

**ОТЗЫВ ОФИЦИАЛЬНОГО ОППОНЕНТА**  
на диссертацию Исаева Аркадия Петровича «Тетеревиные птицы Якутии:  
распространение, численность, экология», представленную на соискание  
учёной степени доктора биологических наук  
по специальности 03.02.04 – зоология

Интерес к изучению семейства тетеревиных птиц (Tetraonidae) определяется их практическим, природоохранным и теоретическим значением. В XX в. важнейшие обобщения по систематике и биологии этого семейства выполнены С.П. Снигиревским (1946), О.И. Семёновым-Тян-Шанским (1959), Л. Шортом (Short, 1967), И. Хьортом (Hjorth, 1970), П. Джонсгардом (Johnsgard, 1983). Итог этим и многочисленным более частным исследованиям подвёл Р.Л. Потапов (1985) в своей всеобъемлющей сводке. Ещё большую ясность в систематику и филогеографию семейства удалось внести на рубеже XX и XXI вв. методами молекулярной генетики (Luccini e.a., 2001; Drovetski, 2003). Для обширного участка палеарктической части ареала Tetraonidae, каким является Якутия, обобщающая сводка по биологии тетеревиных птиц выполняется впервые. На этой территории разнообразие семейства представлено 7 видами - больше, чем в любой другой части Палеарктики сходного размера - и уступает лишь Британской Колумбии, где обитает до 9 видов.

В региональных сводках подобного рода сложились два подхода. В одном случае систематизируются все доступные сведения по каждому из видов, сопровождающиеся анализом различных аспектов их биологии, в другом - обобщаются сведения по избранным аспектам, а данные по видам используются либо в качестве примеров, либо как иллюстрации. Автором диссертации избран второй путь. В ходе собственных исследований, охватывающих период около 30 лет, он собрал, обобщил и с той или иной степенью детализации исследовал обширный материал по большинству аспектов биологии Tetraonidae, обитающих на территории Якутии,

Диссертация включает Введение, ряд тематических разделов (Главы 1-9) и Выводы, изложенные на 463 страницах текста с таблицами и иллюстрациями. Список литературы содержит 667 источников. Введение содержит сведения о цели и задачах работы, её новизне, теоретической и практической значимости. В тематических разделах рассмотрены объём накопленных материалов и методы, использованные при их сборе и обработке (Глава 1), история изучения тетеревиных птиц Якутии (Глава 2), географическое и биотопическое распространение видов (Глава 4), питание (Глава 5), размножение (Глава 6), динамика численности (Глава 7), зимняя биология и энергетика (Глава 8), хозяйственное значение и биоценотическая роль (Глава 9). Большинство глав заключается кратким обобщением и выводами.

Общий итог работы суммирован в виде 11 кратких выводов (*стр.* 364). Список литературы содержит 667 источников, включая фондовые материалы и малоизвестные источники.

Исследуем содержание рукописи более подробно. **Введение** (*стр.* 5-9) содержит достаточно детальный анализ состояния вопроса в мировой науке и авторский взгляд на постановку проблемы. Здесь же сформулирована цель исследования, которую автор видит в необходимости «выявления особенностей характера распространения, динамики численности и экологии тетеревиных, обитающих в природных условиях Якутии».

Приводимый тут же список конкретных задач показывает, что речь идёт о вещах, представляющих интерес, как для общей биологии, так и для регионального природопользования: оценке состояния популяций тетеревиных птиц, их адаптивных особенностях, биоценотическом и хозяйственном значении, а также мерах по сохранению видового разнообразия и ресурсов в условиях Якутии. Структура диссертации в целом соответствует перечню сформулированных задач и каждой из них соответствует отдельная глава. При этом перечень вопросов, выставляемых на защиту, касается таких важных общебиологических проблем, как феноменология и причины динамики численности Tetraonidae, температурные адаптации, участие видов в балансе бореальных и полярных экосистем. При этом первым в данном списке почему-то стоит сравнительно частный вопрос о границах расселения обыкновенного глухаря и тетерева.

