вероятно. Еще в 30-х годах прошлого века Скандинавскими исследователями было установлено, что основной причиной снижения численности куропаток является эта болезнь, эпидемии

которых вспыхивали в годы с неурожаем ягод (Формозов, 1935). Существует также мнение, что болезни не являются ограничением численности отдельных видов (Лэк, 1957) и выяснение влияния кокцидиоза требует дальнейших глубоких исследований специалистов по болезням птиц.

Эктопаразитологические исследования показали, что для оседлых птиц Верхоянья по сравнению с перелетно-гнездящимися характерна более высокая степень зараженности пухоедами (табл. 69). Наиболее заражены

Таблица 69

Зараженность эктопаразитами оседлых и перелетно-гнездящихся птиц

Экологическая группа	Обследовано птиц		Пухоеды		Перьевые клещи	
	видов	особей	з.з.	и.о.	з.з.	и.о.
Оседлые	9	$\frac{109/49/*}{112/18/**}$	42,2	10,6	16,1	15-6
Перелетно-гнездящиеся	57	$\frac{223/68/}{229/145/}$	30,4	1,7	63,3	31,2

ПРИМЕЧАНИЕ: * (в числителе)- данные по пухоедам, ** (в знаменателе) - по перьевым клещам; за скобками - число исследованных особей птиц, в скобках - зараженных.

в этом плане тетеревиные (табл. 70). Это определяется комплексом биологических и абиотических факторов (Васюкова, Сидоров, 1986).

Таблица 70

Фауна эктопаразитов тетеревиных птиц

Хозяин	Вид эктопаразитов 1-пухоеды, 2-перьевые клещи
Белая куропатка	1. <i>Gonloaе i agopi</i> <i>Lagapoeus affinis</i> <i>Amyrsi der lagopi</i> 2. <i>Pteroiichus sp.</i>
Тундряная куропатка	1. <i>Goniaides sp.n.</i> <i>Lagapoeus affinis</i> <i>Araysider sp.n.</i> 2. <i>Pteroiichus sp.</i>
Рябчик	1. <i>Lagapoeus sp.</i>

В фауне эктопаразитов тетеревиных птиц отмечено 4 вида пухоедов и 1 вид перьевого клеща (табл. 71).

Таблица 71

Зараженность пухоедами и перьевыми клещами различных отрядов птиц

Отряд	Исследовано		з.з.	и. о.
	видов	особей		
Гусеобразные	<u>7</u>	<u>25</u>	<u>64,0</u>	<u>1,5</u>
	8	32	81, 2	61,4
Курообразные	<u>3</u>	<u>39</u>	<u>76,9</u>	<u>23,5</u>
	3	43	30,2	12,8
Ржанкообразные	<u>15</u>	<u>61</u>	<u>30,8</u>	<u>2,7</u>
	12	56	76,7	42,6
Воробьинообразные	<u>30</u>	<u>197</u>	<u>16,2</u>	<u>1,6</u>
	31	201	38,3	10,1

ПРИМЕЧАНИЕ: Верхний ряд - данные по пухоедам, нижний - по перьевым клещам, з.з.-экстенсивность заражения, и.о.- индекс обилия.

9.5. Межвидовые взаимоотношения

Взаимоотношения между белой и тундряной куропатками. В области совместного обитания белая и тундряная куропатки могут занимать близкие биотопы и использовать сходные корма и в течение года находиться в тесном пространственном контакте (Потапов, 1985). Если образ жизни куропаток вне репродуктивного периода, по сути, мало чем отличается, то в период размножения различия в брачном поведении и его хронологии проявляются более резко: тундряная куропатка приступает к размножению позднее белой (см. гл. Размножение). Гибриды между двумя симпатрическими видами довольно редки (Гизенко, 1968; Панов, 1989). Нами они не встречены вовсе, хотя ожидать их в Верхоянье больше шансов, чем где-либо ещё. Здесь область совместного обитания двух конгенеричных видов занимает довольно обширную территорию (рис.72.).

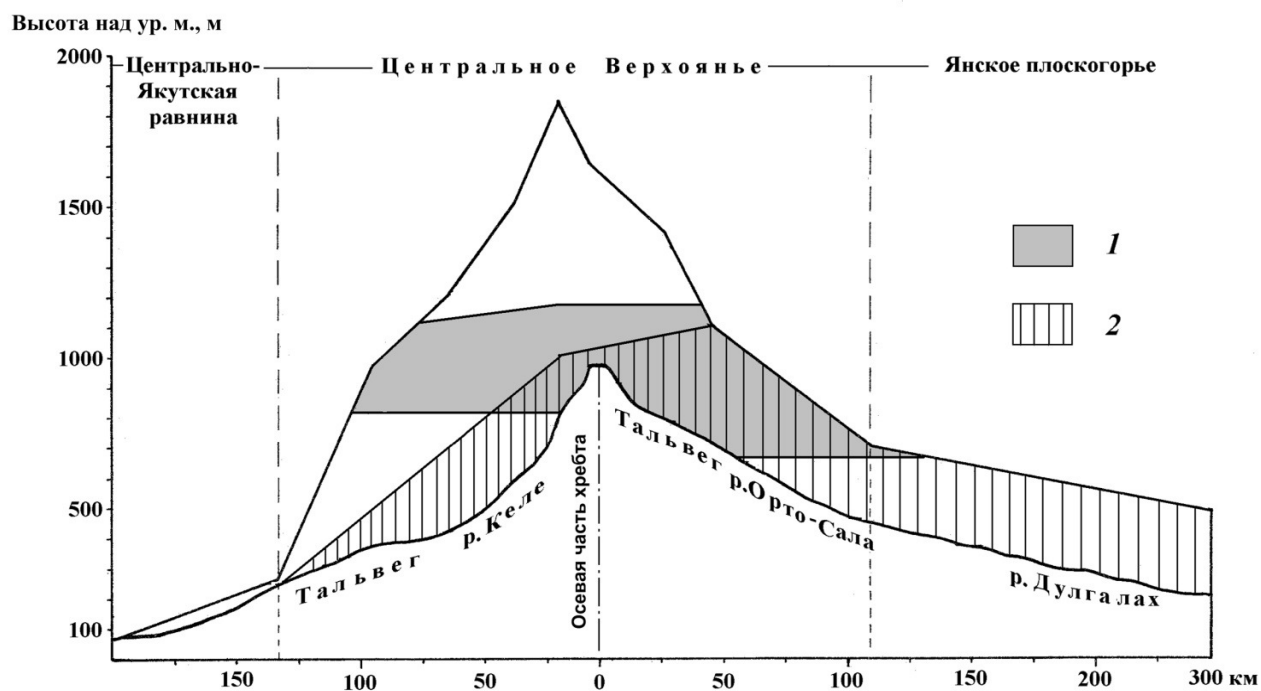


Рис. 72. Распространение тундрной (1) и белой (2) куропаток в Центральном Верхоянье

В осевой части Центрального Верхоянья в годы с низкой и средней численностью эти виды в сезон размножения биотопически разобщены. Склоны гор, покрытые горной тундрой, подгольцово-кустарниковым поясом и редкостойным лиственничным лесом, занимает тундрная куропатка. Ниже, в долинах рек с лиственничными лесами, марями, ивняками и чозенниками населяет белая куропатка. Тундрная куропатка в выборе мест обитания оказывается значительно консервативнее белой, предпочитая места более открытые, нередко без признаков кустарниковой растительности (Потапов, 1985, 1987). Картина усложняется в годы повышения численности птиц, когда оба вида нередко встречаются в, весьма схожих, на первый взгляд, биотопах. Между тем тундрная куропатка предпочитает селиться на склонах гор, среди более открытых мест или на местах с пересеченным рельефом, но всегда избирает сухие участки. Белая куропатка, кроме типичных своих биотопов, занимает увлажненные открытые участки в долинах горных рек, заболоченные террасы гор. Таким образом, в годы

обилия куропаток характерная для репродуктивного периода пространственная дифференциация сохраняется, но несколько усложняется.

В другие сезоны года предпочитаемые местообитания тундрной куропатки расположены выше, чем у белой куропатки. Выводки белой куропатки держатся в основном в поймах рек и котловинах озер. Тундрная куропатка водит птенцов по склонам гор, поймам ручьев и лишь изредка выводки обоих видов встречаются вместе. В осенне-зимний период тундрная куропатка держится склонов и вершин гор. В периоды кочевок оба вида встречаются на кормежке в долинах рек. В таких случаях, как указывают ряд исследователей (Перфильев, 1975; Воронин, 1978; Андреев, 1980; Пиминов, 1988) и показывают наши наблюдения, белая куропатка чаще кормится в кронах ив, а тундрная – только на снегу.

Таблица 72

Потребление основных кормов, поедаемых белой и тундрной куропатками в течение года

Белая куропатка												
Вид растения	Месяцы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Ива	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Береза	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Ольховник	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+
Травянистые растения	-	-	-	+	+++	+++	+++	+++	+++	++	+	-
Ягода	-	-	-	++	+++	+++	+++	+++	+++	++	+	-
Беспозвоночные	-	-	-	-	+++	+++	+++	+++	++	+	-	-
Тундрная куропатка												
Ольховник	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
Береза	+++	+++	+++	+++	++	++	++	++	++	+++	+++	++
Ива	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
Травянистые растения	++	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++
Ягода	-	-	+	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++	+
Беспозвоночные	-	-	-	-	++	+++	+++	+++	++	+	-	-

ПРИМЕЧАНИЕ: +++ - основной корм, ++ - дополнительный корм, + - случайный корм, - - отсутствует в питании.

При сравнении сезонного состава кормов белой и тундрной куропаток, выявляется некоторое сходство, но отмечаются и заметные

отличия. Сходны видовой состав основных употребляемых в пищу растений (табл. 72) и общий характер сезонной смены кормов (рис. 73). Различия состоят в пропорции количественном составе поедаемых растений, а для одного вида растения отдельных его частей. Отличительная особенность

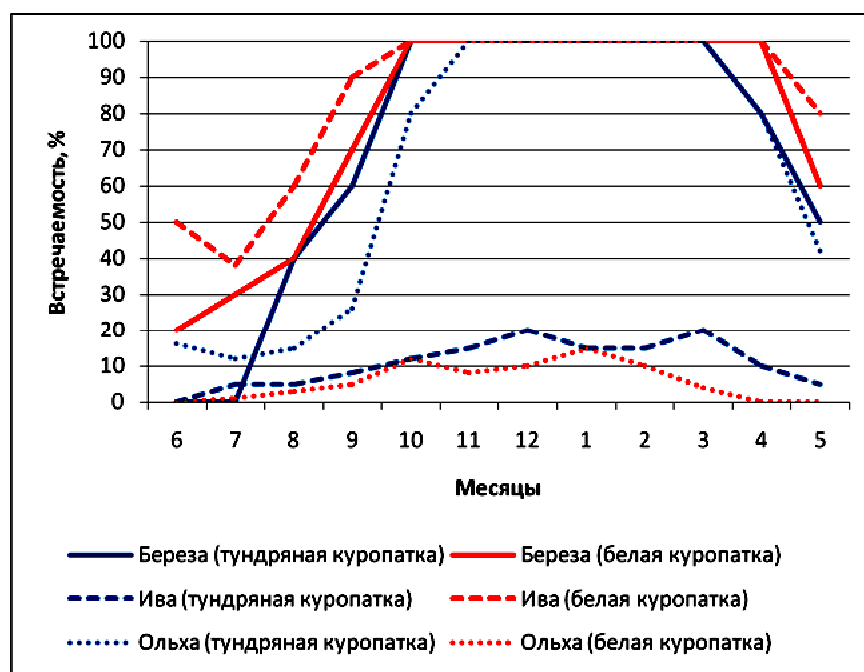


Рис. 73. Встречаемость веточных кормов в питании белой и тундряной куропаток

зимнего питания тундряной куропатки заключается в предпочтительном использовании генеративных органов растений и вегетативных частей зеленых растений. Серёжки ольховника и листья дриады, которые охотно поедает тундряная куропатка, в рационе белой куропатки встречаются значительно реже. Соответственно качеству питания у тундряной куропатки слабее, чем у белой, развит клюв. Возможно, и меньшая длина слепого кишечника связана с этим и различиями (Павлов, 1974; Потапов, 1985).

Отсутствие выраженных различий в летнем питании куропаток объясняется, прежде всего, разнообразием и обилием летних кормов. В местах совместного обитания куропаток, из 51 видов растений, отмеченных в пище тундряной куропатки, 14 не встречены у белой (табл. 7, 18).

Взаимоотношения между белой куропаткой и зайцем-беляком. Среди тетеревиных птиц единственным видом, у которого отмечены действительно

конкурентные отношения с млекопитающими, является белая куропатка (Потапов, 1985). Известно, что в Верхоянье численность зайца-беляка достигает до 200 ос./км² (Тавровский и др., 1971). В период исследований (1986-1994 гг.) в Центральном Верхоянье средняя плотность населения зайца равнялся 0,2 ос./км², а в годы повышения – 306 ос./км² (Соломонов и др., 1996). В пиковые годы между зайцем-беляком и белой куропаткой складываются специфические отношения. Во-первых, основным путем миграций (перекочевок) зайца и куропатки являются долины рек, и весной большая часть этих животных локализуется именно здесь. Средняя плотность гнездования белых куропаток в долинах рек составляет 5-7 ос./км², а в годы пика численности в ивняках – 20-60 ос./км². Если в годы с низкой численности зайца-беляка заселение местности белой куропаткой носило обычный характер (с увеличением абсолютной высоты местности плотность гнездования и численность белой куропатки постепенно уменьшались), то при высокой численности зайца-беляка в предгорье и низкой в горной части района размещение птиц менялось на обратное. Например, в 1991 г. отмечалась низкая численность куропатки в предгорье и необычно высокая — в горной части. На следующий год при массовой миграции зайца в горы и уменьшении его численности в предгорье, отмечался заметный спад численности куропаток в горной части и некоторое её повышение в предгорье. Таким образом, при вспышке численности зайца-беляка белая куропатка уходила из местности перенаселённой зайцами. В местах совместного обитания видов выбор гнездового участка зависел от степени заселенности его зайцем. В годы обилия зайцев наиболее предпочитаемые птицами гнездовые биотопы (заросли ивняков) оказались почти пустующими. Анализ состава основных кормов рассматриваемых видов в зимне-весенний период показывает, что кормовые потребности куропаток и зайцев во многом совпадали (табл.73). В то же время в районе исследований кормовые ресурсы не могут быть абсолютно лимитирующим чью-либо численность фактором. Даже слабый «конкурент» (куропатка) не страдает от

недостатка пищи. Птицы могли кормиться, перелетев на незаселенные зайцами участки или поднявшись выше в горы.

В летне-осенний период питание обоих видов было более разнообразным. Несмотря на то, что во время кормёжки на марях, в горных распадках и лесных опушках белой куропатке и зайцу-беляку постоянно приходится сталкиваться, каких-либо проявлений дискомфорта или беспокойства в это время с обеих сторон не наблюдались.

В целом прямой конкуренции за пищу между зайцем-беляком и белой куропаткой не наблюдается. Наиболее ощутимо «косвенное» влияние зайца, поскольку от колебаний его численности зависит ряд хищных животных (лиса, беркут, филин), которые при малой численности зайца переключаются на тетеревиных птиц.

Таблица 73

Состав кормов зайца-беляка в Якутии (по: Попов, 1960)

Вид растений	Чистота поедания, % к общему числу случаев, n=9839
Ива	23,9
Осина	0,2
Береза	24,1
Тополь	0,21
Ольха и ольховник	0,2
Осина	0,1
Сосна	0,2
Багульник	0,04
Травянистые растения	16,8
Сено	0,1
Шиповник	3,8
Лиственница	20,3
Таволга	1,6
Ягодники	8,24
Красная смородина	0,3
Боярышник	0,1
Грибы	0,01

В целом, в Верхоянье между зайцем-беляком и белой и тундряной куропатками наблюдается асинхронность пиков численности и заметной конкуренции не отмечено. Между тем в литературе имеются сведения в

синхронных увеличениях численности зайца и тетеревиных птиц. В частности, в Северной Америке у зайца и воротничкового рябчика (*Bonasa umdellus*) в их десятилетних циклах отмечалась синхронность (Лэк, 1957).

Гибриды тетеревиных птиц. Гибриды среди тетеревиных птиц встречаются относительно редко. Наиболее частый случай гибридизации межняка — помеси тетерева и обыкновенного глухаря. Постоянные случаи гибридизации между каменным и обыкновенным глухарями — так называемый «тёмно-серый глухарь» (Кирпичев, 1974). Известны гибриды между тетеревом и белой куропаткой, а также между тетеревом и рябчиком (Панов, 1989).

В естественных условиях основным препятствием межвидовой гибридизации служат причины не столько физиологического порядка, сколько экологического (например, различные места обитания и периоды размножения), а также этологического (Панов, 1989).

Гибриды каменного и обыкновенного глухарей.

В первых сведениях по орнитофауне бассейна р. Вилюй Р. Маак (1886) указывал, что «...живущие на средней части Вилюя якуты отличают третью породу глухарей». Очевидно, речь шла о гибридах между обыкновенным и каменным глухарями, с давних времен хорошо известных жителям этой области под названием «сиэнчэр улар», что в переводе с якутского означает «помесные глухари». Известно и то, что в Якутии граница соприкосновения и перекрытия ареалов двух видов глухарей проходит по среднему течению р. Вилюй и в бассейне р. Чара (Перфильев, 1975). Именно на этих территориях в силу ряда причин образуются гибридные, так называемые тёмно-серые глухари (Кирпичев, 1974).

В связи с тем, что гибридные глухари выбирают в качестве брачных партнеров себе подобных, появилось мнение о возможности формирования «...нового вида гибридогенного происхождения» (Панов, 1989). Обсуждение этого вопроса требует не только детального изучения всех сторон жизни

гибридных особей, но и их «опознавательных признаков» в то есть окраски оперения (Кирпичев, 1974).

Впервые краткое описание окраски оперения 3-х экз. «темносерых» глухарей с Вилноя дал Б.Н. Андреев (1974). В последующем им была собрана целая коллекция этих птиц, часть которой ныне хранится в Эльгйском музее Природы (рис. 74, Сунтарский р-н). Ниже приводим описание 16 чучел самцов помесных глухарей, добытых в 1972 - 1978 гг. по рр. Мэкэри, Харыйалаах (приток р.Кюндяя), р.Таас Юрех.



Рис. 74. Гибриды каменного и обыкновенного глухарей. Экспозиция Эльгинского школьного музея Сунтарского района. Апрель 2008 г. Фото А.Г.Ларионова.

По характеру общей окраски оперения выделяются 2 группы:

1 группа – типичные темно-серые глухари (инв. № 440, 444, 446, 960, 961, 963-965, 967, 968). Общий тон окраски близок к темно-серым глухарям северо-восточного Прибайкалья, детальное описание которых дал

С.П. Кирпичев (1958). Однако, у вилюйских гибридов окраска передней части спины и верхних кроющих хвоста носит промежуточный характер. 2 группа — птицы, близкие по окраске к обыкновенному глухарю (инв. № 966, 970, 971). Имеют общую окраску оперения близкую к *T. urogallus* за исключением отдельных перьев спины и пояснице, верхние кроющие хвоста и верхние кроющие крыла, имеют окраску промежуточную между *T. urogallus* и *T. parvirostris*.

Отличается от всех экземпляров птица под инв. № 445, которая имеет общий светлый тон окраски и мелкий поперечно-струйчатый рисунок светло-серого цвета в области головы и шеи.

У всех вышеуказанных экземпляров, клюв серовато-черный со светлыми участками различной величины.

Две птицы (инв. № 972 и 959) по общей окраске оперения сходны с *T. urogallus*, никаких отличий не имеют. В коллекцию гибридных глухарей они включены из-за того, что имеют на клюве участки с серовато-черным оттенком. Например, у экз. № 959 на надклювье темная полоса длиной чуть больше 1 см. Не исключено, что это результат аберрации.

Как указано выше, основная часть коллекции «типичные» темносерые глухари, которые являются, скорее всего, гибридами первого поколения (*F1*). Не исключается возможность того, что остальные экземпляры могут быть гибридами второго (*F2*) и последующих поколений. В таком случае можно предположить, что в *F2* и у последующих поколений при наследовании окраски оперения преобладают признаки *T. urogallus*. Анализ окраски оперения по методике С.П. Кирпичева (1958, 1974), не дает полного ответа на этот вопрос, так как иллюстрирует лишь разницу между гибридами и их родительскими формами. В дальнейшем необходимо более детальное исследование не только общей окраски оперения, но и генетические исследования.

Гибрид тетерева и белой куропатки (самец) предоставлен нам охотниками с. Эжанцы (Усть-Майский район) Е.Н. и М.Н. Атласовыми,

которые добыли её на р.Хамна (правый приток р.Алдан) в феврале 2008 г (рис. 75).



Рис. 75. Гибрид между белой куропаткой и тетеревом

Вес и размеры гибрида имели параметры средние между белой куропаткой и тетеревом: вес – 1050 г., общая длина – 49 см, длина крыла – 25 см, длина клюва 1,3 см, длина цевки 4,7 см, длина хвоста (по длине центральной пары рулевых) – 13 см. Окрас головы черный, с белыми крапинками, шея белая с черным ошейником, спина и надхвостье пепельные, с проседью, перья хвоста черные с белой каемкой в конце, кроющие крыла в основном белые и темные у основания, первостепенные маховые темно-пепельные, грудь белая, брюшная часть белая с темными пятнами. Ноги так же как у белой куропатки оперены полностью. Хвост почти как у тетерева, но не образует «лиры».

В работе Е.Н. Панова (1989), где приводится перечень всех известных случаев гибридизации тетеревиных птиц в природе отмечено, что в Норвегии с 1795 по 1920 гг. описано около 50 таких случаев. К сожалению, по России подобных сведений не имеется, хотя о наличии гибридов было известно уже давно. Классик русского охотоведения Л.П.Сабанеев в работе «Тетерев-косачь» (1876) о гибридах тетеревиных птиц писал «Единственные ублюдки,

замеченные у нас в России, - помесь тетерева с глухарем, местами вовсе не редкая, и помесь тетерева с белой куропаткой, замечаемая уже не так часто».

Нам удалось найти пока лишь одну фотографию чучелы гибрида тетерева и белой куропатки выставленного в залах природы Вологодского областного историко-архитектурного и художественного музея-заповедника. Следует отметить, что она визуально очень похожа на наш экземпляр, но белого оперения заметно больше.

9.6. Выводы

1. В последние десятилетия в южной и центральной частях Якутии отмечается наиболее высокий уровень отрицательного влияния антропогенных факторов на популяции тетеревиных птиц, обусловленных интенсификацией промышленных и хозяйственных активностей, ведущих к уничтожению или трансформации ненарушенных местообитаний тетеревиных птиц. Популяциям лесных видов урон наносят сплошные рубки, лесные пожары, сельское хозяйство, незаконный отстрел и беспокойство со стороны человека. Наиболее уязвимым видом является дикуша, у которой наблюдается общее снижение численности, в ряде мест ей грозит полное исчезновение. Без принятия кардинальных мер по охране и восстановлению этого вида сохранение её в Якутии маловероятно.

2. Охота на тетеревиных птиц - традиционный промысел местного населения. В настоящее время они всё больше становятся объектом спортивной охоты. В целях рационального использования и сохранения ресурсов тетеревиных птиц необходимо проводить учетные работы, вести мониторинг состояния ресурсов по видам и грамотно регулировать сроки охоты. Для поддержания оптимальной численности каменного глухаря целесообразно запретить на него весеннюю охоту. Одним из направлений деятельности по восстановлению численности тетеревиных птиц Якутии в ближайшем будущем может стать дичеразведение.

3. Для сохранения редкого вида мировой фауны дикуши необходимо провести комплекс мер по сохранению вида в ненарушенных местообитаниях. Параллельно надо решить вопрос сохранения аянских ельников, с которыми птица экологически тесно связана. На участках, где будут проводиться строительные работы, возможно переселение птиц в более благоприятные местообитания; организация питомника.

4. Тетеревиные птицы как растительноядные оседлые животные играют заметную роль в функционировании зональных экосистем Якутии. В тундрах и горах Верхоянья куропатки являются одними из доминирующих основных фитофагов.

5. Влияние хищников на тетеревиных птиц определяется, прежде всего, численностью хищников и степенью обеспеченности их кормами. Зараженность гельминтами возрастает при высокой численности тетеревиных птиц, и это явление по сути – вторичный фактор, возникающий вслед за другими неблагоприятными условиями.

6. В области совместного обитания близкородственные виды тетеревиных птиц (белая и тундряная куропатки, каменный и обыкновенный глухари, дикуша и рябчик) в течение года могут находиться в тесном экологическом контакте. Изучение взаимоотношений между белой и тундряной куропатками показало, что характерная в обычные годы для обоих видов пространственная дифференциация в годы их обилия усложняется. Экологическая ниша этих птиц при сходстве состава основных употребляемых в пищу растений определяется специфическим кормовым поведением и различиями в пропорции поедаемых растений, а для одного растения – отдельных его частей. У каменного и обыкновенного глухарей, дикуши и рябчика основными отличиями, кроме мест обитания и этологических особенностей, являются различия основного корма.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ

1. Тетеревиные птицы различаются биотопической специализацией, а характер основных мест зимнего обитания обусловлен в основном их защитными и кормовыми свойствами. Распространение по территории Якутии обыкновенного глухаря, тетерева и дикуши связано с наличием основных кормовых растений и подходящих лесных сообществ, обеспечивающих защитные условия.

2. Продолжительность зимнего периода питания тетеревиных значительно различается и по мере продвижения с юга на север возрастает на 60-70 дней. Период потребления веточного корма наиболее продолжителен у белой куропатки. Зимой тундряная куропатка использует, наряду с веточным, подснежные зеленые корма. Каменный глухарь и дикуша в наиболее холодное время года потребляют лишь наиболее присущие им виды кормов, спектр которых значительно сужается. Основу зимнего рациона тетерева, кроме сережек березы, составляют шишечки сосны. В снежный период рябчик помимо сережек ольховника питается и почками ив.

3. С продвижением на север семенники самцов белой куропатки достигают максимального развития в более поздние сроки. Если в южной половине Якутии отмечено сравнительно дружное появление птенцов, то в северной сроки их вылупления заметно варьируют. Уровень смертности птенцов белой куропатки в тундре выше (80-90 %), чем в таежной зоне (70 %). В среднетаежной подзоне отход сеголетков рябчика обычно 30-40 %, но в отдельные годы может достигать 90 %. Выживаемость выводков тетеревиных определяется количеством осадков в первые 20-30 дней жизни птенцов.

4. Зимняя численность белой куропатки в Якутии (в среднем за 2000-2012 гг.) составляет 1400, рябчика – 527 тыс. особей. Значительно беднее запасы тундряной куропатки и каменного глухаря (280 и 228 тыс. особей) и еще меньше они у тетерева (109 тыс. особей). Численность

обыкновенного глухаря невысока (16 тыс. особей). Наименьшая численность характерна для дикуши (9 тыс. особей). На пять арктических районов, занимающих 19 % территории Якутии, приходится 48 % всех охотничьих ресурсов белой куропатки. Наибольшая численность тундряной куропатки отмечена в горных районах. Основные ресурсы каменного глухаря и рябчика сосредоточены в южной части Якутии, а тетерева – в центральной.

5. Для массовых видов тетеревиных характерны периодические существенные колебания численности, которые в основном совпадают по времени и территории. Пики численности белой куропатки имеют периодичность 10-11 лет, тундряной куропатки – 12, каменного глухаря – 10-11, рябчика – 4-6 лет. Динамика их популяций в горах зависит от резких колебаний погоды ранней весной, а в равнинной части таежной Якутии – от перепадов зимних температур.

6. Белая и тундряная куропатки в отдельные годы совершают массовые осенние откочевки из тундр вглубь таежной зоны и из горных районов в равнинные, связанные в первую очередь с недостатком или недоступностью кормов. Перемещения каменного глухаря из центральных районов Якутии в более южные, в отдельные годы наблюдаемые в первой половине зимы определяются малой глубиной снега и наступлением сильных морозов.

7. В тундрах и горах Верхоянья белая и тундряная куропатки по удельной биомассе являются одними из основных доминирующих фитофагов. В отдельных оптимальных местообитаниях потребление ими растительных кормов достигает значительных объемов.

8. В области совместного обитания близкородственные виды тетеревиных птиц (белая и тундряная куропатки, каменный и обыкновенный глухари) в течение года находятся в тесном экологическом контакте. Разделение экологических ниш белой и тундряной куропаток, при некотором сходстве состава основных употребляемых в пищу растений, определяется

специфическим кормовым поведением и различиями в пропорциях поедаемых растений.

9. Суммарный расход энергии у тетеревиных птиц относительно низкий. Их эколого-физиологические адаптации к зимним условиям позволяют значительно уменьшить энергетическую стоимость жизни, так что низкие температуры не являются для них лимитирующим фактором. У тетерева граница зоны оптимальных температур находится в пределах температуры атмосферного воздуха $-17-20^{\circ}\text{C}$. У каменного глухаря, имеющего более крупные размеры и массу тела, уровень метаболизма значительно ниже, что позволяет переносить более низкую температуру среды.