Для решения поставленных задач автор привлекает большой объем данных, собранных им самим и его ближайшими коллегами, обширные материалы из архивов академической науки и охотничьего хозяйства, а также опыт других специалистов, занятых изучением биологии тетеревиных птиц. Это позволило интегрировать оригинальные данные (а также малоизвестные или хорошо позабытые старые) в контекст «палеарктической тетраонидологии» и шире - в контекст биологии растительноядных видов птиц в пределах ареала.

Практическое значение работы уже во многих отношениях реализовано: стандартизированы сезонные учёты, по мере возможностей оптимизированы сроки охоты, даны рекомендации по созданию зон покоя и других видов ООПТ в сельских районах Якутии.

Понятно, что для успеха столь масштабной работы имела значение всесторонняя поддержка Института, в котором работает автор, департамента охотничьих ресурсов Якутии, многих коллег и энтузиастов изучения природы Якутии. Такой союз теоретической и прикладной науки в области природопользования – не частое явление на просторах современной России. Но здесь он, судя по всему, состоялся и дал хороший результат.

Теоретический вклад в той форме, как он сформулирован автором, не содержит исключительной новизны, но значительно расширяет и наполняет новым содержанием науку о биологии палеарктических Tetraonidae.

Из раздела **Материалы и методы** (стр. 10-32) видим, что в ходе работы, кроме традиционных, многократно испытанных методик, а также рутинных средств регистрации наблюдений в природе (глаз-рука, весы-часы), автор использовал ряд новых высокотехнологичных приёмов. Объём накопленных данных весьма велик.

Материалы по географическому и биотопическому распространению видов собраны путём длительных наблюдений на 5 стационарах и 27 полевых базах (рис. 1), расположенных во всех природных зонах Якутии. Эти наблюдения дополнены данными маршрутных съёмок, анкетирования охотников и аэровизуальных учётов. Протяжённость наземных маршрутов составила около 8 тыс. км, пройденных пешком, верхом, либо на колёсном и вездеходном транспорте, в основном зимой. Протяжённость авиаучётных маршрутов составила около 42 тыс. км. Такой масштаб протяжённости маршрутов не удивил бы жителя Аляски, но достичь подобных результатов в новейшей истории российской науки удалось пока только в Якутии.

Изучение питания проведено путём анализа 1456 зобов 6 видов птиц. Исключение сделано для дикуши, охраняемого эндемика азиатской тайги.

Многолетние зимние учёты (ЗМУ), выполняемые на всей территории Якутии в 32 административных районах из 35 в полосе широт от 55N до 75N и на высотах до 1300 м н.у.м. – новый масштаб сбора данных по динамике численности тетеревиных птиц. В описании приёмов ЗМУ определён не хватает деталей, касающихся методики учётов в разные сезоны, в различных ландшафтах (например, полосы обнаружения при движении пешком, верхом, на мотонарте или самолёте). Однако этим данным «общественного контроля», думается, можно доверять, поскольку они чаще всего проводятся хорошо инструктированными энтузиастами и фильтруются специалистами, знакомыми с предметом.

Для исследования температурных адаптаций и теплообмена птиц при исключительно низких температурах впервые использованы вшитые под кожу птиц миниатюрные термолоттеры. С их помощью получены длительные ряды данных по температуре тела нескольких видов птиц в условиях полувольного содержания. Данные по газообмену тетеревиных птиц при низких температурах дополняют существующие ряды подобных измерений, уточняют выявленные на их основе аллометрические зависимости. Для специалиста, знакомого с особенностями тепло- и газообмена животных при отрицательных температурах, в описании этих приёмов также не достаёт важных деталей, влияющих на интерпретацию результатов (например, чем кормили птиц перед опытами, сколько времени они длились, куда и как вшивали датчики, как вели себя птицы при разных

температурах и т.п.). Остаются не ясными детали, касающиеся «ускоренного определения питательности кормов», оценки калорийности кормов и экскрементов, определения количества последних в природе, размерности эколого-физиологических показателей, величины и массы логгеров.

**Главы 2 и 3** (стр. 33-64) содержат обзорный материал по истории изучения тетеревиных птиц Якутии и физико-географическим условиям «района работ», который, заметим, по своеобразию природных условий и площади пространства сопоставим с Индией, но отличается малонаселённостью и относительной ненарушенностью ландшафтов. Таких территорий на планете остаётся уже не много. В течение всего антропогена эволюция биотической среды шла на этом пространстве непрерывным ходом вместе с эволюцией интересующей нас группы птиц. Тщательно и на уровне современных знаний автор характеризует особенности рельефа, климата и растительности региона. Некоторые из этих особенностей уникальны в масштабах таёжной полосы Северного полушария и представляет специфический интерес для исследования адаптивных возможностей тетеревиных птиц. В их числе широтная и высотная поясность ландшафтов, наличие островных экосистем, ультраконтинентальный климат с рекордно долгими для таёжного пояса зимами и рекордно низкими температурами воздуха, высотная инверсия температур, гидротермические оазисы таликовых пойм, прозрачность атмосферы, малое количество осадков, особенности снегонакопления, скачки зимних температур при прорыве океанических воздушных масс сквозь «шапку» сибирского антициклона и т.п. Здесь представлены все варианты снеговых условий и длины светового дня, а также весь градиент состояний климата, существующих между Центральной Азией и Гренландией. При этом отмечаем высокое видовое разнообразие Tetraonidae, симпатрию и интерградацию близких видов, выраженную цикличность популяций, а также ряд специфических явлений в жизни тетеревиных птиц, таких, например, как массовое выселение самцов каменного из малоснежных равнинных районов Якутии или их вертикальные миграции в Верхоянье.

В содержательном разделе, посвящённом ареалам отдельных видов (**Глава 4**) подробно описаны особенности расселения Tetraonidae на территории Якутии, в том числе и особенности их вертикального распространения в Верхоянье (рис.8). Автор акцентирует внимание на связи обитания отдельных видов с широтной зональностью растительности и ареалами древесных пород, иллюстрируя текстовый материал картами ареалов, составленных самостоятельно или заимствованных из других работ (рис. 10,11, 14-18).

В региональных сводках современного уровня подобных карт, на мой взгляд, уже не достаточно: желательно представить более детальные

сведения в виде таблиц с координатами встреч или точечными ареалами. В особенности это касается видов, встречающихся на периферии ареала (обыкновенный глухарь, тетерев), уязвимых (дикуша) или проникающих на север, благодаря гидротермическим оазисам (рябчик), а также видов, совершающих сезонные перекочёвки (тундряная куропатка).

Для тундряной куропатки на южно-якутском выступе ареала к западу (рис. 11) интересным и пока не ясным остаётся вопрос о её взаимоотношениях с белой куропаткой горного подвида (*L. lagopus serebrowsky*), обитающей на тех же широтах в горной тундре Станового хребта. Для азиатской дикуши очевидна необходимость составления в ближайшем будущем крупномасштабной карты распространения аянских ельников.

Раздел, посвящённый питанию тетеревиных птиц, самый крупный в диссертации (**Глава 5**). Этот вопрос неизменно привлекает повышенное внимание исследователей, и не только потому, что тетеревиные птицы – излюбленный объект спортивной охоты, а местами – традиционного промысла местных жителей. На основе изучения содержимого 1456 зобов и желудков 6 видов (исключение сделано для дикуши) автор составил ряд таблиц, с большой детализацией характеризующих сезонные и географические аспекты питания изученных видов (табл. 8-47).

Огромный массив данных по встречаемости кормов в зобах белой куропатки и других видов, накопленный в литературе и обобщённый диссертантом вместе с собственными данными, создаёт многослойную «информационную корку» из «процента встречаемости», которая, к сожалению, довольно часто не позволяет глубже исследовать связи между составом питания и особенностями поведения и энергетики птиц. В этом плане похвальна попытка диссертанта оценить состав питания через данные о массовой доле («удельном весе», по выражению О.И. Семенова-Тян-Шанского) отдельных компонентов пищи в сезонном и географическом аспектах.