10. У близких по размерам и массе тела птиц, зимующих в Якутии, таких как тетерев и ворон, выявлены различия в стратегии их температурных адаптаций. Так, изменение температуры тела в течение года у тетерева достигает в среднем $3,34^{\circ}\text{C}$, у ворона $1,38^{\circ}\text{C}$. Минимальный уровень потребления кислорода этими птицами различается существенно – у ворона потребление кислорода в зоне температурного оптимума почти в два раза выше, чем у тетерева.

11. Современное состояние ресурсов белой, тундряной куропаток, а также рябчика, в ближайшее время не внушает опасения. В целях их рационального использования и сохранения других тетеревиных птиц необходимо реализовать предложенную систему управления их популяциями, включая меры по регулированию охоты. Наиболее уязвима к антропогенному прессу дикуша, сохранение которой в естественной среде, без предложенных кардинальных мер по охране и восстановлению её численности невозможно.

Литература

1. Аболин, Р. И. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Виллюйской равнины / Р. И. Аболин // Труды Ком. по изуч. Якутской АССР. — Л. : Изд-во АН СССР, 1929. — Т. 10. — 378 с.
2. Аверин, Ю. В. Каменный глухарь на Восточной Камчатке / Ю. В. Аверин / Охрана природы. — М., 1948. — С.12—16.
3. Абуладзе, А. В. Учет хищных птиц в горных условиях / А. В. Абуладзе // Методы изучения и охраны хищных птиц. — М. : Наука, 1989. — С. 5—12.
4. Алексеев, В. Н. Сравнительная экология тетеревиных птиц горнолесной зоны Южного Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.04 / Алексеев Валерий Николаевич. — М., 2011. — 20 с.
5. Алексеев, В. Н. Расположение гнезд и размеры кладки тетеревиных птиц Южно-Уральского заповедника / В. Н. Алексеев // Экология, эволюция и систематика животных: Мат-лы межд. науч.-практ. конф. — Рязань : НП «Голос губернии», 2012 — С. 175 — 176.
6. Ананин, А. А. Многолетняя динамика обилия фоновых видов птиц Баргузинского хребта в гнездовой период / А. А. Ананин // Вестник Бурятского гос. ун-та : Биология, география. — 2011. — Вып. 4. — С. 93—99.
7. Андреев, А. В. Особенности экологии тундряной куропатки (*Lagopus mutus*) на Командорских островах / А. В. Андреев // Зоол. журн. — 1971. — Т.50.— № 8.— С.1260—1262.
8. Андреев, А. В. Об энергетическом балансе и особенностях пищеварения в зимний период некоторых тетеревиных птиц / А. В. Андреев // Биологические проблемы Севера. — Магадан, 1973. — Вып. 2. — С. 146—155.
9. Андреев, А. В. О путях приспособления тетеревиных птиц к зимним условиям существования / А. В. Андреев // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока : Материалы V Всероссийского симпозиума

«Биологические проблемы Севера», 1972 г. — Магадан - Владивосток : Дальневосточный научный центр АН СССР, 1974а. — С. 108—111.

10. Андреев, А. В. О количестве энергии, затрачиваемой каменным глухарем на добывание зимнего корма / А. В. Андреев // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока: материалы V Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера», Магадан, 1974. — Владивосток, 1974б. — С.90—92.

11. Андреев, А. В. Зимняя жизнь и питание тундряной куропатки (*Lagopus mutus*) на крайнем Северо-Востоке СССР / А. В. Андреев // Зоол. журн. — 1975. — Т.54. — № 5. — С.727—733.

12. Андреев, А. В. Температурные условия в снежных лунках рябчика (*Tetrastes bonasia kolymensis* But.) / А. В. Андреев // Экология. — 1977а. — № 5. — С.93—95.

13. Андреев, А. В. Брачное поведение каменного глухаря в северо-восточной Сибири / А. В. Андреев // Орнитология. — 1977б. — № 13. — С. 110—116.

14. Андреев, А. В. Материалы по биологии тетеревиных птиц Северо-Восточной Сибири в зимний период / А. В. Андреев // Птицы Северо-Востока Азии. — Владивосток, 1979. — С. 26—27.

15. Андреев, А. В. Адаптация оседлых птиц Северо-Восточной Азии к зимним условиям существования / А. В. Андреев // Адаптация животных к зимним условиям. — М, 1980а — С. 5—11.

16. Андреев, А. В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики / А. В. Андреев. — М. : Наука, 1980б. — 176 с.

17. Андреев, А. В. Зимняя энергетика и бюджеты времени флуктуирующих популяций белой куропатки *Lagopus lagopus* (L.) на Северо-Востоке Азии / А. В. Андреев. — Тр. зоол. ин-та АН СССР, 1982. — № 113. — С. 68—90.

18. Андреев, А. В. Зимняя энергетика глухаря в Лапландии / А. В. Андреев, Х. Линден // Актуальные проблемы орнитологии. — М. : Наука, 1986. — С. 49—70.

19. Андреев, А. В. Пищевые потребности и индивидуальное выживание арктических птенцов / А. В. Андреев // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. — С. 8—17.
20. Андреев, А. В. Экологическая энергетика и адаптивные стратегии северных птиц: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.02.04 / Андреев. Александр Владимирович — Ленинград, 1989. — 41 с.
21. Андреев, А. В. Наблюдения по зимней биологии азиатской дикуши (*Falci pennis falci pennis*) в Приамурье / А. В. Андреев // Зоол. журнал. — 1990а. — Т. 69. — Вып. 3. — С. 69—80.
22. Андреев, А. В. Экологическая энергетика арктических птенцов / А. В. Андреев // Современная орнитология. — М. : Наука, 1990б. — С. 5—21.
23. Андреев, А. В. Роль клетчатки и протеина в экологической энергетике белой куропатки в зимний период / А. В. Андреев // Экология. — 1992. — № 2 — С. 56—57.
24. Андреев, А. В. Белая куропатка (*Lagopus lagopus*) на Севере Азии : неустойчивость популяций, порождаемая аутоэкологическим совершенством / А. В. Андреев // Наука на Сев.— Вост. России, 1999. — С. 166—176.
25. Андреев, Б. Н. Птицы Среднего Вилюя / Б. Н. Андреев. — Якутск : Кн. изд-во, 1953. — 127 с.
26. Андреев, Б. Н. Птицы Вилюйского бассейна / Б. Н. Андреев. — Якутск : Кн. изд-во, 1974. — 311 с.
27. Андреев, Б. Н. Птицы Вилюйского бассейна / Б. Н. Андреев. — 2-е изд., перераб. и доп. — Якутск : Кн. изд-во, 1987. — 192 с.
28. Андреев, В. Н. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР / В. Н. Андреев, Т. Ф. Галактионова, В. И. Перфильева, И. П. Щербаков. — Якутск, ЯФ СО АН СССР, 1987. — 156 с.
29. Андреев, В. Н. Тебеневочные пастбища Северо-Востока Якутии / В. Н. Андреев, Н. В. Беляева, Т. Ф. Галактионова, П. М. Говоров и др. — Якутск : Кн. изд-во. — 1974. — 248 с.

30. Андреев, К. И. Годичный цикл размещения, питания и морфометрических показателей рябчика: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 03.02.04 / К. И. Андреев. — М., 1981. — 16 с.
31. Анненков, В. Г. Тетеревиные птицы Карелии (биология, динамика популяций, перспективы использования): автореф. дис. ... канд. биол. Наук : 03.00.08 / Анненков Виктор Григорьевич. — Петрозаводск, 1995. — 20 с.
32. Анненков, В. Г. Мониторинг многолетних изменений численности тетеревиных птиц Карелии / В. Г. Анненков // 50 лет Карельскому научному центру РАН // Тезисы докл. юбил. науч. конференции. — Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1996 — С. 29—31.
33. Анненков, В. Г. Влияние антропогенных изменений выводковых стадий на численность тетерева в Карелии. // Влияние хозяйственной деятельности на популяции охотничьих животных и среду их обитания / В. Г. Анненков, П. И Данилов. — Материалы науч.конф., 14-16 мая. — Киров, 1980. — Т.2. — С. 44—45.
34. Антонов, А. Л. Дикуша / А. Л. Антонов // Красная книга Хабаровского края. — Хабаровск: Приамурские ведомости, 2008. — С. 461—463.
35. Ануфриев, А. И. Экологические механизмы температурных адаптаций млекопитающих и зимующих птиц Якутии / Ануфриев А. И. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2013. — 220 с.
36. Ануфриев, А. И. Две стратегии адаптации крупных зимующих птиц Якутии к низким температурам / А. И. Ануфриев, Н.И. Мордосова, Н.Г. Соломонов, А.П. Исаев. // Вестник ЯГУ. — Якутск: Якутский госуниверситет, 2008. — Т.5. — № 4. — С. 10—14.
37. Ануфриев, А. И. Изменения температуры тела у животных различной экологической специализации в годовом цикле / А. И. Ануфриев, В. Ф. Ядрихинский, А.П. Исаев // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. — 2007. — Т.43. — №3. — С. 306.
38. Ануфриев, А. И. Температура тела у тетеревиных птиц в годовом цикле / А. И. Ануфриев, Н. Г. Соломонов, В. Ф. Ядрихинский, А. П. Исаев, Н. И.

- Мордосова, Н. А. Находкин // Доклады Академии наук. — 2010. — Т.431. — № 3. — С. 419—422.
39. Ануфриев, В. В. Особенности экологии белой куропатки (*Lagopus lagopus*) Большеземельской тундры / В. В. Ануфриев // Вестник охотоведения. — 2010. — Т.7.— №2. — С. 170—172.
40. Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. — М.: ГУ геодезии и картографии при Совмине СССР, 1989. — 115 с.
41. Бабенко, В. Г. Птицы Нижнего Приамурья / В. Г. Бабенко. — М.: МПГУ, 2000. — 725 с.
42. Бакеев, Н. Н. Численность тетеревиных птиц Урала и Зауралья. / Н. Н. Бакеев, В.И. Осмоловская // Бюлл. МОИП. — Отд. биол., 1964. — Т.64 — Вып. 3 — С. 49—63.
43. Балобаев, В. Т. Обзор состояния и тенденций изменения климата Якутии / В. Т. Балобаев, М. К. Гаврилова, Ю. Б. Скачков и др. — Якутск: ЯФ Изд-во СО РАН, 2003. — 64 с.
44. Бахмутов, В. А. Питание белой куропатки в лесотундре западной Сибири / В. А. Бахмутов, В. Н. Бойков // Материалы по фауне субарктики Западной Сибири: Сб. статей. УНЦ АН СССР, 1978. — С. 99— 100.
45. Банников, А. Г. Заметки о зимних кормах рябчика и даурской куропатки в Кенте / А. Г. Банников // Учен, зап. Москов. гос. пед. ин-та, 1957. — Т. 65. — С. 89—97.
46. Баранчеев, Л. М. Численность и элементы экологии каменного глухаря в Амурской области / Л. М. Баранчеев // Орнитология. — 1965. — №7. — С. 92—96.
47. Белко, Н. Г. Поведение глухаря на току / Н.Г. Белко // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР. — М., 1989. — С. 81—98.
48. Бельк, В. И. О динамике численности боровой дичи в Якутии / В. И. Бельк, Г. К. Конечных // Численность животных и её прогнозирование : Тез. докл. — Киров, 1976. — С. 46—47.

49. Бёме, Р. Л. Размножение птиц в горах и на равнине / Р. Л. Бёме // Орнитология. — М.: Изд-во МГУ, 1968 — Вып. 9. — С. 27—48.
50. Березовиков, Н. Н. К питанию филина *Bubo bubo* в горно-лесной части Южного Алтая / Н. Н. Березовиков, Г. М. Васильева // Русский орнитол. ж-л, 2013. — Т. 22. — Экспресс-выпуск 835. — С. 47—49.
51. Белко, Н. Г. Поведение глухаря на току / Н. Г. Белко // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР. — М., 1989. — С. 81—98.
52. Бентхен, П. В. Ресурсы охотничьей фауны и перспективы развития охотничьего хозяйства Коларского района Читинской области в связи с промышленным освоением / Н. Г. Белко // Изв. Иркут. с.-х. ин-та, 1967. — Т. 25. — С. 100—147.
53. Бисеров, М. Ф. Дикуша в Буреинском заповеднике / Бисеров М. Ф. // 4-я Дальневосточная конференция по заповедному делу. — Владивосток: Дальнаука, 1999. — С. 25—26.
54. Бисеров, М. Ф. К летней биологии дикуши Верхней Бурей / Бисеров М. Ф. // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : 11-я Межд. орнитол. конф. — Казань: Магариф, 2001. — С. 93—94.
55. Бисеров, М. Ф. К методике проведения учетов численности дикуши *Falciipennis falkipennis* (Hartlaub, 1855) / Бисеров М. Ф. // Амурский зоологический журнал, 2011. — III (I). — С.86—88.
56. Бирюля, А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири / А. Бирюля / Зап. Акад. наук по физ. - мат. отд-ние. — Сер. 8. — 1907. — Т. 18. — № 2. — С. 1—157.
57. Бобринский, Н. А. Животный мир и природа СССР / Н. А. Бобринский. — М.: Изд-во АН СССР, 1960 — 415 с.
58. Боглов, А. В. Изменение численности тетеревиных птиц в Вольском районе Саратовской области / А. В. Боглов // Ресурсы тетеревиных птиц в СССР. — М.: 1968—С.3.

59. Большаков, В. Н. Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии / В. Н. Большаков, Л. И. Добринский, Б. С. Кубанцев и др. — Наука, 1991. — 276 с.
60. Борисов, З. З. Птицы долины средней Лены / З. З. Борисов. — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1987. — 120 с.
61. Борисов, З. З. Беркут в Центральном Верхоянье / З. З. Борисов, А. П. Исаев // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии : Материалы II Международной орнитологической конференции. — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2003. — Ч. II. — С.120—123.
62. Борисов, З. З. Видовой состав летнего населения птиц в горах Центрального Верхоянья / З. З. Борисов, А. П. Исаев, Ф. Г. Яковлев, Б. З. Борисов и др. // Популяционная экология животных Якутии : сборник научных трудов. — Якутск, Изд-во Якутского госуниверситета, 1996. — С.80—91.
63. Борщевский, В. Г. О растительных кормах глухаря / В. Г. Борщевский // Вопросы охотничьей орнитологии : сб. научн. трудов ЦНИЛ Охотничьего хоз-ва и заповедников. — М., 1986а. — С. 109—128.
64. Борщевский, В. Г. О воздействии лесозаготовки на тетеревиных птиц / В. Г. Борщевский // Вопросы охотничьей орнитологии: сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — М., 1986б. — 107 с.
65. Борщевский, В. Г. К проблеме использования ресурсов глухарей в РСФСР / В. Г. Борщевский // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР. — М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989. — С. 5—20.
66. Борщевский, В. Г. О механизмах саморегуляции симпатричных группировок тетеревиных птиц в коренных таежных ландшафтах / В. Г. Борщевский // Вестник охотоведения, 2005а. — Т. 2. — № 2. — С. 135—156.
67. Борщевский, В. Г. О плотности населения глухаря (*Tetrao urogallus*) и тетерева (*T. tetrix*) в неосвоенных районах европейского Севера / В. Г. Борщевский // Вестник охотоведения, 2005б. — Т. 2. — № 1. — С. 19—25.

68. Борщевский, В. Г. Осенне-зимнее питание *Tetrao urogallus* на севере Западной Сибири / В. Г. Борщевский, А. Г. Куприянов // Русский орнитологический журнал, 2010. — Т. 19. — Экспресс—выпуск 557. — С. 478—486.
69. Брэм, А. Э. Жизнь животных : В 3 т / А. Э. Брэм. — Т. 2: Птицы. — М.: Терра, 1992. — 352 с.
70. Брюханов, А. Ф. Миграция белой куропатки на Печоре / А. Ф. Брюханов // Боец-охотник, 1935. — № 10. — С. 36—38.
71. Бутурлин, С. П. Охотничьи птицы низовья Колымы / С. П. Бутурлин // Псовая и ружейная охота, 1906. — № 1. — С. 12—13. — № 2. — С. 28—29.
72. Валдайский, В. Л. Динамика численности и структура популяции рябчика бассейна р. Вах в Западной Сибири / В. Л. Валдайский. // Экологические и экономические аспекты охраны и рационального использования охотничьих животных и растительных ресурсов Сибири : тез. докл. науч. конф. — п. Шушенское, 1990. — С. 12—14.
73. Валькович, В. М. Опыт разведения тетеревов в клетках / В. М. Валькович, В.С. Иванова // Дичеразведение в охотничьем хозяйстве : сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР. — Москва, 1985. — С. 17—32.
74. Вартапетов, Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины / Л. Г. Вартапетов. — Новосибирск: Наука, 1998. — 327 с.
75. Вартапетов, Л. Г. Экология птиц : Учеб. пособие / Л. Г. Вартапетов — Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2004. — 180 с.
76. Вартапетов, Л. Г. Весенне-летнее население птиц долины нижнего течения р. Мая / Л. Г. Вартапетов, Н. Н. Егоров, А. П. Исаев, В. Г. Дегтярев, В. В. Оконешников // III Международная конференция по мигрирующим птицам Севера Тихоокеанского региона : тезисы докладов. — Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2007. — С. 25—26.

77. Вартапетов, Л. Г. Летнее население птиц долины нижнего течения р. Мая / Л. Г. Вартапетов, Н. Н. Егоров, В. Г. Дегтярев, А. П. Исаев // Сибирский экологический журнал, 2008. — №1 — С. 161—170.
78. Вартапетов, Л. Г. Классификация населения птиц Алданского нагорья / Л. Г. Вартапетов, А. П. Исаев, А. Г. Ларионов, Н. Н. Егоров; ред. Л. Г. Вартапетов // Птицы Сибири : структура и динамика фауны, населения и популяций : труды института систематики и экологии животных СО РАН. — Вып. 47. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011 — С. 52—78.
79. Вартапетов, Л. Г. Классификация и структура населения птиц Алданского нагорья / Л. Г. Вартапетов, А. П. Исаев, А. Г. Ларионов, Н. Н. Егоров // Поволж. экол. журн., 2012. — № 2. — С. 157—164.
80. Васильев, И. С. Контрастность ландшафтов Якутии, обуславливающих воздействием климатических факторов / И. С. Васильев // Наука и образование, 2012 — №2 — С. 32—39.
81. Васюкова, Т. Т. Сведения о фауне пухоедов (Mallophaga) оседлых птиц Центральной Якутии / Т. Т. Васюкова, Б. И. Сидоров // Ихтиология, гидрохимия, энтомология и паразитология : Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». — Вып. 4. — Якутск, 1986. — С. 126—127.
82. Владышевский, Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте / Д. В. Владышевский. — Новосибирск, 1975. — 200 с.
83. Владышевский, А. Д. Адаптация поведения птиц и млекопитающих / А. Д. Владышевский, Д. В. Владышевский // Экологические основы управления поведением животных. — М.: Наука, 1980. — С. 94—103.
84. Владышевский, Д. В. Состояние запасов рябчика и глухаря в Нижнем Приамурье / Д. В. Владышевский, Ю. П. Шапарев // Проблемы охотоведения и охраны природы. — Иркутск, 1975 — С. 31—33.
85. Велижанин, А. Г. О тундровой куропатке Курильских островов / Велижанин А.Г. // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968. — С.6—7.

86. Винокуров Н. Н. Насекомые полужесткокрылые (Heteroptera) Якутии / Н. Н. Винокуров. — Л.: Наука, 1979. — 232 с.
87. Витвицкий, Г. Н. Климат / Г. Н. Витвицкий // Якутия. — М.: Наука, 1965. — С. 115—138.
88. Витович, О. А. Экология кавказского тетерева / О. А. Витович // Орнитологические исследования на Северо-Западном Кавказе : Тр. Тебердинского гос. заповедника. — Ставрополь: Кн. изд-во, 1986. — Вып. 10. — 320 с.
89. Вихт, Э. А. Плотность населения тетерева в Эстонии / Вихт Э. А. // X Прибалт. орнитол. конф.: Тез. докл. в 2-х т. — Рига, 1981. — С. 22—24.
90. Водопьянов, Б. Г. Учет численности боровой и водоплавающей дичи / Б. Г. Водопьянов. — Иркутск.: Иркутский сельхоз ин-т, 1983. — 48 с.
91. Волков, Н. И. Снежный покров и тетеревиные птицы / Волков Н. И. // Охота и охот. хоз-во, 1968а. — № 3. — С. 20—22.
92. Волков, Н. И. Экспериментальное изучение температурных условий в снежных норах тетеревиных птиц / Н. И. Волков // Зоол. журн., 1968б. — Т. 47. — Вып. 2. — С. 283—286.
93. Волков, Н. И. К вопросу о влиянии потепления климата на многолетние изменения численности тетеревиных птиц / Н. И. Волков // Орнитология в СССР: Мат-лы V Всесоюз. орнитол. конф. Ашхабад. — Ин-т зоологии Туркм. ССР, 1969. — Кн. 2. — С. 135—136.
94. Волоотовский, К. А. Верхоянский хребет как ботанико-географический рубеж / К. А. Волоотовский // Тез. докл. VII Республ. научно-практич. конф. молодых ученых и специалистов. — Ч. III (Проблемы сельскохоз. производ. Охрана окружающей среды. Медицина). — Якутск, 1988. — С. 32—33.
95. Воробьев К. А. Птицы Уссурийского края // К. А. Воробьев — М.: Изд-во АН СССР, 1954. — 360 с.
96. Воробьев, К. А. Птицы Якутии / К. А. Воробьев — М., 1963. — 336 с.

97. Воронин, Р. Н. Коэффициент смертности в популяции белой куропатки Большеземельской тундры / Р. Н. Воронин // Экология, 1976. — № 5. — С. 95—97.
98. Воронин, Р. Н. Белая куропатка Большеземельской тундры / Р. Н. Воронин. — Л., 1978. — 168 с.
99. Воронин Р. Н. Размножение белой куропатки в Большеземельской тундре / Р. Н. Воронин // Орнитология, 1979. — Вып.14. — С. 133—138.
100. Воронин, Р. Н. Роль погодных факторов в успешности размножения белой куропатки Большеземельской тундры / Р. Н. Воронин // Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах Европейского Северо-Востока СССР : Труды Коми научного центра. — Сыктывкар: УрО АН СССР, 1987. — № 89. — С. 7—14.
101. Воронин, Р. Н. Изменчивость размера кладки белой куропатки в тундрах Северо-Востока Европейской части СССР / Р.Н. Воронин, Ю.Н. Минеев, А. А. Естафьев, А. А. Ершаков // XVIII Межд. орнит. Конгресс : Тезисы докл. и стенд. сообщ. — М., 1982. — С. 248.
102. Воронин, Р. Н. Сравнительный анализ морфофизиологических особенностей тетеревиных северной тайги Коми АССР и Якутии / Р. Н. Воронин, В. Т. Седалищев // Экология, 1982. — № 3. — С. 18—19.
103. Воронов, Б. А. Птицы в регионах нового освоения (на примере Северного Приамурья) / Б. А.Воронов. — Владивосток: Дальнаука, 2000. — 168 с.
104. Водопьянов, Б. Г. Учет численности боровой и водоплавающей дичи / Б. Г. Водопьянов. — Иркутск.: Иркутский сельхоз ин—т, 1983. — 48 с.
105. Габузов О. С. Искусственное дичеразведение / О. С. Габузов. — Иркутск, 1984. — 51 с.
106. Гаврилов, В. М. Направление биоэнергетических адаптаций к сезонности климата у птиц / В. М. Гаврилов // Экология, география и охрана птиц: Сб. научн. тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1980а. — С. 73—97.

107. Гаврилов, В. М. Энергия существования куриных : зависимость от температуры среды, сезона и размеров тела / В. М. Гаврилов // Орнитология, 1980б. — Вып. 15. — С. 73—79.
108. Гаврилова, М. К. Современный климат и вечная мерзлота на континентах / М. К. Гаврилова. — Новосибирск: Наука, 1981. — 113 с.
109. Гаврилова, М. К. Климат холодных регионов Земли / М. К. Гаврилова. — Якутск: Изд-во СО РАН, 1998. — 207 с.
110. Гаврин, В. Ф. Экология тетеревиных птиц Беловежской Пуши: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 / Гаврин В. Ф. — Алма-Ата, 1956. — 24 с.
111. Гаврин, В. Ф. Биологические основы эксплуатации популяций диких куриных птиц в СССР / В. Ф. Гаврин // Тр. IX Междунар. конф. биологов-охотоведов (Москва, сент. 1969). — М., 1970. — С. 750—754.
112. Гаврин, В. Ф. Материалы по биологии весеннего токования глухаря / В. Ф. Гаврин, Э. Г. Дронсейко // Теоретические и прикладные аспекты охраны природы и охотоведения. — М., 1976. — С. 94—106.
113. Гаврин В. Ф. К методам количественного учета тетеревиных птиц в охотничьих хозяйствах. / В. Ф. Гаврин, Э. Г. Дронсейко // Орнитология, 1977. — Вып.13. — С. 181—183.
114. Гаврин, В. Ф. К биологическим основам весенней охоты на обыкновенного глухаря / В. Ф. Гаврин, Э. Г. Дронсейко, Н. Н. Немнонов // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР : I Всесоюз. конф. биологов-охотоведов. — Киров, 1974. — С.74—75.
115. Гагина, Т. И. К познанию массовых непериодических миграций диких куриных в Сибирской тайге / Т. И. Гагина // Изв. Иркутского с.-х. ин-та, 1958. — Вып. 8. — С. 130—141.
116. Гайдар, А. А. Мечение рябчика и его результаты / А. А. Гайдар // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 1973 — Т. 78. — Вып. 6. — С. 120—124.

117. Гайдар, А. А. К биологии рябчика вятско-камского междуречья / А. А. Гайдар // Мат-лы орнитол. Всесоюз. конф. — М., 1974 — Ч. 2. — С. 44—45.
118. Гайдар, А. А. Популяционные особенности кишечных гельминтозов рябчика / А. А. Гайдар // Экология и промысел охотничьих животных : Сб. науч. тр. — М., 1983. — С. 199—205.
119. Гайдар, А. А. Полнее осваивать ресурсы боровой дичи / А. А. Гайдар, А. А. Романов // Охота и охотничье хозяйство, 1976. — № 8. — С. 3—5.
120. Гайденко, Н. П. Изучение динамики численности диких куриных Башкирского государственного заповедника / Н. П. Гайденко, А. М. Байзигитов // Вестник Челябинского Госуниверситета : Экология. Природопользование. — 2010. — № 8 (189). — Вып. 4. — С. 82—85.
121. Галактионова, Т. Ф. Растительность бассейна р. Вилюя / Т. Ф. Галактионова, Л. А. Добрецова, А. А. Пермякова и др. — М.; Л.: Наука, 1962. — 294 с.
122. Галушин, В. М. Хищные птицы леса / В. М. Галушин — М.: Лесная пром-сть, 1980. — 158 с.
123. Галушин, В. М. Роль хищных птиц в экосистемах / В. М. Галушин // Зоология позвоночных (Итоги науки и техники / ВИНТИ). — М., 1982. — Т. II. — С. 158—238.
124. Гвоздецкий, Н. А. Физическая география СССР. Азиатская часть : учеб. для студ. геогр. спец. вузов / Н. А. Гвоздецкий, Н. Н. Михайлов. — 4-е изд. — М.: Высш. шк., 1987. — 448 с.
125. Гермогенов, Н. И. Характеристика фауны и населения птиц таежной зоны Якутии / Н. И. Гермогенов // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии : III Международная орнитологическая конференция. Часть 1. — Улан-Удэ, 2006. — С. 84—88.
126. Гизенко, А. И. К биологии и численности белой и тундряной куропаток на Камчатке / А. И. Гизенко // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968. — С. 12—13.

127. Гладков, Н. А. Новые сведения о позвоночных заполярной Якутии (бухта Тикси) / Н. А. Гладков // Докл. АН СССР, 1957. — Т. 112. — № 1. — С. 159—162.
128. Гладков, Н. А. Птицы заполярной Якутии (бухта Тикси) / Н. А. Гладков // Проблемы Севера. — М., 1958. — Вып. 2. — С. 169—193.
129. Гладков, Н. А. Наблюдения над птицами анабарских тундр (Заполярная Якутия, Северо-Запад) / Н. А. Гладков, В. С. Залетаев // Исследования по фауне Советского Союза : Сб. трудов зоол. музея МГУ. — Т. IX. — М., 1964. — С. 38—62.
130. Городков, Б. Н. Питание белой куропатки в зоне арктических пустынь на острове Котельном (Новосибирские острова) / Б. Н. Городков, Е. С. Короткевич // Зоол. журн., 1957. — Т. 36 — № 9 — С. 1382—1384.
131. Государственный доклад о состоянии и охране окружающей среды Республики Саха (Якутия) в 2010 году. Правительство Республики Саха (Якутия) Министерство охраны природы Республика Саха (Якутия). — Якутск, 2006. — 358 с.
132. Данилов, Н. Н. Учет запасов промысловых куриных птиц / Н. Н. Данилов // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. — М.: Изд—во АН СССР, 1963. — С. 28—35.
133. Данилов, Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике / Н. Н. Данилов // Птицы : Тр. Института биологии. — Свердловск, 1966. — Т. 2. — Вып. 56. — 147 с.
134. Данилов, Н. Н. Измерение численности тетеревиных птиц на Урале / Н. Н. Данилов // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968 — С.15—16.
135. Данилов, Н. Н. Урал и Зауралье / Н. Н. Данилов // Тетеревиные птицы. — М.: Наука. 1975. — С. 59—83.
136. Дебрин, И. М. Спортивная охота в СССР / И. М. Дебрин, В. В. Дежкин, В. Е. Герман. — М.: Физкультура и спорт, 1981. — С. 292—334.
137. Дежкин, В. В. Охота и охрана природы / В. В. Дежкин. — М.: Физкультура и спорт, 1977. — 104 с.

138. Дежкин, В. В. Экология возрождения природы / В. В. Дежкин // Охота и охотничье хозяйство, 2008. — № 2. — С. 8—11.
139. Дементьев, В. И. К экологии глухаря в Лисинском охотничьем хозяйстве / В. И. Дементьев // Тр. Всесоюз. заочный лесотехн. ин-та, 1964 — № 8. — С.171—181.
140. Дементьев, Г. П. К авиафауне реки Колымы / Г. П. Дементьев, А. Н. Шохин // Сб. Зоол. музея МГУ, 1935. — Т. 2. — С. 56—60.
141. Дегтярев, А. Г. Охотничье-промысловые птицы Республики Саха (Якутия) / А. Г. Дегтярев. — Якутск: ЯФ ГУ «Изд—во СО РАН», 2004. — 112 с.
142. Дегтярев, В. Г. Антропогенные воздействия на птиц Лено-Алданского междуречья / В. Г. Дегтярев // Охрана природы Центральной Якутии : Сб. науч. труд. — Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1985. — С. 77 — 83.
143. Десяткин, Р. В. Почвообразование в термокарстовых котловинах / Р. В. Десяткин. — Новосибирск: Наука, 2008. — 324 с.
144. Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. — М.: Мир, 1988. — 184 с.
145. Долбик, М.С. Птицы Белорусского полесья / М.С. Долбик. — Минск: Изд-во АН БССР, 1959.
146. Долбик, М. С. Тетерка на болтунах / М. С. Долбик // Охота и охот. хоз-во, 1964. — № 8. — С. 24—25.
147. Дольник, В. Р. Биоэнергетическая адаптация воробьиных птиц к зимовкам в высоких широтах / В. Р. Дольник // Тез. докл. совещ. по физиологии птиц. — Таллин, 1965. — С. 28—29.
- 148.
149. Дольник, В. Р. Миграционное состояние птиц / В. Р. Дольник. — М.: Наука, 1975. — 398 с.
150. Дольник, В. Р. Фотопериодизм и эндогенные окологодные ритмы как основа адаптации птиц к сезонности климата / В. Р. Дольник // Адаптивные особенности и эволюция птиц. — М.: Наука, 1977. — С. 61—65.

151. Дольник, В. Р. Методы изучения бюджета времени у птиц / В.Р. Дольник // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1982. — Т. 113. — С. 3—37.
152. Дольник, В. Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе / В. Р. Дольник. — СПб.: Наука, 1995. — 360 с.
153. Донауров, С. С. Рябчик в Печоро-Илычском заповеднике / С. С. Донауров // Тр. Печоро-Илычского заповедника. — М., 1947. — Вып. 4. — Ч. 1. — С. 77—122.
154. Дронсейко, Э. Г. Влияние весенней охоты на популяции обыкновенного глухаря / Э. Г. Дронсейко, Н. Н. Немнонов // Влияние хозяйственной деятельности на популяции охотничьих животных и среду их обитания : Материалы науч. конф. (Киров, 14-16 мая 1980г.) — Киров, 1980. — Т. 2. — С. 16—17.
155. Дронсейко, Э. Г. Этология глухаря / Э. Г. Дронсейко, Н.Н. Немнонов // Международное совещание по глухарю (12-16 мая 1981г.) : Тез. докл. — М., 1981. — С. 11—13.
156. Дронсейко, Э. Г. Глухариный ток / Э. Г. Дронсейко, Н. Н. Немноров // Мат-лы междунар. совещания по глухарю. — М.: Россельхозиздат, 1984. — С. 42—55.
157. Дубровский, А. Н. Материалы по питанию тетерева (*Lururus tetrix*. L) в Польском районе Новгородского округа / А .Н. Дубровский // Гос. н.-и. ин-т лесного хоз-ва и лесн. пром. Сектор пром. охоты. — Л., 1930. — Сб.6. — С. 63—84.
158. Дулькейт, Г. Д. Охотничья фауна, вопросы и методы оценки производительности охотничьих угодий Алтайско-Саянской горной тайги / Г. Д. Дулькейт // Тр. заповедника Столбы. — Красноярск, 1964 — Вып. 4. — С. 1—352.
159. Дулькейт, Г. Д. Алтай и Саяны / Г. Д. Дулькейт // Тетеревиные птицы. Размещение запасов, экология, использование и охрана. — М., 1975. — С. 83—100.

160. Егоров, Н.Н. Орнитофауна среднего течения р.Алгاما / Н. Н. Егоров, А. П. Исаев, Н. А. Находкин // Наземные позвоночные Якутии : экология, распространение, численность. — Якутск: ЯФ Изд-ва СО РАН, 2002. — С. 42—50.
161. Егоров, Н. Н. Летнее население птиц центральной части Приленского плато / Н. Н. Егоров, А. П. Исаев, А. Г. Ларионов // Сибирский экологический журнал, 2009. — № 3 — С. 439—447.
162. Егоров, О. В. Материалы по экологии сапсана в Верхоянье / О. В. Егоров // Научные сообщения ЯФ АН СССР. — Якутск, 1958. — Вып. 1. — С. 149—154.
163. Егоров, О. В. Материалы по экологии якутского сапсана / О. В. Егоров // Зоол. журн. — 1959а. — Т. 38. — Вып. 1. — С. 112—122.
164. Егоров, О. В. Материалы по питанию филина в Якутии / О. В. Егоров // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. — Л., 1959б. — Вып. 9 — С. 191—204.
165. Егоров, О. В. О значении хвощей в питании наземных позвоночных якутской тайги / О. В. Егоров, В. Г. Кривошеев / Природа Якутии и ее охрана (Матер. III Республ. совещ. по охране природы Якутии) — Якутск: Якутское кн. изд-во, 1965. — С. 21—30.
166. Егоров, О. В. Материалы по экологии и хозяйственному значению филина в Якутии / О.В. Егоров, Ю. В. Лабутин // Исследования по промысловой зоологии : Тр. ин-та биол. ЯФ СО АН СССР. — Вып. 6. — М., 1959. — С. 106—118.
167. Егоров, О. В. Материалы по питанию крупных хищных млекопитающих Верхоянья / О. В. Егоров, Ю. В. Лабутин // Позвоночные животные Якутии (Материалы по экологии и численности). — Якутск: Якутское кн. изд-во, 1964. — С. 51—59.
168. Егоров, О. В. Материалы по биологии каменного глухаря в Якутии / О. В. Егоров, Ю. В. Лабутин, А. А. Меженный // Исследования по промысловой

- зоологии : тр. Ин-та биол. Якут. фил. СО АН СССР, 1959. — Вып. 6. — С. 97—105.
169. Егоров, О. В. Животный мир / О. В. Егоров, С. П. Наумов // Якутия. — М., 1965. — С. 293—328.
170. Еловская, Л. Г. Почвы Северной Якутии / Л. Г. Еловская, Е. И. Петрова, Л.В. Тетерина. — Новосибирск: Наука, 1979. — 304 с.
171. Захаров, В. Д. Материалы по экологии куриных птиц Ильменского заповедника / В. Д. Захаров // Препринт. — Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987 — 49 с.
172. Захарова, Л. С. Закономерности и факторы динамики численности тетеревиных птиц в заповеднике «Кивач» / Л. С. Захарова // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР, 1989. — С. 30—46.
173. Зверев, М. Д. Питание птиц и методика его исследования / Зверев М. Д. // Природа, 1939. — № 8 — С. 72—73.
174. Зимин, В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР / В. Б. Зимин. — Л.: Наука, 1987. — 240 с.
175. Зимин, В. Б. К вопросу о влиянии гербицидов на полезную фауну / Зимин В. Б. // Удобрения и гербициды в лесном хозяйстве Европейского Севера СССР. — Л.: Наука, 1971. — С. 92—97.
176. Зимин, В. Б. Птицы / В. Б. Зимин, Э. В. Ивантер // Животный мир Карелии. — Петрозаводск: Изд-во Карелия, 1986. — 240 с.
177. Зольников, В. Г. Почвы восточной половины Центральной Якутии, их использование / В. Г. Зольников // Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве Центральной Якутии. — М.: АН СССР, 1954. — С. 55—221.
178. Зонов, Г. Б. Экологические адаптации птиц к зиме Восточной Сибири / Г. Б. Зонов // Миграции и экология птиц Сибири. — Новосибирск: Наука, 1982. — С. 26 — 33.

179. Иванов, А. И. Птицы Якутского округа / А. И. Иванов // Материалы комиссии по изучению производительных сил Якутской социалистической республики. — Л.: Изд-во АН СССР, 1929. — 25 (1). — 205 с.
180. Иванов, В. С. Экология тетерева *Lururus tetrix* и изменения его численности в Гатчинском районе Ленинградской области за последние полвека / В. С. Иванов, Р. Л. Потапов // Русский орнитологический журнал, 2008. — Т. 17. — Экспресс-выпуск 448. — С. 1532—1538.
181. Ивантер, Э. В. Влияние рубок леса на среду обитания и фауну охотничьих животных таежного север / Э. В. Ивантер // Влияние хозяйственной деятельности на популяции охотничьих животных и среду их обитания : Материалы науч. конф. (Киров, 14-16 мая 1980 г.). — Киров, 1980. — Т. 1. — С. 107—108.
182. Ивантер, Э. В. К биологии рябчика Карелии / Э. В. Ивантер // Орнитология, 1962. — № 4. — С. 87—98.
183. Ивантер, Э. В. Тетерев в Карелии / Э. В. Ивантер // Орнитология, 1963. — Вып. 6. — С. 68—80.
184. Ивантер, Э. В. К экологии размножения Tetraonidae в Карелии / Э. В. Ивантер // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968. — С. 27—28.
185. Ивантер, Э. В. Глухарь и белая куропатка в Карелии / Э. В. Ивантер // Орнитология, 1974. — № 2. — С. 206—226.
186. Ивантер, Э. В. Предисловие / Э. В. Ивантер // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР. — М., 1983. — С. 3 — 4.
187. Измайлов, И. В. Птицы Витимского плоскогорья / И. В. Измайлов. — Улан-Удэ, 1967. — С. 305.
188. Измайлов, И. В. Предбайкалье и Забайкалье / И. В. Измайлов, М. П. Павлов // Тетеревиные птицы. — М., 1975. — С. 100—112.
189. Изюменко, А. С. Общие сведения о физико-географических условиях и климате Якутской АССР / И. В. Измайлов, М. П. Павлов // Агроклиматический справочник Якутской АССР. — Л.: Гидрометеиздат, 1963. — С. 5—12.

190. Ильичев, В. Д. Общая орнитология / В. Д. Ильичев, Н. Н. Карташов, И. А. Шилов. — М.: Высш. шк., 1982. — 464 с.
191. Ирисов, Э. А. Птицы в условиях горных стран. Анализ эколого-физиологических адаптаций / Э. А. Ирисов. — Новосибирск: «Наука», 1997. — 207 с.
192. Исаев, А. П. Численность белых куропаток в период брачной активности на северном макросклоне Центрального Верхоянья / А. П. Исаев, З. З. Борисов // Биология и природоохранные меры : респ. конф. молодых ученых. — Якутск, 1992. — С. 20—21.
193. Исаев, А. П. Токование каменного глухаря в Центральном Верхоянье / А. П. Исаев, Н. А. Находкин // Биология и природоохранные меры : Респ. конф. молодых ученых. — Якутск, 1992. — С. 22—23.
194. Исаев, А. П. Зимнее питание белой куропатки (*Lagopus lagopus* L.) в северотаежных лиственничных лесах Якутии / А. П. Исаев // Зоогеографические и экологические исследования животных Якутии : Сб. тр. Якутского гос. ун-та. — Якутск, 1992. — С. 56—59.
195. Исаев, А. П. Сезонные и суточные изменения влажности содержимого разных отделов кишечника белой куропатки / А. П. Исаев, А. Е. Пшенников // Тезисы докл. научно-практической конференции молодых ученых и аспирантов. — Якутск, 1993. — С. 64.
196. Исаев, А. П. Тетеревиные птицы Центрального Верхоянья : автореф. на соискание ученой степени канд. биол. Наук : 03.02.04 / Исаев Аркадий Петрович. — Петрозаводск, 1994. — 19 с.
197. Исаев, А. П. Аэровизуальная оценка численности каменного глухаря в Якутии / А. П. Исаев / Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства : Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28 - 31 мая 2002 г.). — Киров, 2002а. — С. 236 — 237.
198. Исаев, А. П. Охотничье-промысловые птицы среднего течения р. Алгама (Якутия) / А. П. Исаев, Н. Н. Егоров // Современные проблемы

- природопользования, охотоведения и звероводства : Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28 - 31 мая 2002 г.). — Киров, 2002б. — С. 239 — 241.
199. Исаев, А. П. Ресурсы тетеревиных птиц таежной зоны Якутии / А. П. Исаев // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии : Материалы II Международной орнитологической конференции. — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2003а. — Ч. I. — С.97—100.
200. Исаев, А. П. Каменный глухарь / А. П. Исаев // Научно-популярный журнал охотников и рыболовов «Байанай». — Якутск, 2004а. — №5. — С.40—45.
201. Исаев, А. П. К методике авиаучета тетеревиных птиц / А. П. Исаев // Естествознание и гуманизм : Сборник научных работ. — Томск: Томский государственный университет, 2006. — Т. 3. — № 3. — С. 9—10.
202. Исаев, А. П. Тундряная куропатка (*Lagopus mutus*) Центрального Верхоянья / А. П. Исаев, З. З. Борисов // Зоологический журнал, 2008. — Т. 87. — № 9. — С. 1077—1083.
203. Исаев, А. П. Фауна птиц и млекопитающих ООПТ «Аллах-Юньский» (Юго-Восточная Якутия) / А. П. Исаев, В. К. Васильева; отв. ред. и сост. проф. Е. С.Иванов // Современная экология - наука XXI века : Материалы межд. научно-практической конференции (17-18 октября 2008 г.). — Рязань, РГУ, 2008а. — С. 453—456.
204. Исаев, А. П. Результаты исследований фауны бассейна р.Аллах-Юнь (хребет Сетте-Дабан) / А. П. Исаев, В. К. Васильева // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее : Материалы межд. конференции. Часть 1. 22-26 сентября 2008, г. — Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2008б. — С.104 —108.
205. Исаев, А. П. Азиатская дикуша в Якутии / А. П. Исаев. — Якутск: СМАК- МАСТЕР, 2008. — 48 с.

206. Исаев, А. П. Боровая дичь / А. П. Исаев // Научно-популярный журнал охотников и рыболовов «Байанай». — Якутск, 2010. — №5 (37). — С.28 — 31.
207. Исаев, А. П. Азиатская дикуша (*Falci pennis falci pennis*) в Якутии (современное состояние популяции) / А. П. Исаев / Вестник СВФУ им. М.К. Аммосова, 2011. — Т. 8. — № 4. — С. 27—31.
208. Калинин, М. В. Экология охотничьих зверей и птиц сосновых вырубок : автореф. дис. ... канд. биол. наук.: 03.00.08. Калинин М. В. — Л., 1978. — 23 с.
209. Капланов Л. Г. К биологии дикуши - черного рябчика (*Falci pennis falci pennis*) / Л.Г Капланов // Вест. Дальневост. филиала АН СССР, 1938. — № 32. — С. 148—150.
210. Капитонов, В. И. Орнитологические наблюдения в низовьях Лены / В. И. Капитонов // Орнитология. — М., 1962. — Вып. 4. — С. 40—63.
211. Караваев М. Н. Конспект флоры Якутии / М. Н. Караваев. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. — 189 с.
212. Караваев, М. Н. Растительный покров Якутии / М. Н. Караваев // Якутия. — М.: Наука, 1965. — С.247—292.
213. Караваев, М. Н. Растительный мир Якутии / М. Н. Караваев, С. З. Скрябин. — Якутск: Якуткнигиздат, 1971. — 128 с.
214. Карташев, Н. Д. К экологии сапсана (*Falco pedegrinus* Tunst.) в Республике Тыва / Н. Д. Карташев // Современные проблемы орнитологии Сибири и центральной Азии : II Межд. орнитол. конф. В 2-х частях. — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского гос. ун-та, 2003. — Часть II. — С. 129—137.
215. Касимов, Г. Б. Гельминтофауна охотничье-промысловых птиц отряда куриных / Г. Б. Касимов. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — 554 с.
216. Качурин, С. П. Многолетняя и сезонная мерзлота / С. П. Качурин // Якутия. — М.: Изд-во Наука, 1965. — С. 144—163.

217. Кельберг, Г. В. Особенности зимней смертности рябчика в Средней Сибири / Г. В. Кельберг // Вопросы охотоведения Сибири : сб. науч. ст. — Красноярск: Изд-во КГУ, 1991. — С. 113—126.
218. Кириков, С. В. Токование и биология размножения южно-уральского глухаря / С. В. Кириков // Зоол. журн., 1947. — Т.26 — № 1. — С.71—84.
219. Кириков, С. В. Учет куриных птиц / С. В. Кириков, А. В. Михеев, Е. П. Спангенберг // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. — М., 1952. — С. 260—276.
220. Кириков, С. В. Род глухари / С. В. Кириков // Птицы Советского Союза. — М.: Советская наука, 1952а. — Т.4. — С. 84—132.
221. Кириков, С. В. Экологические особенности и история населения глухаря на юге Урала и Приуралья / С. В. Кириков // Ресурсы тетеревиных птиц СССР, 1968. — С. 262—302.
222. Кириков, С. В. Южная полоса лесной зоны / С. В. Кириков // Тетеревиные птицы. — М., 1975. — С. 157—202.
223. Кириллов, Ф. Н. Рыбы Якутии / Ф. Н. Кириллов. — М.: Наука, 1972. — 360 с.
224. Кирпичев, С. П. О помесях между глухарем обыкновенным и каменным / С. П. Кирпичев // Уч. зап. МГУ, 1958. — Вып. 197. — С. 217—221.
225. Кирпичев, С. П. Каменный глухарь / С. П. Кирпичев / Охота и охот. хоз-во, 1960. — № 5. — С. 22—24.
226. Кирпичев, С. П. Наблюдения за действием низких температур на тетеревиных птиц / С. П. Кирпичев // Ресурсы тетеревиных птиц в СССР. — М., 1968. — С. 35—36..
227. Кирпичев, С. П. О распределении каменного и обыкновенного глухарей в заенисейской Сибири / С. П. Кирпичев // Материалы Всесоюз. орнитол. конф. — М., 1974. — Т.2. — С. 63—65.

228. Киселев, Ю. Н. Факторы, определяющие динамику численности тетеревиных птиц / Ю. Н. Киселев // Тр. Окского гос. заповедника, 1978. — Вып.14. — С. 50—122.
229. Киселев, Ю. Н. О некоторых факторах динамики численности тетеревиных птиц / Ю. Н. Киселев // Русский орнитологический журнал, 2011. — Т. 20 — Экспресс вып. 664. — С. 1174—1175.
230. Кищинский, А. А. К биологии некоторых горных птиц Колымского хребта / А. А. Кищинский // Орнитология, 1965. — № 7. — С. 217—223.
231. Кищинский, А. А. Птицы Колымского нагорья / А. А. Кищинский. — М., 1968а. — 188 с.
232. Кищинский, А. А. Распространение и экологические особенности популяций белой и тундряной куропаток в Северо-Восточной Сибири / А. А. Кищинский // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968б. — С. 39—41.
233. Кищинский, А. А. К экологии белой куропатки на Новосибирских островах / А. А. Кищинский // Орнитология. — М., 1974. — Вып.11. — С. 198—205.
234. Кищинский, А. А. Птицы Корякского нагорья / А. А. Кищинский — М.: Наука, 1980. — 336 с.
235. Кищинский, А. А. Север Дальнего Востока / А. А. Кищинский // Тетеревиные птицы. — М., 1975. — С. 136—156.
236. Кищинский, А. А. Горностай (Север Дальнего Востока) / А. А. Кищинский // Колонок, горностай, выдра. — М.: Наука, 1977. — С. 141—146.
237. Ключев, А. Г. Экономика охотничьего хозяйства / А. Г. Ключев, Ю. Е. Вашукевич, Г. И. Сухомиров — Иркутск: Дом печати, 2007. — 560 с.
238. Ковшарь, А. Ф. Особенности размножения птиц в субвысокогорье. На материале *Passeriformes* в Тянь-Шане / А. Ф. Ковшарь. — Алма-Ата, 1981. — 259 с.
239. Козлова, Е. В. Птицы высокогорного Хангая / Е. В. Козлова // Труды Монгольской комиссии. — Л., 1932. — № 3. — С 1—93.

240. Кокорина, И. П. Опыт использования геоинформационных технологий при картографическом отображении численности и распределения глухаря на Западно-Сибирской равнине / И. П. Кокорина, Ю. С. Равкин // Вест. Томского гос. университета, 2010. — № 4 (12). — С. 57—58.
241. Колосов, А. М. Биология промыслово-охотничьих птиц СССР / А. М. Колосов, Н. П. Лавров, А. В. Михеев. — М.: Высш. шк., 1983. — 311 с.
242. Комиссаров, М. А. Состояние охотничьих ресурсов в в Российской Федерации в 2008-2010 гг. Информационно-аналитические материалы / М.А. Комиссаров // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсосведение, рациональное использование). — М.: Физическая культура, 2011. — Вып. 9. — С. 181—186.
243. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Сибири / И. Ю. Коропачинский. — Новосибирск: Наука, 1983. — 296 с.
244. Коропачинский, И. Ю. Древесные растения Азиатской России / И. Ю. Коропачинский, Т. Н. Встовская. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. — 707 с.
245. Коржуев, С. С. Рельеф и геологическое строение / С. С. Коржуев // Якутия. — М.: Изд-во Наука, 1965. — С. 29—114.
246. Коренберг, Э. И. Основные черты воздействия концентрированных рубок на птиц европейских таежных лесов / Э.И. Коренберг // Зоол. журн., 1964. —Т. 43. — Вып. 5. — С. 735—743.
247. Коренберг, Э. И. Оценка численности тетеревиных птиц путем регистрации встреч / Э. И. Коренберг, В. И. Кузнецов // Орнитология, 1963. — Вып.6. — С. 387—393.
248. Коренберг, Э. И. О необходимости охраны дикуши в связи с новыми перспективами хозяйственного освоения бассейна Амура / Э. И. Коренберг, В.В Брунов // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев, 1977. — Ч. 2. — С. 220—221.

249. Косыгин, Г. М. Особенности зимнего питания тетерева и ворона в Ленском районе Якутии / Г. М. Косыгин // Орнитология, 1962. — Вып. 5. — С. 147—148.
250. Кочан, Т. И. Микрометод ускоренного определения питательной ценности кормов в ЭКЕ / Т. И. Кочан // Физиология и биохимия питания жвачных животных : Труды Коми филиала АН СССР. — Сыктывкар, 1982. — № 55. — С. 91—96.
251. Красная книга Якутской АССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1987. — 248 с.
252. Красная книга Якутской АССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1987. — 100 с.
253. Красная книга Республики Саха (Якутия). Т.1. : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. — Якутск: НИПК «Сахаполиграфиздат», 2000. — 256 с.
254. Красная книга Республики Саха (Якутия). Т.2 : Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных (насекомые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы и млекопитающие) — Якутск: ГУП «Сахаполиграфиздат», 2003. — 208 с.
255. Красная книга Российской Федерации. — М.: АСТ Астрель, 2001. — 868 с.
256. Кречмар, А. В. Птицы западного Таймыра / А. В. Кречмар // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1966. — Т. 39. — С. 185—312.
257. Кречмар, А. В. Особенности экологических адаптаций некоторых видов птиц к условиям севера и пути исследования в этом направлении / А. В. Кречмар // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Материалы V Всероссийского симпозиума «Биологические проблемы Севера», 1972 г. — Магадан — Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР, 1974. — С. 103—107.

258. Кречмар, А. В. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР / А. В. Кречмар, А. В. Андреев, А. Я. Кондратьев — М.: Наука, 1978. — 194 с.
259. Кречмар, А. В. Птицы Северных равнин / А. В. Кречмар, А. В. Андреев, А. Я. Кондратьев. — Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1991. — С. 228.
260. Кривенко, В. Г. Прогноз изменений климата Евразии с позиций концепции его климатической динамики / В.Г. Кривенко // Всемирная конференция по изменению климата : Тезисы докладов. — Москва, 2003. — С. 514.
261. Кривошеев, В. Г. Новые материалы по авифауне бассейна Яны / В. Г. Кривошеев // Орнитология, 1960. — Вып. 3. — С. 98—105.
262. Куваев, В. Б. Растительность Восточного Верхоянья / В. Б. Куваев // Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — Вып. 2. — С. 133—186.
263. Куваев, В. Б. Закономерности в распределении растительного покрова Западного Верхоянья / В.Б. Куваев // Проблема ботаники, 1960. — Т. 5. — С. 72—84.
264. Куваев, В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария / В. Б. Куваев. — М.: Наука, 1985. — 77 с.
265. Кузнецов, Б. А. Дичеразведение / Б. А. Кузнецов. — Искусственное разведение пернатой дичи. — М., 1972. — 230 с.
266. Кузьмин, И. Ф. Авиация в охотничьем хозяйстве / И. Ф. Кузьмин, Г. В. Хакин, Н. Г. Челинцев. — М.: Лесная промышленность, 1984 — 128 с.
267. Кузьмина, М. А. Тетеревиные и фазановые птицы СССР / М. А. Кузьмина. — Алма—Ата, 1977. — 295 с.
268. Кузьмина, М. А. Сравнительная характеристика питания тетеревиных и фазановых в СССР / М. А. Кузьмина // Тр. Инст. зоол. Каз. ССР, 1968. —Т.29. — С. 76—152.

269. Кузякин, В. А. Охотничья таксация / В. А. Кузякин. — М.: Лесная пром-сть, 1979. — 200 с.
270. Курхинен, Ю. П. Млекопитающие и тетеревиные птицы Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем: автореф. дис... докт. биол. наук: 03.00.08, 03.00.16 / Курхинен Юрий Павлович. — Петрозаводск, 2001. — 38 с.
271. Лабутин, Ю. В. Материалы по экологии ястреба-тетеревятника в Якутии / Ю. В. Лабутин // Научные сообщения. — Вып. 5 (Биология). — Якутск: Якут. кн. изд-во, 1961 — С. 87 — 94.
272. Лабутин, Ю. В. К экологии некоторых хищных птиц Центральной Якутии (Сообщение 1) / Ю. В. Лабутин, Н. Г. Соломонов, Г. П. Ларионов, А. Е. Пшенников // Уч. зап. ЯГУ. — Вып.15. — Якутск: Якут. кн. изд-во, 1965. — С. 65—79.
273. Лабутин, Ю. В. Питание и трофические связи беркута в межхребтовой депрессии бассейна Яны / Ю. В. Лабутин // Ученые записки Якут. гос. ун-та. — Вып. XX. — Якутск, 1971. — С. 94—100.
274. Лабутин, Ю. В. Особенности пространственной и трофических отношений в некоторых популяциях хищных птиц и птиц северо-востока Якутии / Ю. В. Лабутин // Биологические проблемы Севера : Тез. докл. VI симп. — Якутск, 1974. — Вып. 1. — С. 133—138.
275. Лабутин, Ю. В. Хищные птицы долины среднего течения р. Кенкеме / Ю. В. Лабутин // Зоогеографические и экологические исследования животных Якутии : Сборник научных трудов. — Якутск : Изд-во Якутского госуниверситета, 1992. — С. 43—48.
276. Лабутин, Ю. В. Птицы околородных ландшафтов долины нижней Лены / Ю. В. Лабутин, Н. И. Гермогенов, В. И. Поздняков. — Новосибирск : Наука. Сиб. отд., 1988. — 193 с.
277. Лабутин, Ю. В. Случаи гибели в популяциях куликов северной Якутии на весеннем пролете / Ю. В. Лабутин, А.Г. Дегтярев, С.А. Ермолаев // Орнитология. — 1996. — Вып. 21. — С. 163—165.