Наиболее подробно в трофодинамическом отношении исследована белая куропатка. Выявлены широтные, высотные и сезонные градиенты состава её пищи и массы гастролитов (табл. 8-16), исследованы дневной ход наполняемости зобов и суточная потребность в пище (рис. 22-25). К северу состав последней обедняется, сводясь к побегам нескольких видов ив и кустарниковых берёз (и становясь при этом, замечу, частью вопроса о пульсациях численности). Для равнинно-таёжных районов Якутии установлено повышение роли берёзы и отсутствие изменений в качестве корма (диаметра поедаемых побегов) в ходе зимовки, а также малая зависимость состава пищи от флуктуаций численности. Следует, правда, заметить, что «годы высокой численности» на юге Якутии это далеко не то же самое, что «пиковая численность» белой куропатки на севере.

В сочетании с данными о длительности зимнего периода и численности птиц эти сведения открывают возможность выявить наиболее существенные трофические связи вида на всём пространстве региона, увязать географию с динамикой популяций и ролью последних в экосистемах. Отчасти эта масштабная задача решена автором в главе, посвящённой роли тетеревиных птиц в экосистемах (см. *Раздел 9.2*).

Для Верхоянья описана зависимость состава питания белой куропатки от хода снеготаяния и возврата холодов. Выявлен факт более разнообразного питания самок весной и их более ранний переход на летнее питание. В комментариях к табл. 12 объём потребления корма приравнен к частоте встречаемости, чего, по-видимому, не следует делать. Данные по летнему питанию не столь многочисленны как для зимы и касаются только частоты встречаемости кормов (табл. 14). По этой причине обсуждение географических различий в составе основных и второстепенных кормов (стр. 116) выглядит скорее любопытным, чем обоснованным. Не могу также согласиться с обобщающим выводом о преимущественном питании птенцов куропаток беспозвоночными. В Нижнеколымских тундрах, например, доля животных кормов у этого вегетарианского вида вообще близка к нулю. В отношении обилия и состава гастролитов в желудках белой куропатки наиболее аберрантно выглядят птицы из северо-восточных районов Якутии, т.е. там же, где и наиболее ярко выражена цикличность.

Для тундряной куропатки географический охват анализа питания не столь широк и затрагивает лишь Верхоянье. Автор приводит первые сведения по сезонному составу кормов тундряной куропатки в этой горной стране. При этом удалось выявить высотный градиент пищевого спектра, его зависимость от обилия и распределения снегового покрова.

Для каменного глухаря – единственного «собственного» вида сибирской лиственничной тайги - выявлен широтный градиент состава раннезимних кормов, роль можжевельника, лиственничной хвои и ягод в его осеннем аспекте. Хотя автор не акцентирует на этом особого внимания, ягоды вересковых и шишки можжевельника, судя по всему, имеют важное значение для накопления подкожных жировых резервов, с помощью которых птицы переживают раннезимний период. В этом же разделе приведены новые наблюдения по формированию «глухариных садов» и модифицирующего участия зайца-беляка в связях глухаря и лиственницы. Не исследованными пока остаются вопросы о реакциях различных видов лиственницы на объедание глухарями и половых различиях в составе и качестве кормов у вида, отличающегося крайне высокой степенью полового диморфизма. Хотелось бы также видеть данные по сезонной динамике массы тела птиц этого вида. При 89 добытых особях (табл.3) этот момент вполне поддаётся анализу. Сказанное относится и к другим исследованным видам, поскольку к северу от 60N баланс качества кормов и массы тела

становится, по-видимому, узловой проблемой выживания и благополучия для всех популяций тетеревиных птиц.

Данные по питанию обыкновенного глухаря, тетерева и дикуши (табл. 31-37 и 41) служат существенным дополнением в архив данных на восточном пределе расселения этих видов в Азии.