278. Лабутин, Ю. В. Характеристика трофических связей ворона Центральной Якутии в гнездовой период / Ю. В. Лабутин, Г. К. Конечных // Охрана природы Якутии : Мат-лы V респ. совещ. по охране природы Якутии. — Иркутск : Восточно-сибирское кн. изд-во, 1971. — С. 218—223.
279. Лабутин, Ю. В. О возможности применения авиаучета для оценки численности тетеревиных птиц в таежной полосе Якутии / Ю. В. Лабутин, М. В. Попов // Методы учета численности промысловых животных Якутии. — Якутск : Якутское кн. изд-во, 1970. — С. 79—84.
280. Лабутин, Ю. В. Стратегия питания животных в экстремальных условиях Севера (Якутия) / Ю. В. Лабутин, А. Е. Пшенников // Наземные позвоночные экосистем Севера (Якутия). — Якутск, 1992. — С. 7—18.
281. Лабутин, Ю. В. Трофические связи каменного глухаря в Якутии : характер зимнего питания и влияние птиц на формирование древостоев / Ю. В. Лабутин, А. Е. Пшенников // Экология. — 1993. — № 4. — С. 71—76.
282. Лабутин, Ю. В. Кречет *Falco rusticolus* в Якутии : распространение, гнездовые области, особенности питания / Ю. В. Лабутин, Х. Еллис // Зоологический журнал. — 2006. — Т. 85. — № 11. — С. 1354—1361.
283. Ларин, Б. А. Влияние концентрированных (интенсивных) рубок леса на продуктивность охотничьих угодий / Б. А. Ларин // Тр. ВНИО, 1955. — Т. 14. — С. 137—144.
284. Ларионов, Г. П. К экологии тетерева Центральной Якутии / Г. П. Ларионов // Ученые записки Якутского гос. ун-та. — Якутск, 1962. — Вып. 12 — С. 126—130.
285. Ларионов, Г. П. К биологии каменного глухаря и рябчика в Центральной Якутии / Г. П. Ларионов // Ученые записки Якутского гос. ун-та. — Якутск, 1964. — Вып. 15. — С. 91—96.
286. Ларионов, Г. П. Фауна и экология зимующих птиц Лено-Виллюйского междуречья / Г. П. Ларионов, Н. И. Гермогенов, Б. И. Сидоров // Фауна и экология наземных позвоночных таежной Якутии. — Якутск : Якут. гос. ун-т, 1980. — С. 85—141.

287. Ларионов, Г. П. Птицы Лено-Амгинского междуречья / Г. П. Ларионов, В. Г. Дегтярев, А. Г. Ларионов // Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1991. — 189 с.
288. Ларионов, П. Д. Материалы по питанию и размножению восточносибирского перепелятника (*Accipiter nisus nisosimilis tickell*) и якутского сокола (*Falco peregrinus Kleinschmidti Dem.*) / П. Д. Ларионов // Ученые записки Якут. гос. ун-та — Якутск, 1957. — Вып. 1. — С. 120—132.
289. Лесные пожары в Якутии и их влияние на природу леса. — Новосибирск : Наука, 1979 — 225 с.
290. Литвинов, Н. И. Экология : учебное пособие / Н. И. Литвинов. — Иркутск : ИГСХА, 1997. — 224 с.
291. Литун, В. П. Предварительные итоги изучения ресурсов куриных птиц Сибири и Дальнего Востока / В. П. Литун, В. Н. Сметанин, В. Н. Пименов, Г. Н. Кельберг, Н. А. Телепнев, В. Л. Валдайских, В. П. Ковезин // Мат-лы X Всесоюзн. орнит. конф. — Минск : Навука і тэхшиг, 1991. — С. 36—37.
292. Лобачев, С. В. Естественные корма тетерева-косача / С. В. Лобачев, Ф. А. Щербаков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1933. — Т. 42 — Вып. 1 — С. 42—61.
293. Лобачев, С. В. Естественные корма тетерева-косача / С. В. Лобачев, Ф. А. Щербаков // Зоологический журнал, 1936. — Т. 40. — № 2. — С. 307—320.
294. Логминас, В.В. Распространение, экология и перспективы увеличения численности важнейших видов куриных птиц в Литовской ССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.02.04 / Логминас В.В. — Вильнюс, 1962. — 16 с.
295. Лыхмус, А. О питании беркута *Aquila chrysaetos* в Эстонии / А. Лыхмус, О. Рандер // Русский орнит. журн., 2012. — Т. 21. — Экспресс-выпуск 749. — С. 882—883.
296. Лэк, Д. Численность животных и ее регуляция в природе / Д. Дэк. — М : Изд-во иностранной литературы, 1957. — 404 с.

297. Маак, Р. К. Вилуйский округ Якутской области / Р. К. Маак. — СПб, 1886. — Т. 2. — 360 с.
298. Максимов, А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин / А. А. Максимов. — Новосибирск : Наука, 1974. — 260 с.
299. Максимов, А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз / А. А. Максимов. — Новосибирск : Наука, 1984. — 249 с.
300. Максимов, Г. Н. Родная Якутия: природа, люди, природопользование / Г. Н. Максимов. — Якутск : Бичик, 2003. — 168 с.
301. Мальчевский, А. С. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий / А. С. Мальчевский, Ю. Б. Пукинский // — Л. : Изд-во ЛГУ, 1983. — Т. 1. — 480 с.
302. Манько, Ю. И. Ель аянская / Ю. И. Манько. — Л. : Наука, 1987. — 280 с.
303. Меженный, А. А. Влияние каменного глухаря на архитектуру кроны лиственницы / А. А. Меженный // Ботанический журнал, 1957. — Т. 42. — № 1. — С. 84—85.
304. Межнев, А. П. Глухари, тетерев, рябчик / А. П. Межнев // Состояние ресурсов охотничьих животных в Российской Федерации в 2000—2003 гг. — М., 2004. — С. 168—189.
305. Межнев, А. П. Состояние ресурсов зимующих куриных птиц России: продолжение мониторинга / А. П. Межнев // Орнитологические исследования в Северной Евразии: Мат-лы XII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. — Ставрополь : Изд-во СГУ, 2006. — С. 345—346
306. Межнев, А. П. Обыкновенный глухарь (*Tetrao urogallus* L., 1758), каменный глухарь (*T. parvirostris*, Midd., 1851), тетерев (*Lururis tetrix* L., 1758), рябчик (*Bonasa bonasa* L., 1758) / А. П. Межнев, Е. А. Сиголаева // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). — М. : Изд-во ФГУ Центрохотконтроль, 2007. — Вып. 8. — С. 146—155.

307. Мензбир, М. А. Охотничьи и промысловые птицы Европейской России и Кавказа / М. А. Мензбир. — М. : Типолит. Т-ва И.Н. Кушнев и К°, 1900 — Т. 1. — 478 с.
308. Методические указания по осеннему маршрутному учету численности боровой и полевой дичи. — М. : Главное управление охот. хоз-ва и заповедников, 1980. — 20 с.
309. Методические рекомендации по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в России (с алгоритмами расчета численности). — М., 2009. — 46 с.
310. Мерзленко, М. Д. Воздействие фактора беспокойства на лесных птиц / М. Д. Мерзленко // Лесное хоз-во, 1981. — № 7. — С. 53—55.
311. Минеев, Ю. Н. Птицы Малоземельской тундры и дельты Печоры / Ю. Н. Минеев, О. Ю. Минеев — СПб. : Наука, 2009. — 263 с.
312. Миддендорф, А. Ф. Путешествие на Север и Восток Сибири / А. Ф. Миддендорф // Север и Восток Сибири в естественно-историческом отношении. — СПб., 1869. — Ч. 1. — 192 с.
313. Михеев, А. В. Белая куропатка / А. В. Михеев — М., 1948. — 178 с.
314. Михеев, А. В. Род белые куропатки / А. В. Михеев // Птицы Советского Союза. — М. : Советская наука, 1952. — Т. 4. — С. 10—83.
315. Михеев, А. В. Роль факторов среды в формировании сезонных миграций птиц Восточной Палеарктики / А. В. Михеев // Материалы по фауне и экологии животных : Ученые записки Московского гос. пед. института им. Ленина. — М., 1964. — С. 7—78.
316. Михель, Н. М. Материалы по птицам Индигирского края / Н. М. Михель — Л. : Изд. ГУСМП, 1935. — 95 с.
317. Мишин, И. П. К биологии тетеревиных птиц в Сахалине / И. П. Мишин // Орнитология, 1960. — № 3. — С. 251—258.
318. Млекопитающие Советского Союза. Морские коровы и хищные. — Т. 2 (1). — М. : Высшая школа, 1967. — 1004 с.

319. Мордосов, И. И. Бурый медведь. Якутия / И. И. Мордосов // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. — М. : Наука, 1993. — 519 с.
320. Мордосов, И. И. Млекопитающие таежной части Западной Якутии / И. И. Мордосов. — Якутск : ЯНЦ СО РАН, 1997 — 220 с.
321. Мордосов, И. И. Промысловые животные Якутии (фауна, способы и орудия промысла, народные традиции и поверья) : учебное пособие / И. И. Мордосов. — Якутск : Изд-во Якутского ун-та, 1999. — 132 с.
322. Мордосова, Н. И. Экология и биоэнергетика некоторых зимующих видов птиц Якутии : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Мордосова Надежда Иннокентьевна. — Якутск, 2009. — 18 с.
323. Морозов, В. В. Экологические основы и пути расселения кречета *Falco rusticolus* в тундрах европейской части России / В. В. Морозов // Русский орнитологический журнал, 2000. — Экспресс-выпуск 95. — С. 3 —11.
324. Морозкин, А. И. Особенности экологии размножения глухаря (*Tetrao urogallus* L.) в Волжско-Камском заповеднике / А. И. Морозкин // Экология гнездования птиц и методы её изучения. — Самарканд, 1979. — С.143—245.
325. Назаров, А. А. Хронологические изменения численности лесных тетеревиных птиц в 1971—1985 гг. / А. А. Назаров, А. А. Наумов // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. — М., 1988. — С. 90—100.
326. Назаров, А. А. О миграции белой куропатки в Ямало-Ненецком нац. округе / А. А. Назаров, О. Н. Шубникова // Бюлл. МОИП. Сер. биол., 1971. — Т. 76. — Вып. 6. — С. 22—30.
327. Назаров, А. А. Северная тайга / А. А. Назаров, О. Н. Шубникова // Тетеревиные птицы. Размещение запасов, экология, использование и охрана. — М., 1975. — С. 31—40.
328. Назаров, А. А. Многолетние изменения численности белой куропатки в РСФСР / А. А. Назаров, О. Н. Шубникова // Птицы Сибири : Тез. докл. 2-й Сибирской орнитол. конф. — Горно-Алтайск, 1983.

329. Назаров, А. А. Изменение численности лесных тетеревиных птиц Сибири в 1971—1985 гг. / А. А. Назаров, А. А. Наумов, И. Г. Лысенко, А. В. Молочаев // Ресурсы животного мира Сибири. — Новосибирск : Наука, 1990. — С. 80—82.
330. Наумов, С. П. Общие особенности динамики численности зайца—беляка в Якутии / С. П. Наумов // Материалы к познанию причин динамики численности зайца—беляка в Якутии: Ученые записки Московского гос. пединститута им. В. И. Ленина — Т. ХСVI. — Вып. 6. — М. : Изд-во МГПИ, 1958. — С. 5—21.
331. Наумов, С. П. Экология животных / С. П. Наумов. — М. : Высшая школа, 1963. — 618 с.
332. Научно-прикладной справочник по климату СССР. — Л. : Гидрометеиздат, 1989. — Серия 3. — Ч. 1—6. — Вып. 24. — ЯАССР. — Кн. 1. — 484 с.
333. Находкин, Н. А. Эколого-физиологические аспекты адаптации зимующих воробьиных птиц Центральной Якутии : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 / Находкин Николай Александрович — М., 1988. — 20 с.
334. Немцев, В. В. Разведение тетеревиных птиц в вольерах / В. В. Немцев, В. В. Криницкий, Е. К. Семенова // Тр. Дарвинского гос. заповедника — М., 1973. — Вып. 11. — С. 187—248.
335. Нечаев, В. А. Особенности питания рябчика в широколиственных лесах Приморья и Нижнего Приамурья / В. А. Нечаев // Ресурсы тетеревиных птиц Якутии в СССР. — М., 1968 — С. 55—57.
336. Нечаев, В. А. О питании рябчика в Приморье / В. А. Нечаев. // Актуальные проблемы экологии и зоокультуры. — М., 1995. — С. 23—29.
337. Нечаев В. А. Птицы острова Сахалин / В. А. Нечаев. — Владивосток : БПИ ДВО РАН, 1991. — 746 с.

338. Николин, Е. Г. Флора и растительный покров Центрального Верхоянья : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.01 / Николин Евгений Георгиевич. — Новосибирск, 1981. — 15 с.
339. Николин, Е. Г. Растительность, млекопитающие и птицы горной тундры Центрального Верхоянья / Е. Г. Николин, Ю. С. Луковцев, Ф. Г. Яковлев, И. М. Охлопков, З. З. Борисов // Всесоюзное совещание: Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. — Сыктывкар, 1989. — С. 151—152.
340. Николин, Е. Г. Конспект флоры Верхоянского хребта / Е. Г. Николин. — Новосибирск : Наука, 2013. — 248 с.
341. Никульцев, А. П. Влияние некоторых факторов внешней среды на численность тетерева / А. П. Никульцев // Тр. ВНИИ животного сырья и пушнины, 1963. — Вып. 20. — С. 134—156.
342. Никульцев, А. П. Экология и перспективы охотхозяйственного освоения тетерева в СССР : автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.08./ Никульцев А. П. — Свердловск, 1968 — 34 с.
343. Новиков, Г. А. Промыслово-охотничья фауна северо-западного Забайкалья / Г. А. Новиков // Тр. Совета по изучению производительных сил АН СССР. Сер. Вост. Сиб. — М., 1941. — Вып. 4. — С. 187—263.
344. Новиков, Г. А. Материалы по питанию лесных птиц Кольского п-ва / Г. А. Новиков // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, 1952. — Т. 9. — В. 4. — С. 1155—1198.
345. Новиков, Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г. А. Новиков. — М., 1953. — 602 с.
346. Новиков, Г. А. Адаптивные особенности экологии и поведения лесных зверей и птиц в зимних условия обитания / Г. А. Новиков // Тр. Петергофский биол. ин-та. — Л., 1970. — Т. 20. — С. 134—154.
347. Новиков, Г. А. Теоретические основы и методы изучения питания и трофических связей млекопитающих и птиц / Г. А. Новиков // Биоценотические отношения организмов. — Л., 1976. — С. 45—65.

348. Обручев, С. В. Геология и полезные ископаемые Колымско-Индигирского района / С. В. Обручев // Тр. Совета по изучению производит. сил. АН СССР, 1933. — Вып.2.
349. Огнев, С. И. Зоология позвоночных / С. И. Огнев. — Изд. 4-е дополненное и переработанное. — М : Гос. изд-во «Советская наука, 1945. — 519 с.
350. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум. — М. : Мир, 1975. — 743 с.
351. Олигер, И. М. Паразитофауна тетеревиных птиц лесной зоны Европейской части РСФСР / И. М. Олигер // Зоол. журн., 1957. — Т. XXVI. — Вып. 4. — С. 493—503.
352. Олигер, И. М. Материалы по питанию тетеревиных птиц лесной зоны европейской части РСФСР / И. М. Олигер // Тр. Дарвинского гос. заповедника. — М., 1973. — Вып. 9. — С. 151—157.
353. Орлов, С. И. О биологии северной куропатки / С. И. Орлов // Охотник и рыбак Сибири. — Новосибирск, 1930. — № 4. — С. 47—48.
354. Осмоловская, В. И. Экология хищных птиц полуостровов Ямал / В. И. Осмоловская // Тр. ин-та геогр. АН СССР. — М., 1948. — Вып. 41. — С. 5—77.
355. Осмоловская, В. И. Распределение и численность белой куропатки в лесной полосе европейской части Союза / В. И. Осмоловская // Бюлл. МОИП. — Отд. биологии, 1970. — Т.LXXV (I). — С. 117—122.
356. Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. — Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1987. — 156 с.
357. Островский, А. И. Численность и распределение тетеревиных в Карпатах / А. И. Островский // Орнитология в СССР, 1969. — Кн. 2. — С. 474—476.
358. Островский, А. И. Факторы, влияющие на численность глухарей Украинских Карпат / А. И. Островский // Материалы 6-й Всесоюз, орнитол. конф. — М., 1974. — С. 288—289.

359. Павлов, Б. А. О размножении белой куропатки на Западном Таймыре / Б. А. Павлов // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968. — С. 61—62.
360. Павлов, Б. А. О динамике численности куропаток в северной лесотундре Западного Таймыра / Б. А. Павлов // Орнитология в СССР : Мат-лы V Всесоюз. орнит. конф. — Ашхабад, 1969. — Кн.2. — С. 480—482.
361. Павлов, Б. А. О питании белой и тундряной куропаток на Таймыре в снежный период / Б. А. Павлов // Проблемы охотничьего хоз-ва Красноярского края. — Красноярск, 1971. — С. 112—114.
362. Павлов, Б. А. Белая и тундряная куропатки Таймыра : автореф. дис... канд. биол. наук : 03.00.08 / Павлов Б.А. — М., 1974. — 22 с.
363. Павлов, Б. А. О питании белой и тундряной куропаток на Таймыре в снежный период / Б. А. Павлов // Проблемы охотничьего хоз-ва Красноярского края. — Красноярск, 1974. — С. 112—115.
364. Павлов, Б. А. Таймырский полуостров / Б. А. Павлов // Тетеревиные птицы. — М., 1975. — С. 17—26.
365. Павлов, Б. А. Охотничье промысловое хозяйство / Б. А. Павлов, Л. А. Колпашиков // Система ведения агропромышленного производства на Енисейском Севере. — Новосибирск, 1990. — С. 128—150.
366. Павлов, Е. И. Птицы и звери Читинской области / Е. И. Павлов. — Чита, 1948. — 115 с.
367. Павловский, Е. Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии / Е. Н. Павловский. — М.Л. : Изд-во АН СССР, 1961. — С. 424.
368. Пажетнов, В. С. Бурый медведь / В. С. Пажетнов. — М.: Агропромиздат, 1990. — 215 с.
369. Паевский, В. А. Ежегодная смертность птиц / В. А. Паевский // Материалы VI Всесоюз. орнит. конф. — М. : Московский ун-т, 1974. — Ч. 2. — С. 98—99.
370. Панов, Е. Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц / Е. Н. Панов. — М. : Наука, 1989. — С. 512.

371. Панов, Г. М. Состояние численности тетерева и причины ее изменений на севере Житомирской области / Г. М. Панов, И. С. Легенда, А. М. Полуда, О. В. Дудкин // Беркут, 2002. — 11. — № 2. — С 173—180.
372. Перфильев, В. И. Белая куропатка и её промысел на севере Якутии / В. И. Перфильев // Любите и охраняйте природу Якутии: Мат-лы IV Республиканского совещания по охране природы Якутии. — Якутск, 1967. — С. 254—258.
373. Перфильев, В. И. Учет численности белой куропатки с самолета на севере Якутии / В. И. Перфильев // Методы учета численности промысловых животных Якутии. — Якутск, 1970а. — С. 84—90.
374. Перфильев, В. И. Белая куропатка в Якутии и её использование / В. И. Перфильев // Вопросы производственного охотоведения Сибири и Дальнего Востока. — Иркутск, 1970б. — С. 159—164.
375. Перфильев, В. И. Материалы по питанию хищных птиц тундры северо-восточной Якутии / В. И. Перфильев // Охрана природы Якутии : Мат-лы V Респ. совещ. по охране природы Якутии. — Иркутск: Восточно-сибирское кн. изд-во, 1971. — С. 209—217.
376. Перфильев, В. И. Тетеревиные птицы: Размещение запасов, экология, использование и охрана / В. И. Перфильев // Якутия. — М., 1975. — С. 113—136.
377. Перфильев, В. И. К вопросу о питании крупных хищных птиц Средней Колымы / В. И. Перфильев // Природные ресурсы Якутии, их использование и охрана. — Якутск: Якут. кн. изд-во, 1976. — С. 57—61.
378. Перфильева, В. И. Растительный покров тундровой зоны Якутии / В. И. Перфильева, Л. В. Тетерина, Н. С. Карпов. — Якутск : ЯНЦ СО АН СССР, 1991. — 194 с.
379. Пикколл, Д. Пестициды и размножение птиц / Д. Пикколл // Птицы: пер. с англ. — М. : Мир, 1983 — С. 279—286.
380. Пиминов, В. Н. О результатах размножения белой куропатки на Южном Ямале / В. Н. Пиминов // Экология гнездования птиц и методы её

- изучения: Тез. докл. Всесоюзн. конф. молодых ученых. — Самарканд, 1979. — С. 163—164.
381. Пиминов, В. Н. Миграции белой куропатки / В. Н. Пиминов // Охота и охот. хоз-во, 1986. — № 10. — С. 15—16.
382. Пиминов, В. Н. Особенности поведения белой (*L. lagopus*) и тундряной (*L. mutus*) куропаток в зимний период / В. Н. Пиминов // Поведение охотничьих животных. — Киров, 1988. — С. 66—74.
383. Пиминов, В. Н. Пространственная дифференциация полов у белых куропаток / В. Н. Пиминов // Экология и ресурсы охотничье-промысловых птиц. — Киров, 1989. — С. 60—69.
384. Пиминов, В. Н. Белая куропатка / В. Н. Пиминов // Охота и охот. хоз-во, 1991. — № 3. — С. 12—15.
385. Плешак, Т. В. Динамика численности и биотопическое размещение белой куропатки в северной тайге / Т. В. Плешак, В. И. Корепанов // Биологические проблемы Севера : Тезисы X Всесоюзного симпозиума. — Ч. 2. — Животный мир. — Магадан, 1983. — С. 42—43.
386. Поздняков, В. И. О цикличности пиков численности леммингов в дельте р. Лена: синтез разрозненных связей / В. И. Поздняков // Инф. Бюлл. Межд. банка данных по условиям размножения, 2004. — № 6. — С. 42—45.
387. Поздняков, Л. К. Леса верхнего течения Яны / Л. К. Поздняков // Материалы о лесах Якутии. — М. : Изд-во АН СССР, 1961. — 148 с.
388. Поздняков, Л. К. Даурская лиственница / Л. К. Поздняков. — М. : Наука, 1975. — 312 с.
389. Попов, М. В. Кормовые условия и их значение для динамики численности / М. В. Попов // Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии; под ред. С. П. Наумова. — М. : Изд-во АН СССР, 1960 — С. 69—107.
390. Портенко, Л. А. Фауна Анадырского края. Птицы; Ч.2. / Л. А. Портенко. — М.; Л., 1939. — Вып. 6. — 198 с.

391. Постановление Правительства Российской Федерации от 10 января 2009 г. № 18. Правила добывания объектов животного мира, отнесенных к объектам охоты.
392. Постников, С. Н. Поддержание энергетического баланса у некоторых воробьиных птиц при низких температурах / С. Н. Постников // Экологическая оценка энергетического баланса животных. — Свердловск : УНЦ АН СССР, 1980. — С. 80—126.
393. Потапов, Р. Л. Токование азиатской дикуши (*Falkeipennis falkeipennis*) / Р. Л. Потапов // Зоологический журнал, 1969. — Т. 48. — № 6. — С. 864—870.
394. Потапов, Р. Л. Адаптации семейства Tetraonidae к зимнему сезону / Р. Л. Потапов // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР, 1974. — Т. 55. — С. 207—251.
395. Потапов, Р. Л. Особенности токового поведения глухаря, *Tetrao urogallus obsoletus* Snigir., в северной Карелии / Р. Л. Потапов // Тр. Канделакш. Госзаповедника. — Мурманск, 1975. — Вып. 9. — С. 159—170.
396. Потапов, Р. Л. Биоэнергетика тетеревиных птиц (Tetraonidae) в зимний период / Р. Л. Потапов // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе : Труды зоологического института АН СССР. — Ленинград: Зоологический институт АН СССР, 1982. — Т.113. — С. 57—67.
397. Потапов, Р. Л. Дикуша / Р. Л. Потапов // Красная книга СССР. Редкие, находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. — М. : Лесная промышленность, 1984. — Т. I. — Изд. 2. — С. 134.
398. Потапов, Р. Л. Отряд курообразные (Galliformes). Семейство тетеревиные (Tetraonidae) / Р. Л. Потапов // Фауна СССР; Птицы; Н.С. — Л. : Наука, 1985. — № 133. — Т. III. — Вып. 1. — Ч. 2. — С. 638.
399. Потапов, Р. Л. Отряд курообразные / Р. Л. Потапов // Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. — Л. : Наука, 1987. — С. 7—260.
400. Потапов, Р. Л. О питании тундряной куропатки орешками кедрового стланика / Р. Л. Потапов // Труды зоол. ин-та АН СССР, 1988. — Т. 182.
401. Потапов, Р. Л. Тетеревиные птицы / Р. Л. Потапов. — Л. : Изд-во Ленинградского ун-та, 1990. — 240 с.

402. Потапов, Р.Л. К биоэнергетике тетерева в зимний период / Р. Л. Потапов, А. В. Андреев // Докл. АН СССР, 1973. — Т. 210. — Вып. 2. — С. 499—500.
403. Портенко, Л. А. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч.2. / Л. А. Портенко. — Ленинград: Изд-во Главсевморпути, 1939. — 155 с.
404. Прахов, Н. Н. Основные элементы растительности Верхоянского хребта / Н. Н. Прахов // Тр. ин-та биологии ЯФ СО АН СССР, 1957. — Вып. 3.
405. Прикладной климатический справочник северо-востока СССР. — Магадан, 1960. — 426 с.
406. Приклонский, С. Г. Белая сова / С. Г. Приклонский // Птицы России и сопредельных регионов. Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Собообразные. — М.: Наука, 1993. — С. 258—269.
407. Пукинский, Ю. Б. Филин / Ю. Б. Пукинский // Птицы России и сопредельных регионов. Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Собообразные. — М.: Наука, 1993. — С. 270—289.
408. Пукинский, Ю. Б. Жизнь сов. Серия: Жизнь наших птиц и зверей / Ю. Б. Пукинский. — Вып.1. — Л.: Изд-во Ленингр. Ун-та, 1977. — 240 с.
409. Пукинский, Ю. Б. Дикуша / Ю. Б. Пукинский, А. Никаноров // Охота и охот. хоз-во, 1974. — № 7. — С. 42—43.
410. Пукинский, Ю.Б. О поведении глухарей в период токования / Ю. Б. Пукинский, С. С. Роо // Вестник ЛГУ. Сер. биол., 1966. — Т. 21. — С. 22—28.
411. Пшенников, А. Е. Сепарация в толстом кишечнике каменного глухаря / А. Е. Пшенников // Зоологический журнал, 1991. — Т. 70. — Вып. 11. — С. 77—85.
412. Пшенников, А. Е. Копрофагия у зайца-беляка (*Lepus timidus*) в Центральной Якутии / А. Е. Пшенников, З. З. Борисов, И. С. Васильев // Зоологический журнал, 1988. — Т. 67. — Вып. 9. — С. 1357—1362.

413. Пшенников, А. Е. Некоторые аспекты копрофагии у северной пищухи в Якутии / А. Е. Пшенников, И. И. Корякин, Д. Ю. Гнутов // V съезд Всесоюзного териол. о-ва АН СССР. — М., 1990. — Ч. 2. — С. 31—32.
414. Равкин, Ю. С. Опыт картографирования зимнего населения птиц Северо-Восточного Алтая / Ю. С. Равкин // Вопросы зоологической картографии. — М., 1963. — С. 129—130.
415. Равкин, Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов / Ю. С. Равкин // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. — Новосибирск: Наука, 1967. — С. 66—75.
416. Равкин, Ю. С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь) / Ю. С. Равкин. — Новосибирск: Наука, 1984. — 264 с.
417. Равкин, Ю. С. Предпромысловая численность и распределение глухаря и рябчика на Западно-Сибирской равнине / Ю. С. Равкин, Л. Г. Вартапетов, К. В. Торопов, С. М. Цыбулин и [др.] // Сиб. экол. журн., 2004. — № 4. — С. 563—566.
418. Равкин, Ю. С. Картографическое отображение распределения тетерева и рябчика на Западно-Сибирской равнине / Ю. С. Равкин, И. П. Кокорина // Сиб. экол. журн., 2011. — № 4. — С. 527—533.
419. Равкин, Ю. С. Факторная зоогеография / Ю. С. Равкин, С. Г. Ливанов. — Новосибирск: Наука, 2008. — 205 с.
420. Разведение редких видов птиц / В. Е.Флинт и [др.]. — М.: Агропромиздат, 1986. — 206 с.
421. Рашкевич, Н. А. Методика изучения биоценологических связей вида в биоценозе / Н. А. Рашкевич // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. — Вильнюс: Изд-во «Мокслас», 1977. — Ч.1. — С. 83—94.
422. Ревин, Ю. В. Питание рябчика и белой куропатки на средней Лене и Колыме / Ю. В. Ревин, В. И. Поздняков, В. В. Шугаев // Бюлл. ВНТИ:

- Биол. проблемы Севера. — Якутск: ЯФ СО АН СССР, март 1978. — С. 18—20.
423. Ревин, Ю. В. Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья / Ю. В. Ревин, В. М. Сафронов, Я. Л. Вольперт, А. Л. Попов. — Новосибирск: Наука. Сиб. Отд-ние, 1988. — 200 с.
424. Ревин, Ю. В. Млекопитающие Южной Якутии / Ю. В. Ревин. — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1989. — С. 60—73.
425. Результаты зимних учетов птиц России и сопредельных регионов. Выпуски 21 — 26. — М., 2007 — 2012 гг.
426. Реймерс, Н. Ф. О некоторых особенностях количественного учета птиц и мелких млекопитающих в условиях горной тайги юга Средней Сибири / Н. Ф. Реймерс // Зоологический журнал, 1958. — Т. 37. — Вып. 8. — С. 1214—1222.
427. Реймерс, Н. Ф. Природопользование / Н. Ф. Реймерс. — М.: Мысль, 1990. — 637 с.
428. Ресурсы охотничьих птиц Красноярского края (2002—2003 гг.) / А.Л. Савченко, В.И. Емельянов, Н.В. Карпова [и др.]. — Краснояр. гос. ун-т. — Красноярск, 2003. — 326 с.
429. Рихтер, Г. Д. Роль снежного покрова в физико-географическом процессе / Г. Д. Рихтер // Тр. Ин-та географии АН СССР. — М.—Л., 1948. — Вып. 41. — С.5—169.
430. Рогачёва, Э. В. Экологические особенности питания тетеревиных птиц в туруханской средней тайге / Э. В. Рогачёва, Е. Е. Сыроечковский // Биологические ресурсы, биоценозы и промысловое хозяйство туруханской тайги. — М., 1977. — С. 163 — 171.
431. Рогачёва, Э. В. Птицы Эвенкии и сопредельных территорий / Э. В. Рогачёва, Е. Е. Сыроечковский, О. А. Черников. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008 — 754 с.
432. Родионов, М. А. Особенности биологии куриных птиц в Ленинградской области / М. А. Родионов // Тр. Проблемных и тематических

- совещаний ЗИН. — Вып. 9.: Первая Всесоюзная орнитологическая конференция (Ленинград, 20—24 января 1956). — Ленинград: Изд-во АН СССР, 1960. — С. 250—259.
433. Родионов, М. А. Материалы по биологии глухаря (*Tetrao urogallus* L.) в Ленинградской области / М. А. Родионов // Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А.И. Герцена, 1963. — Т. 230. — Вып. 9. — С. 103—137.
434. Розанов, С. И. Общая экология: учебник для ВУЗов. 3-е изд. — СПб: Изд-во «Лань», 2003. — 288 с.
435. Романов, А. А. О белой куропатке (*Lagopus albus*) Ленско-Хатанского района / А. А. Романов // Тр. Арктич. ин-та. — М.; Л., 1934а. — Т. 2. — С. 45—54.
436. Романов, А. А. Белая куропатка на севере Якутии / А. А. Романов // Тр. Арктич. ин-та, 1934б. — Т. 11. — С. 45—54.
437. Романов, А. А. Обыкновенный глухарь / А. А. Романов. — М.: Наука, 1979. — 143 с.
438. Романов, А. Н. Некоторые черты экологии глухаря в связи с вырубками в северной тайге / А. Н. Романов // Тр. Коми филиала АН СССР, 1960. — № 9. — С. 61—73.
439. Романов, А.Н. Проблема охраны глухариных токов в современных условиях / А. Н. Романов // Мат-лы междунар. совещ. по глухарю. — М.: Россельхозиздат, 1984. — С. 32—39.
440. Романов, А. Н. Глухарь / А. Н. Романов. — М.: ВО «Агропромиздат», 1988. — 192 с.
441. Росляков, Г. Е. К вопросу охраны дикуши в Хабаровском крае / Г. Е. Росляков // Редкие и исчезающие птицы Дальнего Востока. — Владивосток, 1985. — С. 147—148.
442. Российский статистический ежегодник. 2011: Стат. сб. / Росстат. — М., 2011. — 795 с.