Вопросам **репродуктивной биологии** тетеревиных птиц, рассмотренным в **Главе 6**, посвящено большое количество специальных исследований. В этом таксоне на родовом и видовом уровне сложилось богатое разнообразие форм социальных и брачных активностей. На изучении этих вопросов сходятся интересы многих дисциплин - этологии, экологической физиологии, биоакустики, генетики, биологии развития, охраны природы. У каждой из этих дисциплин свои приёмы, концепции и терминология. При анализе разрозненного материала, собранного методами полевой экологии, вряд ли возможно объединить и исследовать все эти аспекты. Кроме того, в такой детально проработанной области, не применяя техники, трудно ожидать прорывов. В этих обстоятельствах важнее получить многолетние ряды измеряемых полевыми методами параметров. Объединив в очерках по биологии размножения тетеревиных птиц Якутии многие разрозненные данные, автор положил начало созданию таких рядов. К сожалению, потенциал собранных сведений остался в ряде случаев не раскрытым.

В отношении куропаток рода *Lagopus* наиболее выигрышный момент состоит, на мой взгляд, в возможности выявить и сравнить широтные и высотные градиенты репродуктивных параметров. Отчасти это удалось сделать, сравнив динамику развития гонад самцов белой куропатки на 57°, 64° и 71°N (рис. 33). Видно, что в первом случае пик массы семенников достигается к 15, во втором к 20, в третьем – к 25 мая. Не понятно, правда, почему автор считает эти различия проявлением фотопериодического контроля: судя по графикам (рис. 9), после 22 марта длина дня в заполярье прибывает значительно быстрее, чем в таёжной зоне, и там следовало бы ожидать более раннего развития гонад.

Не понятно и то, как именно размер территории куропаток рода *Lagopus* зависит от «общей численности птиц и качества гнездового биотопа» (стр. 186, 221). Автор не всегда делает различие между плотностью населения вида и территориальной структурой его гнездовой популяции. Территории самцов, плотность гнездования, гнездовой участок – не синонимы, их следует различать и оценивать по отдельности. Кроме того, размер гнездового участка не удаётся определить через плотность, пока она не достигнет насыщения. Действительно, зависимость территориальной структуры гнездовой популяции от её плотности у белой куропатки существует, но только в годы пиковой численности этого преимущественно моногамного вида. Аналогичные данные для тундряной куропатки пока

отсутствуют. Материалы диссертанта из Верхоянья такой связи не демонстрируют.

Не могу согласиться с рассуждениями автора об ослаблении гнездового консерватизма среди птиц тундровых популяций (*стр. 185*). Скорее всего, здесь дело не в «мобильности» птиц или ослаблении филопатрии, но в более частой смене партнёров и поколений (зимняя гибель) на севере и более узком спектре местообитаний на юге. Выжившие окольцованные куропатки возвращаются в тундру на те же гнездовые участки, что и в прошлом году.

При описании параметров гнездового периода белой куропатки желательнее было бы отделить оригинальные наблюдения автора в Верхоянье от массива данных, собранных другими авторами в иных участках ареала. В горах Якутии комбинация условий весьма оригинальна, но все специфические моменты рассматриваются в данном разделе только вскользь.

Незаслуженно фрагментарны сведения по биологии размножения тундряной куропатки, хотя гнёзд данного вида в Верхоянье найдено больше, чем где-либо ещё в Азии (*стр. 196*). У птиц, обитающих в одной местности, но на разных высотах при сходной динамике развития гонад (находящихся под единым фотопериодическим контролем), фенология репродуктивного цикла может оказаться различной, поскольку высота местности влияет на размещение и скорость снеготаяния, характеристики гнездового биотопа, территориальную структуру популяции, эффективность насиживания, уровень гнездовой активности, вождение птенцов и т.д. Выигрышный момент мог бы состоять в дифференцированном анализе плотности гнездования птиц в Верхоянье на разных высотах, но такой анализ принесён в жертву достаточно поверхностному обзору сведений, собранных другими авторами на пространстве ареала (*стр. 194-195*).

Для биологической интерпретации роста птенцов в природе наиболее существенное значение имеет число измеренных особей известного возраста. По коэффициенту вариации ростовых параметров на разных высотах и в разных биотопах можно судить о степени индивидуальных различий и напряжённости ростовых процессов в различных участках ареала. По этой причине интересные сами по себе данные по росту птенцов белой куропатки в различных частях ареала (*табл. 43*) не дают возможности оценить их в должной мере, поскольку не ясно, каково число измерений и какова статистическая ценность приводимых средних. Здесь такая возможность оказалась упущенной, несмотря на большой объём данных. Сильный ход состоял бы в сравнении данных из тундровой зоны (71°N) с горами (64°N) и таёжной равниной (56°N). Из текста видно, что такие материалы есть, но сопутствующего анализа в тексте я не нашёл.

Интересны наблюдения по территориальной структуре и активности каменного глухаря на токах. По свидетельству автора (*стр. 207*), расстояние между самцами на токовищах варьирует от 100 до 300 м. Это соответствует площади токового участка 0,7 - 2,2 га, и совпадает с данными из других



частей видового ареала. Но в урочище Артык, судя по схеме, приведённой на *рис. 39*, средняя дистанция между токующими самцами составляет только 25-50 м, что соответствует площади токового участка 0,08- 0,19 га. К сожалению, эта любопытная разница в тексте не обсуждается, хотя она, если соответствует действительности, принципиально меняет устоявшиеся представления о токовой системе каменного глухаря: в первом случае между участниками тока существует, в основном, звуковой контакт, во втором – визуальный.

К сожалению, не исследованным остаётся и наиболее специфический вопрос «российской тетраонидологии» – существование гибридной популяции двух видов глухаря. Несмотря на то, что виды рода *Tetrao* разошлись около 0,5 млн. лет назад (при 6-7% замен/млн лет в митохондриальной DNA, Drovetski, 2003), они образуют помеси на всём пространстве перекрытия ареалов, значительная доля которого лежит в пределах Якутии (*рис. 14,15*).

Связь между числом токующих самцов и плотностью популяции каменного глухаря, упомянутая в выводах к данному разделу (*стр. 222*) также выглядит пока декларативной: конкретных материалов к её оценке я не нашёл. Вывод о различиях в скорости роста птенцов белой куропатки между северными и южными частями ареала (*стр. 222*) также не находит статистического обоснования.

В разделе, посвящённом динамике численности тетеревиных птиц (**Глава 7**) собраны все доступные данные по плотности населения и оценки их общей численности («ресурса») на всей территории Якутии. До середины 1980-х гг. общее состояние численности фиксировалось, благодаря более или менее достоверной промысловой статистике. В 1990-х гг. эта система угасла, но в Якутии, совместными усилиями специалистов-охотоведов, учёных и энтузиастов-наблюдателей удалось наладить регулярные зимние учёты тетеревиных птиц. Дополнительные сведения по этому вопросу собраны путём анкетирования охотников, а для каменного глухаря – методом авиаучётов. В таёжной полосе азиатской России это, кажется, первый (и пока единственный) опыт подобной оценки для столь обширных пространств и длительных отрезков времени. По сравнению с «исходным состоянием», зафиксированным в 1950-1970-х гг., в Якутии, как и в других частях Палеарктики, отмечена тенденция повсеместного снижения общей численности тетеревиных птиц.

Не могу не согласиться с мнением автора о том, что малая населённость местности ещё не говорит об отсутствии антропогенного пресса. С конца XX в. он стал, кажется, повсеместным. Детальное изучение биологии деградирующих видов чаще всего такую зависимость выявляет.