443. Рыжиков, К. М. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий. Нематоды и акантоцефалы / К. М. Рыжиков, Н. М. Губанов, Л. М. Толкачева, И. Г. Хохлова. — М.: Наука, 1973. — 204 с.
444. Рыжиков, К. М. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий. Цестоды и трематоды / К. М. Рыжиков, Н. М. Губанов, Л. М. Толкачева, И. Г. Хохлова и [др.]. — М.: Наука, 1974. — 318 с.
445. Рыковский, А. Причины сокращения численности тетеревов / А. Рыковский // Охота и охотничье хоз-во, 1961. — № 4. — С. 19—21.
446. Русаков, О. С. Численность, питание и стаиальное размещение тетеревиных птиц в Ленинградской области / О. С. Русаков // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Северо-Запада СССР. — Л, 1963. — Вып. 2. — С. 164—194.
447. Русаков, О. С. К вопросу о влиянии кишечных гельминтов тетерева на динамику его численности, рост и развитие / О. С. Русаков // Материалы I Всесоюзной орнит. конф. — М.: Моск. ун-т, 1974. — Ч. 2. — С. 292 — 293.
448. Русанов, Б.С. Геоморфология Восточной Якутии /Б. С. Русанов, З. Ф. Бороденкова, В. Ф. Гончаров, О. В. Гриненко, П. А. Лазарев. — Якутск, 1967. — 374 с.
449. Русанов, Я. С. Охота и охрана фауны (Влияние охоты на структуру популяций охотничьих животных) / Я. С. Русанов. — М.: Лесная промышленность, 1973. — 144 с.
450. Рыжиков, К. М. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий (нематоды и акантоцефалы) / К. М. Рыжиков, Н. М. Губанов, Л. М. Толкачева, И. Г. Хохлова и [др.].— М.: Наука, 1973. — С. 204.
451. Рябицев, В. К. Территориальные отношения и динамика населения птиц в Субарктике / В. К. Рябицев. — Екатеринбург: Наука, 1993. — 296 с.
452. Сабанеев, Л. П. Глухой тетерев: Охотничья монография / Л. П. Сабанеев // Природа: Ест. ист. сборник. — М., 1875. — Т. 3. — № 3. — С. 1—32.

453. Сабанеев, Л. П. Тетерев-косач: Охотничья монография / Л. П. Сабанеев. — М., 1876. — 120 с.
454. Сабанеев, Л. П. Охотничьи птицы. Труды по охоте / Л. П. Сабанеев. — М.: Физкультура и спорт, 1989. — 671 с.
455. Саввинов, Д. Д. Почвы Якутии: Проблемы рационального использования почвенных ресурсов, их мелиорация и охрана / Д. Д. Саввинов. — Якутск : Кн. изд-во, 1989. — 152 с.
456. Саввинов, Д. Д. Экология и экономика / Д. Д. Саввинов // Крайний север. Проблемы экологии: Сб. науч. трудов. — М., 1999. — 120 с.
457. Савченко, И. А. Ресурсы тетеревиных птиц (Tetraonidae) Енисейской равнины и прилежащих территорий : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.32 / Савченко Игорь Александрович. — Красноярск, 2005. — 30 с.
458. Савченко, И. А. Влияние механизации и химизации сельского хозяйства на ресурсы тетеревиных птиц Енисейской равнины / И. А. Савченко // Вестник КрасГАУ, 2009а. — № 4. — С. 125—130.
459. Савченко, И. А. Антропогенное воздействия в период токовой активности глухаря (*Tetrao urogallus* L) / И. А. Савченко // Вестник КрасГАУ, 2009б. — № 5. — С. 90—95.
460. Савченко, И. А. Значение гастролитов в жизни тетеревиных птиц Центральной Сибири /И. А. Савченко, А. П. Савченко, Н. А. Кизилова // Вестник КрассГАУ, 2009в. — № 11. — С. 112 — 117.
461. Сдобников, В. М. Взаимоотношения северного оленя с животным миром тундры и леса / В. М. Сдобников // Тр. Аркт. ин-та. — Л., 1935. — Т.24. — С. 5—66.
462. Сдобников, В. М. Сибирская тундряная куропатка (*Lagopus mutus kellogae* Grinn.) на северном пределе своего распространения / В. М. Сдобников // Тр. Аркт. ин-та, 1957. — Т. 205.— С. 63—71.
463. Сдобников, В. М. Материалы по фауне и экологии птиц Ленско-Хатанского края (по сборам и наблюдениям А. А. Романова) / В. М.

Сдобников // Тр. ин-та биол. ЯФ СО АН СССР. — Якутск, 1959. — Вып. 6. — С. 119—143.

464. Севастьянов, Т. Н. Распределение и численность тетеревиных птиц в Севьюдорском лесничестве Коми АССР / Т. Н. Севастьянов // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968. — С.72.

465. Северцов, С. А. Материалы к познанию биологии размножения глухарей и тетеревов в Башкирском заповеднике в 1930—1931гг. методами количественного учета / С. А. Северцов // Зоологический журнал, 1932. — Т. 11. — Вып. 3—4. — С. 140—157.

466. Северцов, С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных / С. А. Северцов. — М., 1941. — 316 с.

467. Седалищев, В. Т. К интерьерной характеристике некоторых тетеревиных птиц Центральной Якутии / В. Т. Седалищев // Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. Чебоксары, 27 — 30 сент. 1977. — Киев, 1977. — Ч.1. — С. 157—158.

468. Седалищев, В. Т. Материалы по питанию некоторых тетеревиных птиц Центральной Якутии / В. Т. Седалищев // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Матер. I Межд. орнитол. конф. (Россия, Улан-Удэ, 16—20 мая 2000). — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2000а. — С 190—191.

469. Седалищев, В. Т. О численности тетеревиных птиц в Центральной Якутии / В. Т. Седалищев // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Матер. I Межд. орнитол. конф. (Россия, Улан-Удэ, 16—20 мая 2000). — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2000б. — С. 86—87.

470. Седов, Р. В. Хребет Сунтар-Хаята / Р. В. Седов. — М.: Советский спорт, 2001. — 352 с.

471. Семенов-Тян-Шанский, О.И. Экология тетеревиных птиц / О. И. Семенов-Тян-Шанский // Тр. Лапландского гос. заповедника. — М., 1960. — Вып. 5. — 318 с.

472. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Организация и методика учета птиц / О. И. Семенов-Тянь-Шанский // Методы количественного учета охотничьих животных. — М., 1964. — С. 6—15.
473. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Режим инкубации белой куропатки в природе / О. И. Семенов-Тянь-Шанский // Матер. 6-й Всесоюз. орнитол. конф. — М., 1974 — Ч. 2 — С. 134—135.
474. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Режим насиживания глухарки в природных условиях / О. И. Семенов-Тянь-Шанский // Международное совещание по глухарю: Тезисы докладов. — М., 1981. — С. 9—10.
475. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Биология размножения тетеревиных птиц на Севере / О. И. Семенов-Тянь-Шанский. — М.: Наука, 1983. — 60 с.
476. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Колебание численности тетеревиных птиц за полвека и их причины / О. И. Семенов-Тянь-Шанский // Тетеревиные птицы в заповедниках РСФСР. — М., 1989. — С. 20 — 30.
477. Семенов-Тянь-Шанский, О.И. Птицы Лапландии / О. И. Семенов-Тянь-Шанский, А. С. Гилязов. — М.: Наука, 1991. — 228 с.
478. Серошевский, В. Л. Якуты. Опыт этнографического исследования / В. Л. Серошевский. — 2-ое изд. — М., 1993. — 736 с.
479. Сивцева, А. И. География Якутской АССР / А. И. Сивцева, С. Е. Мостахов, З. М. Дмитриева. — Якутск: Кн. изд-во, 1984. — 165 с.
480. Сидоров, Б. И. Зимующие птицы средней Лены : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.04 / Сидоров Борис Игнатьевич. — Свердловск, 1981. — 23 с.
481. Сидоров, Б. И. Численность боровой дичи на Лено-Амгинском междуречье / Б. И. Сидоров // Тез. докл. 4-й Респ. конф. молодых ученых и специалистов, посвященной XIX съезду ВЛКСМ. — Якутск, 1982. — Ч.3. — С. 91—92.
482. Сидоров, Б. И. Куриные птицы / Б. И. Сидоров // Охотничий промысел в Якутии и его продукция. — Якутск: Кн. изд-во, 1985. — С. 27—31.

483. Сидоров, Б. И. Изменение численности боровой дичи в устье р. Лютенга / Б. И. Сидоров // Ресурсы животного мира Сибири. — Новосибирск: Наука, 1990. — С. 106—107.
484. Скробов, В. Д. Охотничьи угодья тундры СССР, их состав и продуктивность / В. Д. Скробов // Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР: Материалы Всесоюз. науч.- производственной конф., 1969 — Ч.1. — Киров, 1969. — С. 11—15.
485. Скробов, В. Д. Большеземельская и Малоземельская тундры / В. Д. Скробов // Тетеревиные птицы. — М., 1975. — С. 11—16.
486. Скрябин, С. З. Зеленый покров Якутии / С. З. Скрябин. — Якутск: Кн.изд-во, 1996. — 176 с.
487. Слоним, А. Д. Экологическая физиология животных / А. Д. Слоним. — М.: Высшая школа, 1971. — 448 с.
488. Слоним, А. Д. Адаптация к холоду и высоким широтам / А. Д. Слоним. // Экологическая физиология животных. Часть III. Физиология животных в различных физико-географических зонах. — Л.: Наука, 1982. — С. 67—80.
489. Соколов, В. Е. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные / В. Е. Соколов, А. К. Темботов. — М.: Наука, 1989. — 548 с.
490. Соколов, С. Я. Ареалы деревьев и кустарников СССР / С. Я. Соколов, О. А. Связаева, В. А. Кубли. — Л.: Наука, 1980. — Т. 2.— 145 с.
491. Соловьев, В. С. Пространственно-временная динамика лесных пожаров в Якутии / В. С. Соловьев, В. И. Козлов, И. Ф. Смирнов // Наука и образование, 2005. — № 1. — С. 67—73.
492. Соловьев, Ф. П. Эколого-фаунистический анализ населения птиц Якутии в связи с ростом антропогенного воздействия / Ф. П. Соловьев. — Якутск: Якутский научный центр СО РАН, 1995. — 200 с.
493. Соломонов, Н. Г. Очерки популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии / Н. Г. Соломонов. — Якутск: Якутск. кн. изд-во, 1973. — 215 с.

494. Соломонов, Н. Г. Животный мир Якутии (птицы и млекопитающие) / Н. Г. Соломонов. — Якутск, кн. изд-во, 1975. — 184 с.
495. Соломонов, Н. Г. Экологические аспекты освоения Севера / Н. Г. Соломонов // Доклад на XI Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». — Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1986. — 12 с.
496. Соломонов, Н. Г. Фундаментальные и прикладные проблемы экологии и развитие научно-образовательного потенциала Якутии / Н. Г. Соломонов. — Якутск: ЯФ изд-ва СО РАН, 2002. — 608 с.
497. Соломонов, Н. Г. Животный мир арктических пустынь Якутии / Н. Г. Соломонов. — Якутск: СМИК Мастер, 2009. — 80 с.
498. Соломонов, Н. Г. Роль млекопитающих в горных экосистемах Северо-Восточной Якутии / Н. Г. Соломонов, Ю. С. Луковцев, И. М. Охлопков, А. А. Кривошапкин и [др.] // Наука и образование, 1996. — № 4. — С. 122—129.
499. Соломонов, Н. Г. Роль зайца-беляка в горных экосистемах Центрального Верхоянья / Н. Г. Соломонов, И. М. Охлопков, И. П. Гаврильев // Экология млекопитающих горных территорий. Популяционные аспекты. — Нальчик: изд-во «Эль-Фа», 1997. — С. 167—169.
500. Соломонов, Н. Г. Биоразнообразие экосистем Верхоянской горной области / Н. Г. Соломонов, Е. Г. Николин, И. М. Охлопков, З. З. Борисов и [др.] // Горные экосистемы и их компоненты: Мат. IV Межд. науч. конф.— Нальчик, 2012 — С. 27— 8.
501. Сотников, В. Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий / В. Н. Сотников. — Киров: ООО «Триада—С», 1999. — Том. 1. Неворобьиные. — Часть 1. — 432 с .
502. Спангенберг, Е. П. Новые сведения по распространению и биологии птиц в низовьях Колымы / Е. П. Спангенберг // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1960. — Вып. 65. — 2. — С. 31—35.
503. Степанян, Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области) / Л. С. Степанян. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. — С. 808.

504. Сыроечковский, Е. Е. Животный мир Красноярского края / Е. Е. Сыроечковский, Э. В. Рогачева. — Красноярск: Красноярское кн. изд-во, 1980. — 360 с.
505. Тавровский, В. А. Опыт охотничье-хозяйственного районирования в Якутии / В. А. Тавровский // Труды IX международного конгресса биологов-охотоведов. — М., 1970. — С. 776—780.
506. Тавровский, В. А. Млекопитающие Якутии / В. А. Тавровский, О. В. Егоров, В. Г. Кривошеев, М. В. Попов, Ю. В. Лабутин. — М.: Изд-во Наука, 1971. — С. 660.
507. Тарабукина, В. Г. О техногенной трансформации экосистем при горнопромышленном освоении в Южной Якутии / В. Г. Тарабукин // Влияние климатических и экологических изменений на мерзлотные экосистемы: Тр. Второй междун. конф. «Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата. — Якутск: ЯФ Изд-во СО РАН, 2003. — С. 260—264.
508. Тарасов, В. В. Плодовитость белой куропатки на Северном Ямале / В. В. Тарабукин // Экология, 1997а. — № 2. — С. 126—130.
509. Тарасов, В.В. Успешность размножения белой куропатки на Северном Ямале / В. В. Тарасов // Экология, 1997б. — № 4. — С. 302—306.
510. Тархов, С.В. Зимнее питание каменного глухаря в связи с экологией лиственницы / С. В. Тархов // Орнитология, 1988. — Вып. 23.— С. 138—145.
511. Телепнев, В. Г. К динамике численности тетеревиных птиц в Томской области / В. Г. Телепнев // Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. — Ч.2. — С. 297—298
512. Теплов, В. П. К экологии боровой дичи Печоро-Илычинского заповедника / В. П. Теплов // Тр. Печоро-Илычинского заповедника. — М., 1947а. — Вып. 4. — Ч. 1. — С. 123—167.
513. Теплов, В. П. Глухарь в Печоро-Илычском заповеднике / В. П. Теплов // Тр. Печоро-Илычского заповедника. — М., 1947б. — Вып. 4. — Ч. 1. — С. 3—76.

514. Терновский, Д. В. Биология куницеобразных (Mustelidae) / Д. В. Терновский. — Новосибирск, 1977. — 279 с.
515. Тимофеев, П. А. Деревья и кустарники Якутии / П. А. Тимофеев. — Якутск: Бичик, 2003. — 64 с.
516. Тимофеев, П. А. Леса среднетаежной подзоны Якутии / П. А. Тимофеев, А. П. Исаев, И. П. Щербаков и [др.]. — Якутск: ЯНЦ СО РАН, 1994. — 140 с.
517. Тирский, Д. И. Особенности биологии каменного глухаря (*Tetrao parvirostris*) в Олекминском заповеднике / Д. И. Тирский // Зоол. журнал, 2009. — Т. 88. — № 2 — С. 209—220.
518. Тирский, Д. И. Структура населения и экология гусеобразных и курообразных птиц Олекминского заповедника : автореф. дис канд. биол. наук: 03.00.16 / Тирский Дмитрий Иванович — Якутск, 2011. — 22 с.
519. Тихомиров, Б. А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры / Б. А. Тихомиров. — М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — 104 с.
520. Ткаченко, М. И. Предварительный отчет о работах Зоологического отряда в Вилюйском округе в 1926 г. / М. И. Ткаченко // Материалы Комиссии по изучению Якутской АССР. — Л., 1929. — Вып. 10. — С. 281—296.
521. Ткаченко, М. И. Путевой дневник Верхоянского зоологического отряда Якутской экспедиции АН СССР, 1927 / М. И. Ткаченко // Материалы к характеристике фауны Приянского края: Тр. СОПС. Серия Якутская.— Л., 1932. — Вып. 5. — С. 5—75.
522. Тугаринов, А. Я. Птицы и млекопитающие Якутии: тр. СОПС «К десятилетию ЯАССР» / А. Я. Тугаринов, Н. А. Смирнов, А. И. Иванов. — Л.: Изд-во АН СССР, 1934. — 67 с.
523. Уайли, Р. Брачное поведение лугового тетерева / Р. Уайли // Птицы. — М.: Мир, 1983. — С. 172—184.

524. Уатт, К. Экология и управление природными ресурсами, пер. с англ. / К. Уатт. — М.: Мир, 1971. — 463 с.
525. Ульянин, Н. С. К экологии тетерева, белой и серой куропаток северного Казахстана / Н. С. Ульянин // Тр. Наурзумского гос. заповедника. — М., 1949. — Вып.2. — С.5—57.
526. Успенский, С. М. Птицы и млекопитающие острова Беннета / С. М. Успенский // Тр. Аркт. и Антаркт. науч.- исс. ин-та, 1963. — Т. 236. — С. 180—205.
527. Успенский, С.М. Материалы по фауне птиц севера Анабарских тундр / С. М. Успенский // Сб. тр. Зоол. музея МГУ, 1965. — Вып. 9. — С. 63—97.
528. Успенский, С.М. Жизнь в высоких широтах на примере птиц / С. М. Успенский. — М.: Мысль, 1969. — 464 с.
529. Успенский, С. М. Птицы Северо-Востока Якутии / С. М. Успенский, Р. Л. Беме, С. Г. Приклонский, В. Н. Вехов // Орнитология, 1962. — Вып. 4.— С. 64—86.
530. Уткин, А. И. Леса Центральной Якутии / А. И. Уткин. — М.: Наука, 1965. — 208 с.
531. Ушаков, В. Е. Исчезающий вид дичи / В. Е. Ушаков // Уральский охотник, 1929. — № 5—6. — С. 16.
532. Федюшин, А. В. Географические и зональные факторы в распространении гельминтов / А. В. Федюшин // Зоол. журн., 1948. — Т.27. — № 6 — С. 481—486.
533. Федюшин, А. В. Гельминты и гельминтозы тетеревиных и фазановых птиц Западной Сибири и Южного Урала / А. В. Федюшин // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1949. — Т.LIV(2). — С. 22—29.
534. Федюшин, А. В. К изучению *Rallietina (Paroniella) urogall*: -паразита тетеревиных птиц / А. В. Федюшин // Работы по гельминтологии. К 75-летию акад. К.И. Скрябина. — М.: АН СССР, 1953. — С. 723—732.
535. Федюшин, А. В. Птицы Белоруссии / А. В. Федюшин, М. С. Долбик. — Минск, 1967. — 520 с.

536. Фетисов, А. С. Материалы по питанию тетерева в юго-восточной части Прибайкалья / А. С. Фетисов // Зоол. журн., 1934. — Т. 13. — Вып.2. — С. 120—132.
537. Фолитарек, С. С. Птицы Алтайского государственного заповедника / С. С. Фолитарек, Г. П. Дементьев // Тр. Алтайского заповедника.— М., 1938. — Вып. 1. — С. 7—91.
538. Фолитарек, С. С. Материалы по питанию белой и тундряной куропаток / С. С. Фолитарек // Научно-методические записи. — Вып. 5. — М., 1939. — С.130—138.
539. Формозов, А. Н. Материалы по биологии рябчика (*Tetrastes bonasia volgensis* But.) по наблюдениям на севере Горьковского края / А. Н. Формозов // Бюлл. МОИП, Отд. биологии, 1934. — Т.43 (1). — С. 3—34.
540. Формозов, А. Н. Колебание численности промысловых животных / А. Н. Формозов. — М.Л.: КОИЗ, 1935. — 108 с.
541. Формозов, А. Н. Снежный покров северной Евразии и его значение в экологии и распространении млекопитающих и птиц / А. Н. Формозов// XIX Международный геогр. конгр. в Стокгольме. — М.: АН СССР, 1961. — С. 273—288.
542. Формозов, А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания / А. Н. Формозов. — М., 1976. — 310 с.
543. Формозов, А. Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц / А. Н. Формозов. — М.: Изд-во МГУ, 1990. — 278 с.
544. Хлебосолов, Е. И. Трофические отношения и социальная организация у птиц / Е. И. Хлебосолов. — Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. — 122 с.
545. Хоффман, К. Фотопериодизм у позвоночных / К. Хоффман // Биологические ритмы: в 2-х т. Т. 2.; под ред. Ю. Ашоффа. Пер. с англ. — М.: Мир, 1984. — С. 130—163.
546. Чельцов-Бебутов, А.М. Биологическое значение тетеревиных токов в теории полового отбора / А. М. Чельцов-Бебутов // Орнитология, 1965.— № 7.— С. 389—397.

547. Чернышев, А. А. К вопросу об охране и возможностях рационального использования охотничье-промысловых птиц [Электронный ресурс] / А. А. Чернышев // Ученые записки. Электронный научный журнал Курского государственного университета. — 2010. — № 2(14). — Режим доступа <http://scientific—notes.ru>.
548. Чернявский, Ф. Б. Бурый медведь (*Ursus arctos* L.) на Северо-Востоке Сибири / Ф. Б. Чернявский, М. А. Кречмар.— Магадан: ИБПС СВНЦ ДВО РАН, 2001. — 93 с.
549. Чернов, Ю. И. Жизнь тундры / Ю. И. Чернов. — М.: Мысль, 1980. — 236 с.
550. Черных, Д. В. Горные ландшафты: пространственная организация и экологическая специфика. Аналит. обзор / Д. В. Черных, В. И. Булатов. — ГПНТБ, ИВЭП СО РАН; Науч. ред. В.М. Плюснин. — Новосибирск, 2002. — Сер. Экология. Вып. 65. — 83 с.
551. Чибисов, С. Д. Питание глухаря на северо-востоке Коми АССР / С. Д. Чибисов // Экология, 1978. — № 3. — С. 89—90.
552. Шашко, Д. И. Климатические условия земледелия Центральной Якутии / Д. И. Шашко. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 264 с.
553. Шварц, С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Ч.1. Млекопитающие / С. С. Шварц. — Свердловск, 1963. — Вып. 33. — 132 с.
554. Щербаков, И. П. Лесные ресурсы Якутии и их использование / И. П. Щербаков. — Якутск: Кн. изд-во, 1962. — 36 с.
555. Щербаков, И. П. Лесной покров Северо-Востока СССР / И. П. Щербаков. — Новосибирск: Наука, 1975. — 344 с.
556. Щербаков, Б. В. Белая *Lagopus lagopus* и тундряная *L. mutus* куропатки в высокогорье Западного Алтая / Б. В. Щербаков, Л. И. Щербакова // Русский орнитологический журнал, 2011. — Том 20. — Экспресс-выпуск 631. — С. 277—284.

557. Щербаков, И. Д. Особенности токования глухаря в Мордовском заповеднике / И. Д. Щербаков // Тр. Мордовского гос. заповедника. — Саранск, 1967. — Вып. 4. — С. 8—52.
558. Шило, А. А. Тетеревиные стая и ток / А. А. Шило // Групповое поведение животных: Докл. участников II Всесоюзн. конф. по поведению животных. — М.: Наука, 1977. — С. 428—430.
559. Шило, В. А. Разведение животных на Карасукском стационаре Института систематики и экологии животных СО РАН и Новосибирского зоопарка / В. А. Шило, С. Н. Климова // Научные исследования в зоопарках. — № 8, Новосибирск, 1997а. — С. 99—155.
560. Шило, В.А. Разведение азиатской дикуши / В. А. Шило, С. Н. Климова // Новосибирский зоопарк. Разведение диких животных. — Новосибирск, 1997б. — С. 150—166.
561. Шилов, И. А. Регуляция теплообмена у птиц / И. А. Шило. — М.: МГУ, 1968. — С. 252.
562. Шутьпин, Л. М. Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья / Л. М. Шутьпин. — Владивосток, 1936. — 436 с.
563. Шубникова, О. Н. География ресурсов тетеревиных птиц / О. Н. Шубникова // Известия АН СССР. Серия географическая, 1969. — № 2. — С. 55—59.
564. Цвеленьев, Л. А. Материалы по питанию рябчика на Алтае / Л. А. Цвеленьев // Тр. Алтайского заповедника, 1938. — Вып.1. — С. 264—294.
565. Энциклопедия Якутии. — Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2007. — Т. 2. — 602 с.
566. Юдаков, А. Г. Дикуша в Верхнем Приамурье / А. Г. Юдаков // Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. — Хабаровск, 1967. — С. 186—187.
567. Юдаков, А. Г. Влияние хищников на численность рябчика в верхнем Приамурье / А. Г. Юдаков // Ресурсы тетеревиных птиц СССР. — М., 1968. — С. 86—88.

568. Юдаков, А. Г. Биология дикуши (*Falciennis falciennis*) в Амурской области / А. Г. Юдаков // Зоол. журн., 1972. — Т. 51. — № 4. — С. 620—622.
569. Юргенсон, П. Б. К проблеме изучения колебаний численности рябчика / П. Б. Юргенсон // Экология и миграции птиц Прибалтики. — Рига, 1961. — С. 91—96.
570. Юргенсон, П. Б. Роль фактора беспокойства в экологии зверей и птиц / П. Б. Юргенсон // Зоол. журн., 1962. — Т. 41. — Вып. 7. — С. 1056—1060.
571. Юргенсон, П. Б. Размеры использования запасов дичи / П. Б. Юргенсон // Охота и охот. хоз-во, 1966. — № 7. — С. 10—11.
572. Юргенсон, П. Б. Охотничьи звери и птицы / П. Б. Юргенсон. — М.: Лесн. пром-сть, 1968. — 308 с.
573. Юрлов, К. Т. Материалы по экологии белой куропатки и тетерева в Барабинской и Кулундинской степях / К. Т. Юрлов // Тр. Биол. ин-та Сиб. отд. АН СССР. — Новосибирск, 1960. — Т. 6. — С. 3—85.
574. Alison, R.M. Female ptarmigan reoccupying nest site / R.M. Alison // Auk. — 1976. — Vol. 3. — P. 675.
575. Andreev, A.V. The ten year cycle of the willow grouse of Lower Kolyma / A.V. Andreev // Oecologia. — 1988. — Vol. 76. — P. 261 — 267.
576. Andreev, A.V. Winter habitat segregation in the sexually dimorphic black-billed capercaillie, *Tetrao urogalloides* / A.V. Andreev // Ornis Scandinavica. — 1991a. — Vol. 22. — P. 287— 289.
577. Andreev, A.V. Winter adaptation in the Willow Ptarmigan / A.V. Andreev // Arctic. — 1991b. — Vol. 44 (2) — P. 106— 114.
578. Andreev, A.V., Hafner, F. Zur Biologie des Sichelhuhn *Falciennis falciennis* / A.V. A.V. Andreev, F. Hafner, // Limicola. — 1998. — Band 12. — Heft 3. — P. 105— 135.
579. Andreev, A.V. Ecological energetics and survival of birds in extreme environments / A.V. Andreev. — Ostrich: XXII IOC plenary lectures, 1999. — P. 13— 22.