Широкое сравнение данных о плотности населения белой куропатки, почерпнутых из литературы и собранных самим автором (*стр. 230*),

желательно проводить с оговорками и пояснениями, делая различие между «географической плотностью» (без учёта биотопического размещения) и «экологической плотностью» (с учётом биотопического размещения). В некоторых случаях эти параметры совпадают (например, в случае белой куропатки в кустарниковых тундрах или рябчика в равнинной южной тайге), но чаще расходятся. Для оценки пищевой базы кречета (*табл. 45*) это вряд ли имеет значение, но для анализа широтных градиентов (*табл. 46*) вопрос о сопоставимости данных всплывает постоянно. К сожалению, этот момент не оговариваются ни в методической части работы, ни при рассмотрении данных этого раздела. В частности, по этой причине возникают такие, например, казусы, когда примерно в одни и те же годы в анабарской тундре весенняя плотность белой куропатки составляла 40-64 ос/кв.км (*табл. 46*), будучи на порядок выше, чем в хромо-индгирских тундрах. В тексте же сообщается, что на востоке Якутии общая численность данного вида примерно в 5 раз выше, чем на западе (*стр. 226*). Однако в целом данные ЗМУ и другие обобщения для 2000-2012 гг. открывают интереснейший путь к исследованию цикличности вида на больших пространствах (*рис. 48*). Во всех природных зонах у белой куропатки (и у других видов) прослеживается 9-11-летний цикл численности, модулируемый 3-4-летними флуктуациями.

Для каменного глухаря - автохтонного обитателя сибирской лиственничной тайги - территория Якутии служит главной ареной обитания вида. Интересно замечание о существовании у каменного глухаря «очагов плотности», площадью 1,4-1,8 тыс.кв.км (*табл. 47, рис. 55, 56*). Упомянутая вскользь, эта находка стала возможной, благодаря масштабным авиаучётам, а также тому факту, что каменный глухарь – единственная птица лиственничной тайги, которую можно учитывать с воздуха. Интуитивно понятный, подобный факт устанавливается для данного вида впервые и заслуживает более подробного анализа и комментариев, касающихся в частности методов учёта самцов и самок, особенностей ландшафта в местах «сгущения» плотности и т.п. Не вполне понятно и соотношение данных ЗМУ (*рис. 54*) с данными авиаучётов, также проводившихся в снежный период. Возможность такого сопоставления существует, она уникальна и напрашивается сама собой. К сожалению, найти исходные данные ЗМУ (или хотя бы пройти по ссылке) не удаётся.

Неясность возникает и в отношении оценок плотности рябчика: в Центральной Якутии самцу рябчика «отводится» территория площадью 90 га, в южной - 20-45 га, откуда весеннюю плотность вида можно считать равной 1-5 ос/кв. км. Мало вероятно, чтобы весной самец (и даже репродуктивная пара) рябчиков осваивала территорию 40-90 га, когда во всём остальном ареале (например, в Европе и Приамурье) и даже в заполярных районах (Колыма, Печора) – на пару рябчиков приходится не более 2-3 га. Здесь снова встаёт вопрос, о какой плотности идёт речь: географической или экологической?

В аналитическом разделе, сопровождающем данную главу (7.8), находим описание наиболее драматических ситуаций из жизни тетеревиных птиц Арктики, Верхоянья и центральных районов Якутии. Катаклизмы, приводящие к массовой гибели куропаток при образовании ледяных корок, не удивят жителя Скандинавии или Камчатки, но для континентальной Якутии они пока редки. В то же время массовое выселение каменного глухаря из-за отсутствия снега в начале зимы («макроклиматические ножницы») не удивит якутского таёжника, однако во всей остальной Голарктике это вещь неслыханная. Причуды зимней погоды, особенно в условиях масштабных климатических перемен, безусловно, влияют на флуктуации численности тетеревиных птиц, но существуют и более глубокие причины. Например, севернее 60°N виды, питающиеся вегетативными побегами, испытывают постоянную недостачу белка в пище, что сопровождается потерей массы тела и снижением показателей успеха размножения. Чем дальше на север, тем заметнее эта связь. К сожалению, в данном исследовании этот фундаментальный вопрос остаётся за рамками обсуждения, а вывод о том, что «основными факторами, влияющими на многолетние изменения количества птиц, выступают погодно-климатические условия» (стр. 6 и 278), вряд ли можно признать безусловным.