580. Andreev, A.V., Hafner, F., Klaus, S., Gossow, H. Displaying behaviour and mating system in the Siberian Spruce Grouse (*Falcapennis falcapennis* Hartlaub 1855) / A.V. Andreev, F. Hafner, S. Klaus, H. Gossow // *J. fur Ornithologie*. — 2001. — Vol. 142. — P. 404— 424.
581. Andreev, A.V. Nesting biology of Asian Spruce Grouse / A.V. Andreev.— Luchon: Xth Int. Symposium on Grouse, 2005. — P.3— 4.
582. Andreev, A.V., Hafner, F. Winter biology of the Siberian Grouse *Falcapennis falkipennis* / A.V. Andreev, F. Hafner // *Ornithol. Sci.* — 2011. — Vol.10 — P. 87— 97.
583. Aulie, A. The shivering pattern in an arctic (willow ptarmigan) and a tropical bird (bantam hen) / A.Aulie // *Biochem. Physiol.* — 1976. — Vol. 53A. — P. 347— 350.
584. Aulie, A., Moeen, P. Metabolic thermoregulatory response in eggs and chicks of willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*) / A. Aulie, P. Moeen // *Biochem. Physiol.*— 1975. — Vol. 51A. — P. 605— 609.
585. Aulie, A., Steen, J. B. Thermoregulation and muscular development in cold-exposed willow ptarmigan chicks (*Lagopus lagopus* L.) / A. Aulie, J. B. Steen // *Biochem. Physiol.* 1976. — Vol. 55A. — P. 291— 295.
586. Baines, D., Lindén, H. Workshop summary: the impact of hunting on grouse population dynamics / Baines D., Lindén H. // *Ornis Scand.* — 1991. — Vol. 22. — P. 245— 246.
587. Bart, J., Earnst, S.L. Relative importance of male and territory quality in pairing success of male rock ptarmigan (*Lagopus mutus*) / J. Bart, S.L. Earnst // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. — 1999. — Vol. 45. — P. 355—359.
588. Blake, K. Reversing the decline: A review of some black grouse conservation projects in the United Kingdom / K. Blake // *Call. ethol.* —2000. — No 2 - 4. — P. 217 — 234.
589. Bergerud, A.T. Population dynamics of the willow ptarmigan *Lagopus lagopus alleni* L. in Newfoundland 1955 to 1965 / A.T. Bergerud // *Oikos*. — 1970. —Vol. 21. — P. 299 — 325.

590. Bergmann, H.H., Klaus, S., Muller, F., Wiesner, J. Das Haselhuhn / H.H. Bergmann, S. Klaus, F. Muller, J. Wiesner. — Litherstadt: A.Zimmer Verlag – Wirrenderg, 1982. — 196 p.
591. Brittas, R. Nutrition and reproduction of the willow grouse *Lagopus lagopus* in Central Sweden / R. Brittas // *Ornis Scandinavica*. — 1988. — Vol. 19 (1). — P. 49—57.
592. Bump, G., Darrow, R.W., Edminster, F.C., Crissey, W.F. The ruffed grouse / G. Bump, R.W. Darrow, F.C. Edminster, W.F. Crissey. New York: New York, 1947. — 915 p.
593. Clark, J., George, A. Northern harrier predation on willow ptarmigan / J. Clark, A. George // *Wilson Bull.* 1986. — 98. — No 4. — P. 597 — 600.
594. Chapuis, J.L., Didillon, M.C. Methodes detude du regime alimentaire des Galliformes / J.L. Chapuis, M.C. Didillon // *Gibier Faune Sauvage*. — 1987. — 4. — P. 295—320.
595. Gardarsson, A., Moss, R. Selection of food by Iselandic ptarmigan in relation to its availability and nutritive value / A. Gardarsson, R. Moss // *Animal populations in relation to their food resources*. —1970.—1. — P. 47—71.
596. Gelting, P. Studies on the food of the East-Greenland ptarmigan especially in its relation to vegetation and snowcover / P. Gelting // *Medd. om Gronland*. — 1937. — No 116. — P. 101—196.
597. Glutz von Blotzheim, U.N., Bauer, K.M., Bezzel, E. Handbuch der Vogel Mitteleuropas / U.N. Glutz von Blotzheim, K.M. Bauer, E. Bezzel. Frankfurt am Main: Akademische Verlagsgesellschaft, 1973. — Bd. 5.
598. Gullion, G.W. Factors, influencing ruffed grouse populations / G.W. Gullion // *Trans Amer. Wildlife*. —1970. — No 35. —P. 93 — 105.
599. Fox, A., Hudson, P.J. Parasites reduce territorial behaviour in red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) / A. Fox, P.J. Hudson // *Ecology Letters*. , 2001 — Vol. 4. — No 2 — P. 139 — 143.

600. Haila, Y. Preserving ecological diversity in boreal forests: ecological background, research, and management / Y. Haila // *Ann. Zool. Fenn.* —1994. — Vol. 31. — P. 203 — 217.
601. Hafner, F. Andreev, A.V. Das Sichelhuhn / F. Hafner, A.V. Andreev. — Klagenfurt-St.Petersburg, 1998. —118 p.
602. Helle, P., Belkin, V., Bljndnik, L. Danilov, P.I., Jakomov, A. Metsakanalintukannat Suomessa ja Venajan Karjalassa / P. Helle, V. Belkin, L. Bljndnik, P.I. Danilov, A. Jakomov // *Suomen riista.* — 2003. — No 49. — P. 32—43.
603. Herzog, P., Keppie, D. Migration in a local population of spruce grouse / P. Herzog, D. Keppie // *Condor.* — 1980. — Vol. 82. — No 4. — P. 366 —372.
604. Hjorth J. Reproductive behavior in Tetraonidae // *Viltrevy,* —1970. — Vol. 7. — No 4. — P. 181—596.
605. Hoffman, R.W., Braun, C.E. Migration of a wintering population of white-tailed ptarmigan in Colorado / R.W. Hoffman, C.E. Braun.// *J. Wildlife Manag.* — 1975. —Vol. 39. — No 3- P. 458 — 490.
606. Hoglund, N. Body temperature, activity and reproduction of the capercaillie / N. Hoglund // *Viltrevy.* — 1955. — Vol. 1. — P. 1—87.
607. Hoglund, N. On the ecology of the willow grouse (*Lagopus lagopus*) in a mountainous area in Sweden / N. Hoglund. — Helsinki: VIII Intern. Congr. of game biologists, 1970. — P. 118— 120.
608. Hudson, P. Red Grouse, the biology and management of a wild gamebird / P. Hudson. - Fordig-bridge: The Game Conservancy Trust, 1986. — 249 p.
609. Irwing, L. Birds of Anaktuvuk Pass, Kobuk and Old Crow / L. Irwing // *U. S. Nat. Mus. Bull.* — 1960. — No 217. — P. 1— 409.
610. Irwing, L., West, G., Peyton, L.J. Winter feeding programm of Alaska Willow Ptarmigan shown by crop contents / L..Irwing, G. West, L.G. Peyton // *Condor,* 1967a. — Vol. 69. — No 1. — P. 69 — 77.

611. Irwing, L., West, G., Peyton, L.J., Paneak, S. Migration of willow ptarmigan in Arctic Alaska / L.Irwing, G. West, L.G. Peyton, S. Paneak // Arctic. — 19676. — Vol. 20. — No 2. — P. 77 —85.
612. Jenkins, D., Watson, A. Population control in red grouse and ptarmigan in Scotland / D. Jenkins, A. Watson. — Helsinki: VIII Intern. Congr. of Game Biologists, 1970. — P. 121—141.
613. Isaev, A.P. Change in ptarmigan Numbers in Yakutia / A.P. Isaev // Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. — Volume II. —2011. — P. 259 —266.
614. Johansen, S. Remarks on the Svalbard ptarmigan (*Lagopus mutus huporboreus* Sundev.) / S. Johansen // Bergens Mus. Arbok. —1941. — No 7. — P. 1—29.
615. Johnsgard, P.A. Grouse and quails of North America / P.A. Johnsgard. — Lincoln: Lincoln, 1973. — 533 p.
616. Kendeigh, S.C. Tolerance of gold and Bergmann's Rule / S. C. Kendeigh // Auk. 1969. — Vol. 86. No 1. — P. 13—25.
617. Kendeigh, S.C., Dolnic, V.R., Gavrilov, V.M. Avian energetics / S.C. Kendeigh, V.R. Dolnic, V.M. Gavrilov // Granivorous birds in ecosystems. — 1977. — Vol. 12. — P. 127—204.
618. Kamieniarz, R. Bewertung der Verbreitung und BestandgroÙe der Birkhuhnpopulation (*Tetrao tetrix*) in Polen in den 90er Jahren und Vor.ussetziingen fur das aktive Schutzprogramm / R. Kamieniarz // Cah. ethol. — 2000. — Vol. 20. — No 2 — 4. — P. 253 — 276.
619. Linden, H. The role of energy and resin contents in selective feeding of pine needles bu the Capercaillie / H. Linden // Ann. Zool. Fennici. — 1984. — No 29 — P. 435 — 439.
620. Lindström, J. Ranta E., Lindén H. Large-scale synchrony in the dynamics of Capercaillie, Black Grouse and Hazel Grouse populations in Finland / J. Lindström, E. Ranta // Oikos. — 1996. — Vol. 76 — P. 221 — 227.

621. Lobkov, E., Gerasimov, Yu., Gorolenko, A. Status of Kamchatka gyrfalcons (*Falco rusticolus*) population and factors affecting it / E. Lobkov, Yu. Gerasimov, A. Gorolenko // Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. —2011. — Volume II. — P. 279 — 290.
622. Marcstrom, V. A review of the tetraonid situation in Sweden / V.A. Marcstrom // Proc. Int. Grouse Symp. — 1979. — P. 13 — 16.
623. Martin, K., Wilson, S. Ptarmigan in North America: Influence of Life History and Environmental Conditions on Population Persistence / K. Martin, S. Wilson // Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. — 2011. Vol. I. —P. 45-54.
624. Marjakangas, A. On the winter ecology of the black grouse, *Tetrao tetrix*, in central Finland / A. Marjakangas // Acta univ. ouluen. — 1986 — No 183 — P. 87.
625. Matthiopoulos J., Moss R., Mougeot F., Lambin X., Redpath, S.M. Territorial behavior and population dynamics in red grouse *Lagopus lagopus scoticus*. II Population models / J. Matthiopoulos, R. Moss, F. Mougeot, X. Lambin, S.M. Redpath // Journal of Animal Ecology. — 2003. — Vol. 72 — No 6. — P. 1083— 1096.
626. Mineev, Yu.N., Mineev, O.Y. Gyrfalcons *Falco rusticolus* in the tundra of Nenels Autonomous district, Archangelskaya region / Yu.N. Mineev, O.Y. Mineev // Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World. — 2011— Vol. II. — P. 253 —258.
627. Mortensen, A., Unander, S., Kolstad, M., Blix, A.S. Seasonal changes in body composition and crop content of Spitzbergen Ptarmigan *Lagopus mutus hyperboreus* / A. Mortensen, S. Unander, M. Kolstad, A.S. Blix // Ornis Scandinavica. —1983. — Vol. 14 — P. 144 — 148.
628. Moss, R.A. A comparison of red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) stocks with the production and nutritive value of heather (*Calluna vulgaris*) / R.A. Moss // J. Animal. Ecol. — 1969 — Vol. 38 — 34 — P. 411 — 428

629. Moss, R. The digestion and intake of winter foods by wild ptarmigans in Alaska / R. Moss // *Condor*. — 1973 — Vol. 75 — No 3 — P. 293 — 300.
630. Mossop, D.H. Long-term studies of willow ptarmigan and gyrfalcons in the Yucon territory: a collapsing 10-year cycle and apparent effect on the top predator / D.H. Mossop // *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. —2011. — Vol. 1 — P. 323 — 335.
631. Mossop, H. Long-term studies of willow ptarmigan and gyrfalcon in the Yukon territory: a collapsing 10-year cycle and its apparent effect on the top predator / H. Mossop // *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. — 2011. — Vol. II. — P. 323 — 335.
632. Muller, F.J. Territorialverhalten und Siedlungsstruktur einer mitteleuropaischen Population des Auerhuhns (*Tetrao urogallus major* C.L.Brehm) / F.J. Muller. —Marburg: Marburg, 1974. — 305 p.
633. Muller, F. Predation an Birkhuhn-Kunstnestem in der hessischen Hochrhon / F. Muller // *Cah. ethol.* 2000. — Vol. 20. — No 2—4. — P. 473 —480.
634. Myrberget, S. Demography of an island population of willow ptarmigan in northern Norway / S. Myrberget // *Adaptive Strategies and Population Ecology of Northern Grouse – Minneapolis*. — 1987. — P. 379 — 419.
635. Myhre, K., Cabanac, M., Myhre, G. Thermoregulatory behavior and body temperature in chicks of willow grouse (*Lagopus lagopus*) / K. Myhre, M. Cabanac, G. Myhre // *Poult. Sci.* — 1975. —Vol. 54. — P. 1174—1179.
636. Nielsen, O.K. Gyrfalcon predation on ptarmigan: numerical and functional responses / O.K. Nielsen // *Journal of Animal Ecology*. — 1999. — Vol. 68. — No 5. — P. 1034 — 1050.
637. Nielsen, O.K. Gyrfalcon population and reproduction in relation to rock ptarmigan numbers in Island / O.K. Nielsen // *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. 2011. — Vol. II. — P. 21— 47.
638. Park, K.J., Robertson, P.A., Campbell, S.T., Russell, Z.M., Newborn, D., Hudson, P.J. The role of invertebrates in the diet, growth and survival of red grouse (*Lagopus lagopus scoticus*) chicks / K.J. Park, P.A. Robertson, S.T.

- Campbell, Z.M. Russell, D. Newborn, P.J. Hudson // *Journal of Zoology* - Cambridge University Press. — 2001 — Vol. 254 — No 2 — P. 137—145.
639. Pauli, H.R. Zur Winterocologie des Birkhuhns *Tetrao tetrix* in den Schweizer Alpen / H.R. Pauli // *Ornith. Beobachter*. 1974. — Bd. 71. — No 4. — P. 247 — 278.
640. Potapov, E., Sale, R. The snowy owl / E. Potapov, R.Sale. — London: T&AD Poyser, 2012. — 304 p.
641. Potapov, E., Sale, R. The Gyrfalcon / E. Potapov, R.Sale. — London: T&AD Poyser, 2005. — 288 p.
642. Potapov, R., Sale, R. Grouse of the World / E. Potapov, R.Sale. — London: T&AD Poyser, 2013. — 408 p.
643. Potapov, R., Potapov, E. Willow and Rock Ptarmigan monitoring in Russia: An historic overview / R. Potapov, E. Potapov // *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. 2011. — Vol. II. — P. 213— 228.
644. Pulliainen, E. Peltopyyn syksyisestä ja talvisesta ravinnosta / E. Pulliainen // *Suomen riista*. — 1966. — No 18. — P. 604— 613.
645. Pulliainen E. Winter nutrition on the rock ptarmigan, *Lagopus mutus* (Mont.) in northeastern Finland / E. Pulliainen // *Ann. Zool. Fenn.* — 1970. — Vol. 7. — No 3. — P. 295—302.
646. Pulliainen E. Choise of pray by a pair of Gurfalcos *Falco rusticolis* during the nesting period in Finnish Lapland // *Ann. Zool. Fenn.* — 1976 — Vol. 13 — No 4 — P. 19—22.
647. Punnonen A. Beitrage zur Kenntnis des Lebensreise des haselhuhn *Tetrastes honasia* / A. Punnonen // *Pap. Game Research*. —1954. — Vol. 12. — P. 1— 90.
648. Robel, R.J. Booming territory size and mating success of the greather prairie chicken / R.J. Robel // *Anim. Behav.* —1966. — Vol. 14. — No 2 — 5. — P. 528 — 531.
649. Robel, R.J. Nesting activity and broad movements of Black Grouse in Scotland / R.J. Robel // *Ibis*. 1969 — Vol. 111. — No 5. — P. 595 — 399.

650. Ruwet, Jean-Claude. Une expérience naturelle sur la reconnaissance des limites territoriales sur l'enceinte de parade chez les tétras lyres (*Tetrao tetrix*) / Jean-Claude Ruwet // Cah. ethol. appl. — 1986 — Vol. 6. — No 1. — P. 91 — 100.
651. Solomonov, N.G., Anufriev, A.I., Mordosova, N.I., Isaev, A.P., Germogenov, N.I. Mechanisms of temperature adaptation to winter temperatures environment in large birds wintering in Yakutia Mechanisms of temperature adaptation to winter temperatures environment in large birds wintering in Yakutia / N.G. Solomonov, A.I. Anufriev, N.I. Mordosova, A.P. Isaev, N.I. Germogenov // Cryobiology. — 2011. — Vol. 63. — Issue 3. — P. 332 — 333.
652. Solomonov, N.G., Anufriev, A.I., Isayev, Ar.P., Nakhodkin, N.A., Solomonova, T.N., Yadrichinskiy, V.F., Mordosova, N.I., Ochlopcov, I.M. Thermoregulation of cold-adapted birds and mammals of Yakutia / N.G. Solomonov, A.I. Anufriev, Ar.P. Isayev, N.A. Nakhodkin, T.N. Solomonova, V.F. Yadrichinskiy, N.I. Mordosova, I.M. Ochlopcov // Cryobiology. — 2009a. — Vol. 59. — P. 406.
653. Solomonov, N.G., Solomonov, K.S., Anufriev, A.I., Okhlopkov, I.M., Isaev, A.P., Solomonova, T.N., Sedalishchev, V.T., Mordosova, N.I. Ecological-physiological adaptations of terrestrial vertebrate species to the conditions of sharply continental climate of Yakutia / N.G. Solomonov, K.S. Solomonov, A.I. Anufriev, I.M. Okhlopkov, A.P. Isaev, T.N. Solomonova, V.T. Sedalishchev, N.I. Mordosova // Cryobiology. — 2012 — Vol. 65 — P. 356.
654. Stokkan, K.A. Testosterone and daylength-dependent development of comb size and breeding plumage of male willow ptarmigan (*Lagopus lagopus lagopus*) / K.A. Stokkan // Auk. 1979 — Vol. 96. — P. 106 — 115
655. Stokkan, K.A., Sharp, P.J., Dunn, L.C., Lea, R.W. Endocrine changes in photostimulated willow ptarmigan (*Lagopus lagopus lagopus*) and Svalbard ptarmigan (*Lagopus mutus hyperboreus*) / K.A. Stokkan, P.J. Sharp, L.C. Dunn, R.W. Lea // Gen. and Comp. Endocrinol. — 1988. — Vol. 70. — No 1. — P. 166 — 177.

656. Schieck, J.O., Hannon, S.J. Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence previous reproductive success and familiarity with partner and territory / J.O. Schieck, S.J. Hannon // *Oecologia*. — 1989. — Vol. 81. — No 4. — P. 465—472.
657. Schwan, M.W., Williams, D.D. Temperature regulation in the common raven of interior Alaska / M.W. Schwan, D.D. Williams // *Biochem. Physiol.* — 1978. — Vol. 60A. — No 1. — P. 31—36.
658. Siivonen, L. The problem of the shortterm fluctuation in numbers of tetraonids in Europe / L. Siivonen // *Pap. Game Research*. — 1957. — Vol. 19. — P. 1—44.
659. Starling-Westerberg, A. The habitat use and diet of Black Grouse (*Tetrao tetrix*) in the Pennine hills of northern England / A. Starling-Westerberg // *Bird Study*. — 2001. — Vol. 48. — P. 76 — 89.
660. Swenson, J., Andreev, A.V., Drovetski, S.V. Factors shaping winter social organization in Hazel Grouse (*Bonasa bonasia*): a comparative study in the eastern and western Palearctic / J. Swenson, A.V. Andreev, S.V. Drovetski // *Journal of Avian Biology*. — 1995. — Vol. 26. — P. 4 — 12.
661. Tarasov, V.V. Summer flocks of the willow ptarmigan in the north of the Yamal peninsula / V.V. Tarasov // *Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World*. — 2011. — Volume II. — P. 197— 203.
662. Warren, P., Baines, D. Dispersal, survival and causes of mortality in black grouse in Northern England / P. Warren, D. Baines // *Cah. Ethol.* — 2000. — Vol. 20. — No 2 - 4. — C. 557 — 558.
663. Watson, A. A population study of ptarmigan (*Lagopus mutus*) in Scotland / A. Watson // *J. Anim. Ecol.* — 1965. — Vol. 34. — P. 135 — 172.
664. Watson, A., Jenkins, D. Notes on the behavior of the red grouse / A. Watson, D. Jenkins // *Brit. Birds*. — 1964. — Vol. 57. — P. 137—170.
665. Weeden, R.B. Breeding density, reproductive success and mortality of rock ptarmigan of Eagle Creek, Central Alaska, from 1960 to 1964 / R.B. Weeden. — Washington: Trans. 3th N.A, 1965. — P. 336 — 347.

666. Weeden, R.B. Foods of rock and willow ptarmigan in Central Alaska with comments on interspecific comparison / R.B. Weeden // *Auk*. — 1969. — Vol. 86. — No 2. — P. 271 —281.
667. West, G.C. Seasonal differences in resting metabolic rate of Alaskan ptarmigan / G.C. West // *Biochem. Physiol.* — 1972. — Vol. 42A. — P. 867—876.
668. West, G.C. Bioenergetics of captive willow ptarmigan under natural conditions / G.C. West // *Ecology*. — 1968. — Vol. 49 — P. 1035 —1045.
669. West, G.C., Meng, M.S. Nutrition of willow ptarmigan in northern Alaska / G.C. West, M.S. Meng // *Auk*. — 1966. — Vol. 83. — No 4. — P. 603—615.
670. Westerkoop, K. Winter food and feeding habits of the partridge (*Perdix perdix*) in the Canadian prairie / K. Westerkoop // *Canad. J. Zool.* —1966. — Vol. 44. — No 2. — P. 303 —322.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 6

Виды растений, поедаемые белой куропаткой (по данным анализа
содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

№	Вид растения	Район	Поедаемые части	Источник данных
1	2	3	4	5
ryophyta - Мохообразные				
1	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr. - Аулакомий болотный	Горы Верхоянья	Пб, кор	Наши данные
2	<i>Polytrichum commune</i> Hedw. - Политрихум обыкновенный	Горы Верхоянья	Пб, кор	Наши данные
3	Прочие мхи	Тайга	Кор	Перфильев, 1975, Наши данные
Lychens - Лишайники				
4	<i>Flavocetraria cucullata</i> (Bell.) Ach. - Цетрария клобучковая	Горы Верхоянья	Таллом	Наши данные
5	<i>Peltigera</i> sp. - Пельтигера	Горы Верхоянья	Таллом	Наши данные
6	Прочие кустистые лишайники (Ягель)	Тундра	Таллом	Перфильев, 1975
Сосудистые растения				
Сем. Equisetaceae - Хвощевые				
7	<i>Equisetum arvense</i> L. - Хвощ полевой	Тайга	Пб	Перфильев, 1975, наши данные
8	<i>E. variegatum</i> Schleich. ex Web. et Mohr - Х. пестрый	Верхоянье	Пб	Наши данные
Сем. Pinaceae - Сосновые				
9	<i>Larix dahurica</i> ssp. <i>sajanderi</i> (Mayr) Dyl. - Лиственница Каяндера	Лесотундра, тайга	Хв, кп, см, кора	Перфильев, 1975, наши данные
10	<i>Pinus sylvestris</i> L. - Сосна обыкновенная	Центральная Якутия	Хв	Гермогенов (не опубликовано)
11	<i>Picea obovata</i> Ledeb. – Ель сибирская	Тайга	Хв	Перфильев, 1975
12	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel - Кедровый стланик	Южная Якутия	Хв	Наши данные
Сем. Potamogetonaceae - Рдестовые				
13	<i>Potamogeton filiformis</i> Pers. - Рдест нитевидный	Горы Верхоянья	Л, пб	Наши данные
Сем. Poaceae – Мятликовые				
14	<i>Alopecurus alpinus</i> Smith s.l. - Лисохвост альпийский	Тундра	Соцв	Перфильев, 1975

1	2	3	4	5
15	<i>Arctagrostis arundinacea</i> (Trin.) Beal – Арктополевица тросниковидная	Тундра	П	Перфильев, 1975
16	<i>Deschampsia</i> sp. – Щучка	Тайга	Л	Перфильев, 1975
17	<i>Dupontia fisheri</i> R.Br. - Дюпонция Фишера	Тундра	П	Перфильев, 1975
18	<i>Poa</i> sp. - Мятлик	Тайга	Колоски, л	Перфильев, 1975
Сем. Cyperaceae - Осоковые				
19	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck. - Пушица узколистная	Верхоянье	Цв., пуховки, пб	Наши данные
20	<i>E. vaginatum</i> L. - П. влагалищная	Тундра, Тайга	Цв., пуховки, пб	Перфильев, 1975, Наши данные
21	<i>Carex</i> sp. - Осока	Тайга	П, соцв, см, пл.	Ларионов и др., 1991, Перфильев, 1975, Наши данные
2ем. Juncaceae - Ситниковые				
22	<i>Luzula confusa</i> Lindeb. - Ожика спутанная	Тайга	Л, п	Перфильев, 1975
Сем. Salicaceae - Ивовые				
23	<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) Skvorts. - Чозения толокнянколистная	Верхоянье, Нижняя Колыма, лесотундра	Кп, п	Андреев, 1980; Наши данные
24	<i>Salix polaris</i> Wahlenb. - Ива полярная	Горы Верхоянья	Л, кп, п	Наши данные
25	<i>S. pulchra</i> Cham. - И. красивая	Верхоянье Колыма	кп, п, с, л кп, п	Наши данные Андреев, 1980
26	<i>S. pyrolifolia</i> Ledeb. - И. грушанколистная	Горы Верхоянья	Л, кп, п	Наши данные
27	<i>S. reticulata</i> L. - И. сетчатая	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
28	<i>S. saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb. - И. скальная	Верхоянье	Кп, п, с, л	Наши данные
29	<i>S. schwerinii</i> E. Wolf. - И. Шверина	Нижняя Колыма	Кп	Андреев, 1980
30	<i>S. viminalis</i> L.- И. прутовидная	Горы Верхоянья	Кб, п, с, л	Наши данные
Сем. Betulaceae - Березовые				
31	<i>Alnus hirsuta</i> (Spach) Turcz. ex Rupr. – Ольха волосистая	Тайга	Кп, п	Перфильев, 1975, Наши данные
32	<i>Betula middendorffii</i> Trautv. et С.А. Mey. - Береза Миддендорфа	Верхоянье	С,кп, п	Наши данные
33	<i>B. nana</i> subsp. <i>exilis</i> (Sukacz.) Hult. - Б. тощая	Тундра, Верхоянье	Пб, п, с	Перфильев, 1975, Андреев, 1982, Наши данные

1	2	3	4	5
34	<i>V. pendula</i> Roth. - Б. повислая	Верхоянье	С	Наши данные
35	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar - Ольховник (Душекия) кустарниковая	Тайга	Кп, п	Перфильев, 1975, Наши данные
Сем. Polygonaceae - Гречишные				
36	<i>Aconogon tripterocarpum</i> (A. Gray) Nara – Таран (горец) трехкрылоплодный	Горы Верхоянья	Соцв	Наши данные
37	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F. Gray – Змеевик (горец) живородящий	Горы Верхоянья	См, соцв	Наши данные
38	<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill – Оксирия двустолбчатая	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
39	<i>Rumex arcticus</i> Trautv. - Щавель арктический	Тундра	Л, п	Перфильев, 1975
40	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) - Гречишка	тайга	Л, п	Перфильев, 1975
Сем. Portulacaceae - Портулаковые				
41	<i>Claytonia acutifolia</i> Pall. ex Willd. - Клайтония остролистная	Горы Верхоянья	Пл.	Наши данные
42	<i>Claytonia</i> sp. - Клайтония	Горы Верхоянья	Л, цв.	Наши данные
Сем. Caryophyllaceae - Гвоздичные				
43	<i>Cerastium</i> sp. - Ясколька	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
44	<i>Stellaria ciliatosepala</i> Trautv. - Звездчатка реснитчатая	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
Сем. Papaveraceae - Маковые				
45	<i>Papaver</i> sp. - Мак	Южная Якутия	Л, цв.	Наши данные
Сем. Brassicaceae – Капустные				
46	<i>Cardamine pratensis</i> L. s.l. - Сердечник луговой	Тайга	Л	Перфильев, 1975
Сем. Saxifragaceae - Камнеломковые				
47	<i>Saxifraga cernua</i> L. - Камнеломка поникающая	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
48	<i>Saxifraga</i> sp. - Камнеломка	Тайга	Л	Перфильев, 1975
Сем. Grossulaceae - Крыжовниковые				
49	<i>Ribes dikuscha</i> Fisch. ex Turcz. – Смородина дикуша (Охта)	Горы Верхоянья	Кп	Наши данные
50	<i>R. fragrans</i> Pall. - С. душистая (С. скальная, каменушка)	Горы Верхоянья	Я	Наши данные

1	2	3	4	5
51	<i>R. glabellum</i> (Trautv. et Mey.) Hedl. – Смородина голенькая	Лено-Амгинское междуречье	Я	Ларионов и др., 1991
Сем. Rosaceae - Розоцветные				
52	<i>Crataegus daurica</i> Koehne - Боярышник даурский	Тайга	Я, пл	Перфильев, 1975
53	<i>Dryas octopetala</i> L. - Дриада восьмилепестная.	Колыма, Горы Верхоянья	Л	Наши данные
54	<i>D. punctata</i> Juz. - Дриада точечная	Тундра, Горы Верхоянья	Л, пб, Кор	Перфильев, 1975, Наши данные
55	<i>Novosieversia glacialis</i> (Adams) F. Bolle - Новосиверсия ледяная	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
56	<i>Padus avium</i> Mill. - Черемуха обыкновенная	Тайга	Я, см	Перфильев, 1975
57	<i>Potentilla</i> sp. - Лапчатка	Тайга	Л, бут	Перфильев, 1975, наши данные
58	<i>Rosa acicularis</i> Lindl. – Роза иглистая (Шиповник)	Тайга	Я	Перфильев, 1975, Наши данные
59	<i>Rubus chamaemorus</i> L. - Морошка	Тундра	Я	Перфильев, 1975
60	<i>Sorbus sibirica</i> Hedl. – Рябина сибирская	Тайга	П, л	Перфильев, 1975
61	<i>Spiraea dahurica</i> (Rupr.) Maxim. - Таволга даурская	Верхоянье	Кп	Наши данные
62	<i>Spiraea</i> sp. - Таволга	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
Сем. Fabaceae – Бобовые				
63	<i>Astragalus</i> sp. - Астрагал	Верхоянье	Л	Наши данные
64	<i>Hedysarum alpinum</i> L. - Копеечник альпийский	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
65	<i>H. hedysaroides</i> ssp. <i>arcticum</i> V. Fedtsch. - К. арктический	Горы Верхоянья	Л, пл	Наши данные
66	<i>Hedysarum</i> sp. - Копеечник	Вилюй, тайга	Л, пб	Перфильев, 1975; Наши данные
67	<i>Oxytropis nigrescens</i> (Pall.) Fisch. – Остролодочник чернеющий	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
68	<i>Vicia cracca</i> L. – Вика (горошек) мышинная	Горы Верхоянья	Цв, пл	Наши данные
69	<i>Vicia</i> sp. – Вика	Тайга Горы Верхоянья	Л, п	Перфильев, 1975; Наши данные
Сем. Empetraceae - Шикшевые				
70	<i>Empetrum nigrum</i> L. s.l. – Шикша черная (Водяника)	Горы Верхоянья Тундра, тайга	Цв, я	Наши данные Перфильев, 1975,

1	2	3	4	5
Сем. Hippuridaceae - Хвостниковые				
71	<i>Hippuris vulgaris</i> L. - Хвостник обыкновенный (водяная сосенка)		Л	Наши данные
Сем. Apiaceae – Сельдерейные				
72	<i>Carum carvi</i> L. - Тмин обыкновенный	Тайга	Л	Перфильев, 1975
Сем. Pyrolaceae - Грушанковые				
73	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.s.l. - Грушанка круглолистная	Верхоянье	Л	Наши данные
Сем. Ericaceae - Вересковые				
74	<i>Andromeda polifolia</i> L. s.l. - Подбел болотный	Тундра Тайга, горы Верхоянья	Кор, л	Перфильев, 1975; наши данные
75	<i>Arcostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng. - Толокнянка обыкновенная	Тайга	Я	Перфильев, 1975, наши данные
76	<i>Arctous alpina</i> (L.) Niedenzu - Актоус альпийский	Тундра	П	Перфильев, 1975
77	<i>Ledum palustre</i> L. s.l. – Багульник болотный	Тайга	Кор, л	Перфильев, 1975, наши данные
78	<i>Oxycoccus</i> sp. - Клюква	Южная Якутия	Я	Наши данные
79	<i>Vaccinium uliginosum</i> L. s.l. - Голубика обыкновенная	Тундра Тайга	Л, п,я	Перфильев, 1975, наши данные
80	<i>V. vitis-idaea</i> L. s.l. - Брусника обыкновенная	Тайга	Л, п,я,цв	Перфильев, 1975, наши данные
Сем. Menyanthaceae - Вахтовые				
81	<i>Menyanthes trifoliata</i> L. - Вахта трехлистная	Тайга	Л	Перфильев, 1975
Сем. Polemoniaceae - Синюховые				
82	<i>Polemonium</i> sp. - Синюха	Тайга	Цветы	Перфильев, 1975
Сем. Lamiaceae – Яснотковые				
83	<i>Thymus serpyllum</i> L. s.l. - Тимьян ползучий	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
Сем. Scrophulariaceae - Норичниковые				
84	<i>Pedicularis</i> sp. - Мытник	Тайга	Л, бут.	Перфильев, 1975
Сем. Lentibulariaceae - Пузырчатковые				
85	<i>Pinguicula</i> sp. - Жирянка	Горы Верхоянья	С	Наши данные

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л – листья, п – почки, хв – хвоя, пб – побеги, пл – плоды, с –сережки, см – семена, кор – коробочки, я – ягода, цв – цветы, бут - бутоны.

Состав беспозвоночных, поедаемых белой куропаткой (по данным анализа содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

Состав	Район исследований	Фазы развития	Источник данных
Тип Arthropoda – Членистоногие			
Класс Arachnida – Паукообразные			
Отряд Aranei – Пауки	тайга	Имаго	Перфильев, 1975, Наши данные
Отряд Acari – Клещи	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Класс Insecta – Насекомые			
Отряд Collembola – Коллемболы	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Ephemeroptera – Поденки	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Plecoptera – Веснянки	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Orthoptera – Прямокрылые	тайга	Имаго	Ларионов и др., 1991, наши данные
Отряд Homoptera – Равнокрылые			
Подотряд Cicadinea – Цикадовые	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Heteroptera – Полужесткокрылые			
Сем. Saldidae – Клопы прибрежники	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Thysanoptera – Трипсы	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Coleoptera – Жесткокрылые	тайга	Имаго	Ларионов и др., 1991, Перфильев, 1975, наши данные
Сем. Hydrophilidae – Водолюбы	Горы Верхоянье	Имаго	Наши данные
Сем. Coccinellidae – Божьи коровки	Горы Верхоянье	Имаго	Наши данные
Сем. Chrysomelidae – Листоеды	Горы Верхоянье	Личинка	Наши данные
Сем. Curculionidae – Долгоносики	тайга	Имаго	Наши данные
Отряд Neuroptera – Сетчатокрылые	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Trichoptera – Ручейники	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Отряд Lepidoptera – Чешуекрылые	тайга	Личинка, имаго	Ларионов и др., 1991, Перфильев, 1975, Наши данные
Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые	тайга	Имаго, личинка	Перфильев, 1975, Наши данные
Сем. Tenthredinidae – Пилильщики	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Сем. Ichneumonidae – Наездники	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Надсем. Formicoidea – Муравьи	тайга	Имаго, личинка	Перфильев, 1975, Наши данные
Отряд Diptera – Двукрылые	тайга	Имаго	Ларионов и др., 1991, наши данные
Подотряд Nematocera – Длинноусые	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Сем. Culicidae – Кровососущие комары	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Ochlerotatus sp.	тайга	Имаго	Наши данные
Сем. Tipulidae – Долгоножки	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные
Сем. Simuliidae – Мошки	тайга	Имаго	Наши данные
Подотряд Brachycera – Короткоусые	тайга	личинка	Наши данные
Сем. Tabanidae – Слепни	Горы Верхоянья	Имаго	Наши данные

Виды растений, поедаемые тундрной куропаткой (по данным анализа
содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

№	Вид растения	Район	Поедаемые части	Источник данных
1	2	3	4	5
Мохообразные - Bryophyta				
1	<i>Polytrichum commune</i> Hedw. - Политрихум обыкновенный	Горы Верхоянья	Пб., кор	Наши данные
2	Др. мхи	Горы Верхоянья	Кор	Наши данные
Сосудистые растения				
Сем. Equisetaceae - Хвощевые				
3	<i>Equisetum arvense</i> L. - Хвощ полевой	Горы Верхоянья	Пб	Наши данные
Сем. Pinaceae - Сосновые				
4	<i>Larix dahurica</i> ssp. <i>sajanderi</i> (Mayr) Dyl. - Лиственница Каяндера	Горы Верхоянья	Хв, см	Наши данные
5	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel - Кедровый стланик	Горы Верхоянья	Орешки	Наши данные
Сем. Cyperaceae - Осоковые				
6	<i>Carex fuliginosa</i> ssp. <i>misandra</i> (R. Br.) W. Dietr. - Осока муженавистническая	Горы Верхоянья	См, колоски	Наши данные
7	<i>C. vesicata</i> Mensh. - О. пузырчатая	Горы Верхоянья	См	Наши данные
8	<i>C. sp.</i> - Осока	Северо-Западная Якутия	См	Наши данные
9	<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck. - Пушица узколистная	Горы Верхоянья	Цв., пуховки, пб	Наши данные
Сем. Juncaceae - Ситниковые				
10	<i>Luzula pallescens</i> Sw. - Ожика бледноватая	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
Сем. Melanthiaceae - Мелантиевые				
11	<i>Tofieldia sp.</i> - Тофельдия	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
Сем. Salicaceae - Ивовые				
12	<i>Salix polaris</i> Wahlenb. - Ива полярная	Горы Верхоянья	С, л	Наши данные
13	<i>S. pulchra</i> Cham. - И. красивая	Верхоянская котловина Горы Верхоянья	Кп, п, л	Наши данные
14	<i>S. saxatilis</i> Turcz. ex Ledeb. - И. скальная	Предгорье Верхоянья	Кп, п, л	Наши данные
15	<i>S. sp.</i> - Ива	Горы Верхоянья	Кп, кора	Перфильев, 1975, Наши данные

1	2	3	4	5
Сем. Betulaceae - Березовые				
16	<i>Betula middendorffii</i> Trautv. et С.А. Mey. - Береза Миддендорфа	Горы Верхоянья	С, л	Наши данные
17	<i>B. nana</i> ssp. <i>exilis</i> (Sukacz.) Hult. - Б. тощая	Горы Верхоянья	Кп, с	Перфильев, 1975, Наши данные
18	<i>B. sp.</i> - Береза	Нижняя Лена, Верхоянье, северо-западная Якутия	Кп, п, с, л	Наши данные
19	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar - Ольховник (Душекия кустарниковая)	Верхоянье, средняя и нижняя Лена, Колыма	Кп, п	Андреев, 1979, Наши данные
Сем. Polygonaceae - Гречишные				
20	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F. Gray - Змеевик (Горец) живородящий	Горы Верхоянья	Соцв, пб	Наши данные
21	<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill - Кисличник двухстолбчатый	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
22	<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray - Горец земноводный	Предгорье и горы Верхоянья	Соцв	Наши данные
Сем. Caryophyllaceae - Гвоздичные				
23	<i>Silene stenophylla</i> Ledeb. - Смолевка узколистная	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
24	<i>Stellaria sp.</i> - Звездчатка	Горы Верхоянья	Соцв, плоды	Наши данные
Сем. Saxifragaceae - Камнеломковые				
25	<i>Saxifraga bronchialis</i> L. - Камнеломка гребенчато-реснитчатая	Верхоянье, северо-западная Якутия	Соцв	Наши данные
26	<i>Saxifraga cernua</i> L. - К. поникшая	Горы Верхоянья	Соцв	Наши данные
27	<i>S. nelsoniana</i> D. Don. - К. Нельсона	Горы Верхоянья	Соцв	Наши данные
Сем. Grossulaceae - Крыжовниковые				
28	<i>Ribes fragrans</i> Pall. - Смородина скальная	Горы Верхоянья	Я	Наши данные
29	<i>R. glabellum</i> (Trautv. et Mey.) Hedl. - С. голенькая	Горы Верхоянья	Я	Наши данные
30	<i>R. triste</i> Pall. - С. печальная	Горы Верхоянья	Я	Наши данные
Сем. Rosaceae - Розоцветные				
31	<i>Comarum palustre</i> L. - Сабельник болотный	Горы Верхоянья	Л, пб	Наши данные
32	<i>Dryas grandis</i> Juz. - Дриада большая	Горы Верхоянья	Л, сб	Наши данные

1	2	3	4	5
33	<i>D. punctata</i> Juz. - Д. точечная	Колыма, Горы Верхоянья	Л, сб	Наши данные
34	<i>D. punctata</i> Juz. - Д. точечная	Горы Верхоянья	Л, пб., кор, корни	Наши данные
35	<i>Potentilla</i> sp. - Лапчатка	Горы Верхоянья	См, кор	Наши данные
36	<i>Rosa acicularis</i> Lindl. – Роза иглистая (Шиповник)	Горы Верхоянья	Я	Перфильев, 1975, Наши данные
37	<i>Rubus chamaemorus</i> L. - Морошка	Горы Верхоянья	Я	Наши данные
Сем. Fabaceae – Бобовые				
38	<i>Astragalus umbellatus</i> Bunge - Астрагал зонтичный	Горы Верхоянья	Л, пл	Наши данные
39	<i>Astragalus</i> sp. - Астрагал	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
40	<i>Hedysarum hedysaroides</i> ssp. <i>arcticum</i> B. Fedtsch.- Копеечник арктический	Горы Верхоянья	Л	Наши данные
41	<i>H.</i> sp. - Копеечник	Верхоянье, северо-западная Якутия	Л, соцв, пл	Наши данные
Сем. Empetraceae - Шикшевые				
42	<i>Empetrum nigrum</i> L. s. l. – Шикша черная (Водяника)	Колыма, Горы Верхоянья	Цв, я	Перфильев, 1975, Наши данные
Сем. Hippuridaceae - Хвостниковые				
43	<i>Hippuris vulgaris</i> L. - Хвостник обыкновенный (водяная сосенка)	Горы Верхоянья	Пб	Наши данные
Сем. Pyrolaceae - Грушанковые				
44	<i>Orthilia secunda</i> (L.) House s.l. – Ортилия (Рамишия) однобокая	Горы Верхоянья	Пл	Наши данные
Сем. Ericaceae - Вересковые				
45	<i>Andromedia poliforia</i> L. s.l. - Подбел болотный	Горы Верхоянья	Цв	Наши данные
46	<i>Ledum palustre</i> L. s.l. – Багульник болотный	Горы Верхоянья	Кор, цв	Наши данные
47	<i>Rhododendron</i> sp. - Рододендрон	Высокогорье Верхоянья	Бут	Наши данные
48	<i>Vaccinium uliginosum</i> L. s.l. - Голубика обыкновенная	Тундра, горы Верхоянья	Л, п,я	Наши данные
49	<i>V. vitis-idaea</i> L. s.l. - Брусника обыкновенная	Тундра, горы Верхоянья	Л, п, я, цв	Наши данные
Scrophulariaceae - Норичниковые				
50	<i>Pedicularis labradorica</i> Wirsing - Мытник лабрадорский	Горы Верхоянья	Пл	Наши данные

1	2	3	4	5
Сем. Adoxaceae - Адоксовые				
51	Adoxa moschatellina L. - Адокса мускусная	Горы Верхоянья	Л	Наши данные

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л - листья, п - почки, хв - хвоя, пб - побеги, пл - плоды, с - сережки, см - семена, кор - коробочки, я - ягода, цв - цветы, бут - бутоны.

Таблица 18

Виды беспозвоночных, поедаемых тундрной куропаткой

(по данным анализа содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

Состав членистоногих	Встречае- мость, %	Количество в одном зобу, экз.		Фазы развития
		Мин.	Макс.	
Тип Annelida – Кольчатые черви				
Класс Oligochaeta – Малощетинковые черви				
Сем. Lumbricidae – Дождевые черви	1,75	1	1	
Тип Arthropoda – Членистоногие				
Надкласс Mугарода - Многоножки	1,75	1	1	Им
Класс Arachnida – Паукообразные				
Отряд Aranei – Пауки	8,77	1	2	Им
Класс Insecta – Насекомые				
Отряд Collembola – Коллемболы	3,51	1	2	Им
Отряд Homoptera – Равнокрылые				
Подотряд Cicadinea – Цикадовые	1,75	-	2	Им
Отряд Heteroptera – Полужесткокрылые	3,51	2	9	Им, лич
Отряд Coleoptera – Жесткокрылые (Жук sp)	3,51	2	3	Им
Сем. Staphylinidae – Стафилины	1,75	1	1	Им
Сем. Coccinellidae – Божьи коровки	1,75	-	8	Им
Сем. Chrysomelidae – Листоеды	1,75	1	1	Лич
Отряд Lepidoptera – Чешуекрылые	1,75	-	2	Лич, им
Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые	5,26	1	4	Им
Подотряд Symphyta – Сидячебрючие				
Сем. Tenthredinidae – Пилильщики	8,77	1	12	Им, лич
Подотряд Aprocrita – Стебельчатые				
Сем. Ichneumonidae – Наездники	1,75	-	7	Им
Надсем. Formicoidea – Муравьи	5,26	1	1	Им, лич
Надсем. Apoidea – Пчелиные				
Сем. Vombidae – Шмели	1,75	1	1	Им
Отряд Diptera – Двукрылые	7,02	1	7	Им
Сем. Culicidae – Кровососущие комары	5,26	4	42	Им
Сем. Simuliidae – Мошки	1,75	-	2	Им

Таблица 20

Встречаемость и количество разных видов корма в питании тундряной куропатки Центрального Верхоянья

Вид корма	Весна, n=11			Лето, n=18			Осень, n=8			Зима, n=12		
	Число зобов с данным кормом (шт)	Встречаемость (%)	Соотношение от общего веса кормов, (%)	Число зобов с данным кормом (шт)	Встречаемость (%)	Соотношение от общего веса кормов, (%)	Число зобов с данным кормом (шт)	Встречаемость (%)	Соотношение от общего веса кормов, (%)	Число зобов с данным кормом (шт)	Встречаемость (%)	Соотношение от общего веса кормов, (%)
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
"Веточный" корм												
<i>Вегетативные части древесно - кустарниковых растений</i>												
Ива, побеги, почки, сережки	7	63,6	13,30	1	5,6	4,17	3	37,5	7,90	3	25,0	8,30
Береза, побеги, цветочные почки	1	9,1	0,01	-	-	-	-	-	-	4	33,3	16,4
Ольховник, сережки, побеги, почки	5	45,5	20,5	3	16,7	9,75	5	62,5	35,85	12	100,0	70,80
Лиственница, хвоя	2	18,2	0,10	1	5,6	0,06	2	25,0	0,10	1	8,3	0,05
Кедровый стланик, орешки	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	8,3	0,05
Корешки, б.н.о.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	8,3	2,40
"Летняя зелень" и прочие корма												
<i>Вегетативные части древесно - кустарниковых растений</i>												
Ива, листья	1	9,1	0,10	7	38,9	18,85	2	25,0	1,20	-	-	-
Береза, листья	-	-	-	4	22,2	3,01	4	50,0	1,80	-	-	-
Голубика, листья	-	-	-	2	11,1	1,73	-	-	-	-	-	-
Смородина, листья	-	-	-	2	11,1	0,13	-	-	-	-	-	-
<i>Вегетативные части травянистых, кустарниковых и споровых растений</i>												
Брусника, листья	-	-	-	1	5,6	0,06	-	-	-	-	-	-
Астрагал, листья	4	36,4	4,10	2	11,1	0,38	-	-	-	-	-	-
Тофиельдия, листья	-	-	-	1	5,6	0,32	-	-	-	-	-	-
Дриада, листья	5	45,5	5,20	5	27,8	28,59	4	50,0	2,90	4	33,3	2,00

Продолжение табл. 20

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Лапчатка, листья	-	-	-	2	11,1	0,83	-	-	-	-	-	-
Горец, листья	3	27,3	4,51	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Камнеломка, листья	-	-	-	2	11,1	0,06	-	-	-	-	-	-
Адонис, листья	-	-	-	1	5,6	0,06	-	-	-	-	-	-
Копеечник, листья	-	-	-	1	5,6	0,96	-	-	-	-	-	-
Сабельник, листья	-	-	-	-	-	-	2	25,0	1,30	-	-	-
Травянистые б.н.о., листья	3	27,3	3,0	5	27,8	6,92	-	-	-	-	-	-
Политрихум, листья	2	18,2	0,50	2	11,1	0,64	-	-	-	-	-	-
Хвощ, побеги	-	-	-	-	-	-	2	25,0	13,7	-	-	-
Генеративные органы травянистых, кустарниковых и споровых растений												
Камнеломка, соцветия	3	27,3	1,00	2	11,1	0,71	-	-	-	-	-	-
Рододендрон, бутоны	-	-	-	1	5,6	0,06	-	-	-	-	-	-
Пушица, соцветия, пуховик	2	18,2	3,50	2	11,1	5,79	-	-	-	-	-	-
Горец, соцветия, колоски	5	45,5	0,50	3	16,7	0,06	-	-	-	-	-	-
Дриада, цветочные почки	-	-	-	1	5,6	0,13	-	-	-	-	-	-
Андромеда, цветы	2	16,2	0,10	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Копеечник, соцветия	-	-	-	1	5,6	0,32	-	-	-	-	-	-
Сабельник, коробочки	-	-	-	-	-	-	2	25,0	0,48	-	-	-
Мхи б.н.о., спорогонии	-	-	-	1	5,6	0,25	-	-	-	-	-	-
Плоды и семена древесно - кустарниковых и травянистых												
Лиственница, семена	1	9,1	0,10	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Звездчатка, плодик	1	9,1	1,17	1	5,6	2,56	-	-	-	-	-	-
Камнеломка, плодик	-	-	-	1	5,6	0,13	-	-	-	-	-	-
Багульник, коробочки	-	-	-	1	5,6	0,01	-	-	-	-	-	-
Осока, колоски с семенами	3	37,5	4,90	2	11,1	1,45	3	37,5	4,90	-	-	-
Травянистые б.н.о., семена	-	-	-	1	5,6	0,06	-	-	-	-	-	-
Ягода												
Брусника	6	54,5	13,10	3	16,7	7,12	1	12,5	1,30	-	-	-
Голубика	6	54,5	12,60	3	16,7	1,86	3	37,5	8,40	-	-	-
Водяника	5	45,5	11,60	1	5,6	1,47	4	50,0	20,10	-	-	-
Смородина	1	9,1	0,10	0	-	-	-	-	-	-	-	-
Беспозвоночные животные												
Насекомые, имаго	1	9,1	0,01	8	44,4	1,27	1	12,5	0,01	-	-	-
-«- , личинки	-	-	-	3	16,7	0,01	-	-	-	-	-	-

Виды растений, поедаемые каменным глухарем (по данным анализа
содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

№	Вид растения	Район	Поедаемые части	Источник данных
1	2	3	4	5
Мохообразные - Bryophyta				
1	Dicranum sp. - Дикран	Алданское нагорье	Пб, л	Наши данные
2	Polytrichum commune Hedw. - Политрихум обыкновенный	Усть-Майский район	Пб, л	Наши данные
3	Мох	Не уточнен	Пб	Егоров и др., 1959
Lichens - Лишайники				
4	Cetraria sp.	Олекминский район	Таллом	Наши данные
5	Cladonia sp.	Не уточнен	Пб	Егоров и др., 1959
Сосудистые растения				
Сем. Equisetaceae - Хвощевые				
6	Equisetum arvense L. - Хвощ полевой	Таежная зона Якутии	Пб	Ларионов и др., 1980, Егоров, Кривошеев, 1965
7	E. pratense Ehrh. - Х. луговой	Центральная Якутия	Пб	Наши данные
8	E. sp. - Хвощ	Центральная Якутия	Пб	Ларионов, 1965
Сем. Pinaceae - Сосновые				
9	Larix dahurica ssp. sajanderi (Mayr) Dyl. - Лиственница Каяндера	Таежная зона Якутии	Кп, п, сем, ш, хв	Воробьев, 1963 Ларионов, 1965 и др.
10	Pinus sibirica Du Roi - Кедр сибирский	Олекминский заповедник	Хв	Тирский, 2009
11	P. sylvestris L. - Сосна обыкновенная	Лено-Вилуйское междуречье	Хв	Ларионов и др., 1980,
12	Juniperus sp. - Можжевельник	Сем. Cupressaceae - Кипарисовые Лено-Вилуйское междуречье	Пл	Ларионов и др., 1980, Наши данные
13	Agrostis jacutica Schischk. - Полевица якутская	Сем. Poaceae - Мятликовые Лено-Вилуйское междуречье	Пб	Ларионов и др., 1980
14	Avena sativa L. - Овес посевной	Центральная Якутия	Колоски	Наши данные

1	2	3	4	5
15	<i>Calamagrostis</i> sp. - Вейник	Становой хребет	Пб, л	Наши данные
16	<i>Poa palustris</i> L. - Мятлик болотный	Алданское нагорье	Пб, л	Наши данные
Сем. Сурегасеae - Осоковые				
17	<i>Carex enervis</i> C.A. Mey. - Осока безжилковая	Бассейн Алдана	Пб, соцв	Наши данные
18	<i>C.</i> sp. - Осока	Таежная зона Якутии	Соцв	Ларионов, 1965, наши данные
19	<i>Eryophorum vaginatum</i> L. - Пушица влагалищная	Верхоянье	Пб, соцв	Наши данные
Сем. Агасеae - Ароидные				
20	<i>Calla palustris</i> L. - Белокрыльник болотный	Бассейн Вилюя	Соцв.	Андреев, 1974
Сем. Салисасеae - Ивовые				
21	<i>Salix pulchra</i> Cham. - Ива красивая	Верхоянье	Кп, п, с, л	Наши данные
22	<i>S.</i> sp. - Ива	Таежная зона Якутии	Пб, п	Воробьев, 1963 Ларионов, 1965 и др.
23	<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall. Skvorts. - Чозения толокнянколистная	Верхоянье	Пб, п	Наши данные
24	<i>Populus tremula</i> L. - Осина	Центральная Якутия	Пб	Наши данные
Сем. Ветуласеae - Березовые				
25	<i>Alnus hirsuta</i> (Spach. Turcz. ex Rupr. - Ольха волосистая	Верхоянье, Центральная Якутия	Пб, п, с	Наши данные
26	<i>Betula fruticosa</i> Pall. - Береза кустарниковая	Таежная зона Якутии	Пб, п, с, л	Воробьев, 1963, Ларионов, 1965 и др.
27	<i>B. nana</i> subsp. <i>exilis</i> (Sukacz.) Hult. - Б. тощая	Кобяйский р-н	П	Наши данные
28	<i>B. middendorffii</i> Trautv. et C.A. Mey. - Б. Миддендорфа	Верхоянье	Пб, п	Наши данные
29 30	<i>Rumex</i> sp. - Щавель <i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F. Gray - Змеевик живородящий	Сем. Polygonaceae - Гречишные Не уточнен Лено-Вилюйское междуречье	Пб, л Я	Перфильев, 1975 Ларионов и др., 1980

1	2	3	4	5
Сем. Ranunculaceae Лютиковые				
31	<i>Delphinium crassifolium</i> Schrad. ex Ledeb - Живокость толстолистная	Ленский район	Пб	Наши данные
Сем. Grossulaceae - Крыжовниковые				
32	<i>Ribes dikuscha</i> Fisch. ex Turcz. – Смородина дикуша (Охта)	Верхоянье	Я	Наши данные
33	<i>R. nigrum</i> L. - С. черная	Центральная Якутия	Я	Наши данные
34	<i>R. sp.</i> - Смородина	Лено-Вилуйское междуречье, южная Якутия. верхоянье	Я	Ларионов и др., 1980 Наши данные
Сем. Rosaceae - Розоцветные				
35	<i>Fragaria orientalis</i> Losinsk. - Земляника восточная	Лено-Вилуйское междуречье	Я	Ларионов и др., 1980
36	<i>Rubus avium</i> Mill. - Черемуха обыкновенная	Не уточнен	Я	Наши данные
37	<i>Pentaphylloides fruticosa</i> - Пятилистник кустарниковый (Курильский чай)	Олекминский район	Л	Наши данные
38	<i>Potentilla sp.</i> - Лапчатка	Верхоянье	Л	Наши данные
39	<i>Rosa acicularis</i> Lindl. – Роза иглистая (Шиповник)	Таежная зона Якутии	Я, л	Воробьев, 1963 Ларионов, 1965 и др.
40	<i>Rubus arcticus</i> L. - Княженика	Бассейн р.Токко, р.Вилуй	Я	Егоров и др., 1959
41	<i>Sanguisorba officinalis</i> L. - Кровохлебка лекарственная	Алданское нагорье	См	Наши данные
42	<i>Spiraea dahurica</i> (Rupr.) Maxim. - Таволга даурская	Алданское нагорье	Л	Наши данные
43	Розоцветные	Алданское нагорье	Пл	Наши данные
Сем. Fabaceae – Бобовые				
44	<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Spreng. - Чина приземистая	Усть-Майский район	Пб, л	Наши данные

1	2	3	4	5
45	<i>L. sp.</i> - Чина	Бассейн Вилюя	Л	Андреев, 1974
46	<i>Trifolium sp.</i> - Клевер	Не уточнен	Пб, л	Перфильев, 1975
47	<i>Vicia cracca L.</i> – Вика мышинная	Лено-Вилюйское междуречье, Верхоянье	Пб, л	Ларионов и др., 1980, Наши данные
48	<i>V. sp.</i> - Вика	Алданское нагорье	Пб, л	Наши данные
49	Бобовые	Лено-Вилюйское междуречье	Сем, пб, л	Ларионов и др., 1980
Сем. Onagraceae - Кипрейные				
50	<i>Chamaenerion sp.</i> - Иван-чай	Алданское нагорье	Соцв, л	Наши данные
Сем. Cornaceae - Кизилловые				
51	<i>Swida alba (L.) Opiz</i> - Свидина белая	Бассейн Вилюя	Я	Андреев, 1974
Сем. Pyrolaceae - Грушанковые				
52	<i>Orthilia secunda (L.)</i> <i>House s.l.</i> – Ортилия (Рамишия) однобокая	Алданское нагорье	Л	Наши данные
53	<i>Pyrola rotundifolia</i> <i>L.s.l.</i> - Грушанка круглолистная	Верхоянье	Л	Наши данные
Сем. Ericaceae - Вересковые				
54	<i>Arcostaphylos uva-</i> <i>ursi (L.) Spreng.</i> - Толокнянка обыкновенная	Лено-Вилюйское междуречье	Я, л	Ларионов и др., 1980, Андреев, 1974,
55	<i>Arctous alpina (L.)</i> <i>Nieden zu</i> - Актоус альпийский	Верхоянье	Я	Наши данные
56	<i>Ledum palustre L. s.l.</i> – Багульник болотный	Центральная Якутия, Верхоянье	Пб, л	Ларионов, 1965. наши данные
57	<i>Oxycoccus sp.</i> - Клюква	Лено-Вилюйское междуречье	Я	Ларионов и др., 1980
58	<i>Rhododendron</i> <i>dauricum L.</i> - Рододендрон даурский	Алданское нагорье	Л	Наши данные
59	<i>Vaccinium</i> <i>uliginosum L. s.l.</i> - Голубика обыкновенная	Таежная зона Якутии	Я, л	Воробьев, 1963 Ларионов, 1965 и др.
Сем. Scrophulariaceae - Норичниковые				
60	<i>Pedicularis</i> <i>verticillata L.</i> - Мытник мутовчатый	Алданское нагорье	Пб, цв	Наши данные

1	2	3	4	5
Сем. Asteraceae - Астровые				
61	Artemisia sp. - Полынь	Лено-Вилуйское междуречье	Соцв.	Ларионов и др., 1980
62	Разнотравье	Лено-Вилуйское междуречье	Сем, пб, л	Ларионов и др., 1980

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л – листья, п – почки, хв – хвоя, пб – побеги, пл – плоды, с – сережки, см – семена, кор – коробочки, я – ягода, цв – цветы, бут - бутоны.

Таблица 23

Виды беспозвоночных, поедаемых каменным глухарем (по данным анализа содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

№	Состав членистоногих	Район	Фазы развития	Источник данных
1	2	3	4	5
Тип Mollusca – Моллюски				
1	Класс Gastropoda – Брюхоногие моллюски	Таежная зона Якутии		Ларионов, 1965, Ларионов и др., 1980
Тип Arthropoda – Членистоногие Класс Arachnida – Паукообразные				
2	Отряд Aranei – Пауки	Таежная зона Якутии	Имаго	Наши данные
Класс Insecta – Насекомые				
3	Отряд Odonata – Стрекозы	Центральная Якутия	Имаго	Ларионов и др., 1980
4	Отряд Orthoptera – Прямокрылые	Таежная зона Якутии	Имаго	Воробьев, 1963, Ларионов и др., 1980 и др., наши данные
5	Отряд Heteroptera – Полужесткокрылые	Таежная зона Якутии	Имаго	Ларионов и др., 1980, Наши данные
6	Отряд Coleoptera – Жесткокрылые	Таежная зона Якутии		Ларионов и др., 1980, Воробьев, 1963, наши данные
7	Сем. Carabidae – Жужелицы	Верхоянье	Имаго	Наши данные
8	Сем. Staphylinidae – Стафилины	Верхоянье	Имаго	Наши данные
9	Сем. Coccinellidae – Божьи коровки	Верхоянье	Имаго	Наши данные
10	Сем. Chrysomelidae – Листоеды	Верхоянье	Имаго	Наши данные
11	Сем. Curculionidae – Долгоносики	Верхоянье	Имаго	Наши данные
12	Отряд Trichoptera – Ручейники	Бассейн Лены		Гермогенов (не опубликовано)
13	Отряд Lepidoptera – Чешуекрылые	Таежная зона Якутии	Гусеницы	Ларионов и др., 1980
14	Сем. Noctuidae – Совки	Верхоянье		Наши данные
15	Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые	Верхоянье		Наши данные

1	2	3	4	5
16	Сем. Tenthredinidae – Пилильщики	Верхоянье	Личинки	Наши данные
	Надсем. Formicoidea – Муравьи	Таежная зона Якутии	Имаго, яйца	Воробьев, 1963 Наши данные
17	Отряд Diptera – Двукрылые	Таежная зона Якутии	Имаго	Ларионов и др., 1980, Наши данные
18	Подотряд Brachycera – Короткоусые	Верхоянье		Наши данные
19	Сем. Tabanidae – Слепни	Верхоянье		Наши данные
20	Лягушки	Таежная зона Якутии	Ноги, голова	Ларионов, 1965, Ларионов и др., 1980

Таблица 30

Виды растений, поедаемые обыкновенным глухарем (по данным анализа содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

№	Вид растения	Поедаемые части	Источник данных
1	2	3	4
Сосудистые растения			
Сем. Pinaceae - Сосновые			
1	<i>Pinus sylvestris</i> L. - Сосна обыкновенная	Хв, шишечки	Андреев, 1974, Ларионов и др., 1980
2	<i>P. sibirica</i> Du Tour - Кедр сибирский	Хв	Наши данные
Сем. Cyperaceae - Осоковые			
3	<i>Carex</i> sp. - Осока	См	Наши данные
Сем. Salicaceae - Ивовые			
4	<i>Populus tremula</i> L. - Осина	Л	Ларионов и др., 1980
Сем. Betulaceae - Березовые			
5	<i>Betula</i> sp. - Береза	Пб, с	Наши данные
Сем. Polygonaceae - Гречишные			
6	<i>Persicaria</i> sp. - Горец	См	Наши данные
Сем. Cupressaceae - Кипарисовые			
7	<i>Juniperus</i> sp. - Можжевельник	Пл	Ларионов и др., 1980
Сем. Ranunculaceae - Лютиковые			
8	<i>Trollius sibiricus</i> - Купальница	Соцв	Наши данные
Сем. Grossulaceae - Крыжовниковые			
9	<i>Ribes</i> sp. - Смородина	Я	Ларионов и др., 1980
Сем. Rosaceae - Розоцветные			
10	<i>Fragaria orientalis</i> Losinsk. - Земляника восточная	Я	Ларионов и др., 1980 Наши данные
11	<i>Rosa acicularis</i> Lindl. – Роза иглистая (Шиповник)	Пл	Ларионов и др., 1980 Наши данные
Сем. Ericaceae - Вересковые			
12	<i>Arcostaphylos uva-ursi</i> (L.) Толокнянка обыкновенная	Я	Ларионов и др., 1980 Воробьев, 1963
13	<i>Oxycoccus</i> sp. - Клюква	Я	Воробьев, 1963

1	2	3	4
14	<i>Vaccinium uliginosum</i> L. s.l. - Голубика обыкновенная	Я, л	Ларионов и др., 1980, Наши данные
15	<i>V. vitis-idaea</i> L. s.l. - Брусника обыкновенная	Я, л	Ларионов и др., 1980 Наши данные
Сем. Saprifoliaceae - Жимолостные			
16	<i>Lonicera</i> sp.	Л	Наши данные
17	Травянистые, б.н.о.	Ст., л	Наши данные
18	Грибы		Ларионов и др., 1980

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л - листья, п - почки, хв - хвоя, пб - побеги, пл - плоды, с - сережки, см - семена, кор - коробочки, я - ягода, цв - цветы, бут - бутоны.

Таблица 32

Виды растений, поедаемые тетеревом (по данным анализа содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

№	Вид растения	Район	Поедаемые части	Источник данных
1	2	3	4	5
Мохообразные - Bryophyta				
1	<i>Polytrichum commune</i> Hedw. - Политрихум обыкновенный	Центральная Якутия	Пб	Наши данные
Сем. Equisetaceae - Хвощевые				
2	<i>Equisetum arvense</i> L. - Хвощ полевой	Бассейн Лены Центральная Якутия	Пб	Наши данные
Сем. Pinaceae - Сосновые				
3	<i>Larix dahurica</i> ssp. <i>sajanderi</i> (Mayr) Dyl. - Лиственница Каяндера	Бассейн Лены Лено-Вилуйское междуречье	Хв Пб, п	Ларионов и др., 1980
4	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour - Кедр сибирский	Ленский район	Орешки	Косыгин, 1963
5	<i>P. sylvestris</i> L. - Сосна обыкновенная	Бассейн Лены Лено-Вилуйское междуречье	Хв Первогодние шишки	Наши данные Ларионов и др., 1980
Сем. Cupressaceae - Кипарисовые				
6	<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd. - Можжевельник сибирский	Бассейн Лены Бассейн Вилюя	Я	Андреев, 1974
Сем. Poaceae - Мятликовые				
7	<i>Аlopecurus arundinaceus</i> Poig - Лисохвост тростниковый	Центральная Якутия	Пб, л	Наши данные

1	2	3	4	5
8	<i>Avena sativa</i> L. - Овес полевой	Центральная Якутия	Зерна	Ларионов и др., 1991
9	<i>Poa</i> sp. - Мятлик	Центральная Якутия	Пб, л	Наши данные
10	<i>Triticum aestivum</i> L. - Пшеница летняя	Центральная Якутия	Зерна	Ларионов и др., 1991
Сем. Cyperaceae - Осоковые				
11	<i>E. vaginatum</i> L. - Пушица влагалищная	Центральная Якутия	Пб, л	Наши данные
12	<i>Carex</i> sp. - Осока	Лено-Виллюйское междуречье	Соцв	Ларионов и др., 1980
Сем. Salicaceae - Ивовые				
13	<i>Salix</i> sp. - Ива	Лено-Виллюйское междуречье	Пб, п, соцв.	Ларионов и др., 1980
Сем. Betulaceae - Березовые				
14	<i>Alnus hirsuta</i> (Spach) Turcz. ex Rupr. – Ольха волосистая	Бассейн Лены	Пб	Наши данные
15	<i>Betula fruticosa</i> Pall. - Береза кустарниковая	Бассейн Лены	С, пб	Наши данные
16	<i>B. pendula</i> Roth. - Б. повислая	Якутия Лено-Виллюйское междуречье Центральная, Юго-Западная Якутия Бассейн Вилюя Ленский район Центральная Якутия	С С, пб С, пб, п Цветочные п С., п С., п	Воробьев, 1963 Ларионов и др., 1980 Наши данные Андреев, 1974 Косыгин, 1963 Седалищев, 2000
17	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar - Ольховник (Душекия кустарниковая)	Центральная Якутия	Пб, п	Наши данные
	<i>Populus tremula</i> L. - Осина	Центральная Якутия	С, п, л	
Сем. Polygonaceae - Гречишные				
18	<i>Rumex thyrsoiflorus</i> Fingerh. - Щавель пирамидальный	Центральная Якутия	Л	Наши данные
Сем. Portulacaceae Портулаковые				
19	<i>Claytonia</i> sp. - Клайтония	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
Сем. Caryophyllaceae - Гвоздичные				
20	<i>Cerastium</i> sp. - Ясколька	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные

1	2	3	4	5
21	<i>Pulsatilla flavescens</i> (Zucc.) Juz. - Прострел желтоватый	Лено-Виллойское междуречье	Соцв	Ларионов и др., 1980
Сем. Saxifragaceae - Камнеломковые				
22	<i>Saxifraga</i> sp. - Камнеломка	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
Сем. Rosaceae - Розоцветные				
23	<i>Potentilla</i> sp. - Лапчатка	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
24	<i>Rosa acicularis</i> Lindl. – Роза иглистая (Шиповник)	Якутия Лено-Виллойское междуречье Бассейн Лены	Пл	Воробьев, 1963 Ларионов и др., 1980 Наши данные
25	<i>Rubus arcticus</i> L. - Княженика	Центральная Якутия	Л	Наши данные
26	<i>Sanguisorba officinalis</i> L. - Кровохлебка лекарственная	Центральная Якутия	Л, цв	Наши данные
27	<i>Spiraea media</i> Schmidt. - Таволга средняя	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
Сем. Fabaceae – Бобовые				
28	<i>Astragalus</i> sp. - Астрагал	Центральная Якутия	Л, пб, кор	Наши данные
29	<i>Hedysarum</i> sp. - Копеечник	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
30	<i>Vicia cracca</i> L. – Вика (горошек) мышинный	Бассейн Лены	Стручки	Наши данные
31	Бобовые sp.	Бассейн Лены, Центральная Якутия	См Л, ст, см	Наши данные
Сем. Empetraceae - Шикшевые				
32	<i>Empetrum nigrum</i> L. s.l. – Водяника	Бассейн Лены	Я, л	Наши данные
Сем. Ericaceae - Вересковые				
33	<i>Andromeda polifolia</i> L. - Подбел многолистный	Центральная Якутия	Л	Наши данные
34	<i>Arcostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng. - Толокнянка обыкновенная	Бассейн Лены Лено-Виллойское междуречье	Я, л Я	Ларионов и др., 1980 Наши данные
35	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.s.l. - Грушанка круглолистная	Центральная Якутия	Л	Наши данные
36	<i>Vaccinium uliginosum</i> L. s.l. - Голубика	Бассейн Лены	Я, л	Наши данные
37	<i>V. vitis-idaea</i> L. s.l. - Брусника	Бассейн Лены Лено-Виллойское междуречье Центральная Якутия	Я, л Я, пб, п Я	Воробьев, 1963 Ларионов и др., 1980 Наши данные

1	2	3	4	5
Scrophulariaceae - Норичниковые				
38	<i>Pedicularis</i> sp. - Мытник	Центральная Якутия	Пб	Наши данные
Сем. Caprifoliaceae - Жимолостные				
39	<i>Lonicera altaica</i> Pall. ex DC. - Жимолость алтайская	Центральная Якутия	Л	Наши данные
Сем. Asteraceae - Астровые				
40	<i>Chamomilla recutita</i> L. (Rauschert) - Хамомилла ободранная	Центральная Якутия	Цв	Наши данные
41	<i>Hieracium umbellatum</i> L.- Ястребинка зонтичная	Центральная Якутия	Соцв	Наши данные
42	<i>Taraxacum ceratophorum</i> (Ledeb.) DC - Одуванчик рогатый	Центральная Якутия	Соцв	Наши данные
43	Травянистые, б.н.о.	Бассейн Лены	Я, л	Наши данные

СОКРАЩЕНИЯ: кп – концевые побеги, ст – стебель, л – листья, п – почки, хв – хвоя, 456б – побеги, пл – плоды, с – сережки, см – семена, кор – коробочки, я – ягода, цв – цветы, бут – бутоны.

Таблица 33

Виды беспозвоночных, поедаемые тетеревом (по данным анализа содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

№	Состав членистоногих	Район	Фазы развития	Источник данных
	Класс Oligochaeta – Малощетинковые черви			
1	Сем. Lumbricidae – Дождевые черви	456б456но-Вилуйское междуречье		Ларионов и др., 1980
Тип Arthropoda – Членистоногие Класс Arachnida – Паукообразные				
2	Отряд Aranei – Пауки	Центральная Якутия	Имаго	Наши данные
Класс Insecta – Насекомые				
3	Отряд Ephemeroptera – Поденки	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
4	Отряд Orthoptera – Прямокрылые	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
5	Отряд Coleoptera – Жесткокрылые	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
6	Сем. Coccinellidae – Божьи коровки	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные

7	Отряд Trichoptera – Ручейники	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
8	Отряд Lepidoptera – Чешуекрылые	Бассейн Лены	Гусеница	Наши данные
9	Сем. Noctuidae – Совки	Бассейн Лены	Гусеница	Наши данные
10	Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые	Бассейн Лены	Имаго	Наши данные
11	Надсем. Formicoidea – Муравьи	Бассейн Лены	Имаго	Наши данные
12	Отряд Diptera – Двукрылые	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
13	Сем. Culicidae – Кровососущие комары	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные
14	Сем. Tabanidae – Слепни	Центральная Якутия	Л, пб	Наши данные

Виды растений, поедаемые рябчиком (по данным анализа содержимого зобов
и литературным сведениям) в Якутии

№	Вид растения	Район	Поедаемые части	Источник данных
1	2	3	4	5
Bryophyta – Мохообразные				
1	<i>Polytrichum commune</i> Hedw. – Политрихум обыкновенный	Верхоянье	Пб, кор	Наши данные
2	<i>Polytrichum</i> sp. – Кукушкин лён	Якутия	Кор	Перфильев, 1975
3	Прочие мхи	Южная Якутия	Кор	Наши данные
Lichens – Лишайники				
4	<i>Cetraria</i> sp.	Южная Якутия	Таллом	Наши данные
5	Прочие кустистые лишайники (Ягель)	Якутия	Пб	Перфильев, 1975
Сосудистые растения				
6	Папоротник	Южная Якутия	Пб	Наши данные
Сем. Equisetaceae – Хвощевые				
8	<i>Equisetum scirpoides</i> Michx – Хвощ камышковый	Бассейн Вилюя	Пб	Андреев, 1974
7	<i>E.</i> sp. – Хвощ	Якутия, Южная Якутия, Центральная Якутия	Пб, л Кор Пб, л	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Наши данные Ларионов, 1965
Сем. Pinaceae – Сосновые				
9	<i>Larix dahurica</i> ssp. <i>Sajanderi</i> (Mayr) Dyl. – Лиственница Каяндера	Средняя Лена Центральная и Южная Якутия	См, 458б, п, хв См, хв	Ревин и др., 1978 Наши данные
10	<i>Picea obovata</i> Ledeb. – Ель сибирская	Средняя Лена Южная Якутия	См	Ревин и др., 1978 Наши данные
Сем. Cupressaceae – Кипарисовые				
11	<i>Juniperus</i> sp. – Можжевельник	Бассейн Вилюя Средняя Лена	Я	Андреев, 1974, Ревин и др., 1978
Сем. Poaceae – Мятликовые				
2	<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir – Лисохвост тростниковый	Южная Якутия	Пб	Наши данные
13	<i>Poa</i> sp. – Мятлик	Верхоянье	Пб	Наши данные
14	Злаки	Центральная и Южная Якутия	Колоски	Наши данные
Сем. Cyperaceae – Осоковые				
15	<i>Eriophorum</i> – Пушица	Верхоянье	Пб, пуховики	Наши данные
16	<i>Carex</i> sp. – Осока	Якутия Центральная и Южная Якутия	Л См, соцв	Перфильев, 1975 Ларионов, 1965 Наши данные

1	2	3	4	5
Сем. Salicaceae – Ивовые				
17	<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Skvorts. – Чозения крупночешуйная	Верхоянье	П	Наши данные
18	<i>Populus suaveolens</i> Fisch. – Тополь душистый	Средняя Лена Центральная Якутия	Пб, п Пб	Ревин и др., 1978 Наши данные
19	<i>P. tremula</i> L. – Осина	Центральная Якутия	Пб,п	Наши данные
20	<i>Salix pulchra</i> Cham. – Ива красивая	Верхоянье	Пб	Наши данные
21	<i>S. sp.</i> – Ива	Якутия Центральная Якутия Верхоянье	С, 459б, п, л	Перфильев, 1975 Ларионов, 1965 Наши данные
Сем. Betulaceae – Березовые				
22	<i>Alnus hirsute</i> (Spach. Turcz.) – Ольха волосистая	Вся Якутия		Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Ларионов, 1965 Наши данные
23	<i>Duschekia fruticosa</i> (Rupr.) Pouzar - Ольховник (Душекия кустарниковая)	Бассейн Вилюя	П	Андреев, 1974
24	<i>Betula fruticosa</i> Pall. – Береза кустарниковая	Центральная Якутия Бассейн Лены	Пб, п, л	Ларионов, 1965 Наши данные
25	<i>B. nana</i> subsp. <i>Exilis</i> (Sukacz.) Hult. – Б. тощая	Верхоянье	Пб, п	Наши данные
	<i>B. pendula</i> Roth. – Б. повислая	Бассейн Вилюя	Цветочные п	Андреев, 1974
27	<i>B. sp.</i> – Береза	Вся Якутия	С, 459б, п, л	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Ревин и др., 1978 Ларионов, 1965 Наши данные
Сем. Polygonaceae – Гречишные				
28	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F. Gray – Змеевик (Горец) живородящий	Верхоянье	Пб	Наши данные
29	<i>Rumex thyrsoflorus</i> Fingerh. – Щавель пирамидальный	Центральная Якутия	Пб, л	Наши данные
30	<i>Rumex</i> – Щавель	Якутия	Пб, л	Перфильев, 1975
Сем. Coryophyllaceae – Гвоздичные				
31	<i>Coryophyllaceae</i>	Верхоянье	Кор	Наши данные
Сем. Ranunculaceae Лютиковые				
32	<i>Ranunculaceae</i> - Лютиковые	Южная Якутия	Пб, л, цв	Наши данные

1	2	3	4	5
Сем. Saxifragaceae - Камнеломковые				
33	<i>Saxifraga</i> sp. - Камнеломка	Центральная Якутия	Пб, л	Наши данные
Сем. Grossulaceae - Крыжовниковые				
34	<i>Ribes</i> sp. – Смородина красная	Якутия Средняя Лена Центральная и Южная Якутия	Я Я	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Ревин и др., 1978 Ларионов, 1965 Наши данные
35	<i>R. nigrum</i> L. - С. черная	Южная Якутия	Я	Наши данные
Сем. Rosaceae - Розоцветные				
36	<i>Crataegus daurica</i> Koehne - Боярышник даурский	Якутия Южная Якутия	Я	Перфильев, 1975 Наши данные
37	<i>Fragaria orientalis</i> Losinsk. - Земляника восточная	Центральная Якутия	Я	Ларионов, 1965
38	<i>Padus avium</i> Mill. - Черемуха обыкновенная	Якутия	Я, цв	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975
39	<i>Potentilla</i> sp. - Лапчатка	Центральная Якутия	Пб	Наши данные
40	<i>Rosa acicularis</i> Lindl. – Роза иглистая (Шиповник)	Якутия Центральная и Южная Якутия	Цв, я	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Ларионов, 1965 Наши данные
41	<i>Rubus chamaemorus</i> L. - Морошка	Южная Якутия, Верхоянье	Я	Наши данные
42	<i>Sorbus sibirica</i> Hedl. – Рябина сибирская	Якутия Средняя Лена Южная Якутия	Л, п, я	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Ревин и др., 1978 Наши данные
43	<i>Spiraea dahurica</i> (Rupr.) Maxim. - Таволга даурская	Южная Якутия	Л	Наши данные
Сем. Fabaceae – Бобовые				
44	<i>Vicia cracca</i> L. – Вика (горошек) мышинный	Южная Якутия, Верхоянье	Пб, струч	Наши данные
45	<i>V. sp.</i> – Вика, горошек	Центральная и Южная Якутия, Верхоянье	Пб, л	Наши данные
46	Бобовые	Бассейн Лены	Пб	Наши данные
Сем. Oxalidaceae - Кисличные				
47	<i>Oxalis acetosella</i> L. - Кислица обыкновенная	Южная Якутия	Пб, л	Наши данные
Сем. Cornaceae - Кизилы				
48	<i>Swida alba</i> (L.) Opiz - Свидина белая	Средняя Лена	Я	Ревин и др., 1978
Сем. Empetraceae - Шикшевые				

1	2	3	4	5
49	<i>Empetrum nigrum</i> L. s.l. – Шикша черная (Водяника)	Якутия Верхоянье	Я	Перфильев, 1975 Наши данные
Сем. <i>Apiaceae</i> – Сельдерейные				
50	<i>Carum carvi</i> L. - Тмин обыкновенный	Верхоянье	Пб, л	Наши данные
Сем. <i>Pyrolaceae</i> - Грушанковые				
51	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.s.l. - Грушанка круглолистная	Южная Якутия	Л	Наши данные
Сем. <i>Ericaceae</i> - Вересковые				
52	<i>Andromeda polifolia</i> L. s.l. - Подбел болотный	Центральная Якутия	Пб, л	Наши данные
53	<i>Arcostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng. - Толокнянка	Якутия Бассейн Лены Центральная и Южная Якутия	Я, п, л	Перфильев, 1975 Ларионов, 1965 Наши данные
54	<i>Ledum palustre</i> L. s.l. – Багульник болотный	Якутия	Кор, л	Перфильев, 1975
55	<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr. - Клюква мелкоплодная	Центральная Якутия	Я	Ларионов, 1965
56	<i>Vaccinium uliginosum</i> L. s.l. - Голубика обыкновенная	Якутия Бассейн Лены Центральная и Южная Якутия, Верхоянье	Я, л, п	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Ларионов, 1965 Наши данные
57	<i>V. vitis-idaea</i> L. s.l. - Брусника обыкновенная	Якутия Бассейн Лены Средняя Лена Центральная и Южная Якутия, Верхоянье	Цв, я, л, п	Воробьев, 1963 Перфильев, 1975 Ревин и др., 1978 Ларионов, 1965 Наши данные
Сем. <i>Polemoniaceae</i> - Синюховые				
58	<i>Polemonium</i> sp. - Синюха	Якутия	Цв	Перфильев, 1975
59	Травянистые sp.	Бассейн Лены Центральная и Южная Якутия, Верхоянье	Пб, л	Ларионов, 1965 Наши данные
60	Растения sp.	Бассейн Лены Центральная и Южная Якутия	Пб, л Пб, л	Наши данные

СОКРАЩЕНИЯ: кп - концевые побеги, ст - стебель, л – листья, п – почки, хв – хвоя, пб – побеги, пл – плоды, с –сережки, см – семена, кор – коробочки, я – ягода, цв – цветы, бут - бутоны.

Виды беспозвоночных, поедаемых рябчиком (по данным анализа
содержимого зобов и литературным сведениям) в Якутии

Состав членистоногих	Район	Фазы развития	Источник данных
1	2	3	4
Тип Mollusca – Моллюски			
Класс Gastropoda – Брюхоногие моллюски	Центральная Якутия	Имаго	Наши данные
Тип Arthropoda – Членистоногие			
Надкласс Mugiapoda – Многоножки	Верхоянье	Имаго	Наши данные
Класс Arachnida – Паукообразные			
Отряд Aranei – Пауки	Якутия Средняя Лена Бассейн Лены	Имаго	Перфильев, 1975 Ревин и др., 1978
Отряд Acari – Клещи	Центральная Якутия	Имаго	Ларионов, 1965
Класс Insecta – Насекомые			
Отряд Ephemeroptera – Поденки	Южная Якутия	Имаго	Наши данные
Отряд Orthoptera – Прямокрылые	Центральная Якутия Южная Якутия	Имаго	Ларионов, 1965 Наши данные
Отряд Homoptera – Равнокрылые			
Подотряд Aphidinea – Тли	Центральная Якутия	Имаго	Ларионов, 1965
Отряд Heteroptera – Полужесткокрылые	Центральная Якутия	Имаго	Ларионов, 1965
Отряд Coleoptera – Жесткокрылые	Якутия Средняя Лена Центральная и Южная Якутия, Верхоянье	Имаго Имаго Личинка	Перфильев, 1978 Ревин и др., 1978 Наши данные
Сем. Carabidae – Жужелицы	Якутия	Имаго	Перфильев, 1978
Сем. Chrysomelidae – Листоеды	Бассейн Лены		Наши данные
Сем. Curculionidae – Долгоносики	Центральная Якутия	Имаго	Ларионов, 1965
Отряд Trichoptera – Ручейники	Бассейн Лены	Имаго	Наши данные
Отряд Lepidoptera – Чешуекрылые	Якутия	Гусеницы	Перфильев, 1978
Сем. Geometridae – Пяденицы	Центральная Якутия	Имаго	Наши данные
Отряд Hymenoptera – Перепончатокрылые	Бассейн Лены Верхоянье	Имаго	Наши данные
Сем. Tenthredinidae – Пилильщики	Бассейн Лены Центральная Якутия	Имаго	Ларионов и др., 1980
Надсем. Formicoidea – Муравьи	Якутия Средняя Лена Центральная и Южная Якутия, Верхоянье	Имаго	Перфильев, 1975 Ревин и др., 1978 Наши данные
Надсем. Vespoidea – Осообразные	Центральная Якутия	Имаго	Наши данные
Отряд Diptera – Двукрылые	Средняя Лена	Имаго	Ревин и др., 1978
Подотряд Nematocera – Длинноусые			

Продолжение табл. 37

1	2	3	4
Сем. Culicidae – Кровососущие комары	Верхоянье	Имаго	Наши данные
Сем. Tipulidae – Долгоножки	Центральная Якутия	Имаго	Ларионов, 1965
Подотряд Brachycera – Короткоусые	Центральная Якутия	Имаго	Ларионов, 1965
Прочие насекомые	Средняя Лена Бассейн Лены	Имаго	Ревин и др., 1978 Гермогенов