Интересны количественные данные о гибели куропаток в осевой части Верхоянского хребта в летне-осенний период (табл. 49). К сожалению, здесь они приведены без подробных комментариев и оказываются всего лишь иллюстрацией, оставляя вопросы: как получен столь важный материал? каковы были основные причины гибели птиц? Из-за неясности в подобных моментах вывод о том, что тундряная куропатка лучше приспособлена к условиям гор (стр. 265) повисает в воздухе (правда, охотники, которые называют этот вид «горняшкой», подобный вывод оспаривать не станут: он для них очевиден).

Если в отдельные зимы каменный глухарь покидает равнины Центральной Якутии, то в Верхоянье он совершает вертикальные миграции (табл. 51, рис. 63). В обоих случаях перемещения этой крупной птицы вызваны сильными морозами и малоснежьем при высокой степени полового диморфизма. Это сугубо якутское явление не отмечено в более многоснежных и не столь холодных местностях, расположенных далее к северу, востоку и юго-западу. Какова протяжённость и хронология этих миграций? Затрагивают ли они самок? Связаны ли они с очагами повышенной плотности вида? Пока на эти вопросы ответов не существует, но технологии XXI в. открывают возможности для их изучения в будущем.

Предпоследний раздел диссертации посвящён зимней биологии и теплообмену тетеревиных птиц (Глава 8). Это не самая большая часть работы, но для северных популяций Tetraonidae условия зимовки имеют ключевое значение - как в эволюционном плане, так и в популяционном.

Комбинация веточного питания с термическими убежищами (снежные лунки) открыла, как известно, путь к адаптивной радиации и биологическому прогрессу всего семейства. На севере Якутии значение этих адаптаций выявляется в полной мере: дни коротки, морозы сильны, толща снега не всегда достаточно глубока, обильные корма не всегда достаточно питательны. Наблюдения в этих условиях особенно ценны для исследования адаптивных возможностей группы. Диссертанту удалось собрать и обобщить интересный материал по этим аспектам биологии видов, как в природе, так и в условиях вольерного содержания. Их анализ и интерпретация позволяют расшифровывать тонкие механизмы адаптивных явлений.

Наибольшую ценность в подобных исследованиях представляют параметры состояния и реакции птиц точно измеренные и методически выверенные. К сожалению, исходные данные к обсуждению вопросов, затронутых в данном разделе, нередко оказываются оставленными без адекватного анализа или скрытыми.

Например, говоря о высотном распределении куропаток (*стр.* 281), автор указывает среднюю величину стаи в 6,3 ос., при  $n=342$ . Хотя недостаток статистических данных - постоянная проблема полевой экологии, к данному случаю это не относится. Адекватный анализ изменения величины стай по сезонам и высотам (даже без коэффициентов вариации) мог бы дать весьма интересный результат.

Замечено, что в нижних частях гор куропатки чаще держатся в поймах и охотно кормятся в кронах ив (*стр.* 282). Это ускоряет кормёжку, но сужает возможности селективного питания и огрубляет его состав. Наверху светлее и теплее, и птицы там не поднимаются в ивовые кроны (возможно, ещё и потому, что таковых там вовсе нет). При этом сразу же возникают «энергетические» вопросы: какова разница в качестве кормов, температурах воздуха, длине светового дня, суммарной активности птиц? Думаю, что материалы такого рода в разделе, посвящённом экологической энергетике птиц должны быть строго привязаны к высотам и температурам, но ни того, ни другого в тексте не находим. Уникальные собственные наблюдения автора снова оказываются во многом обесцененными.

Двадцать два часа, проводимые белой куропаткой под снегом (*стр.* 283), - это рекордный показатель для вида. Дольше ночуют в снегу только тундряная куропатка на Шпицбергене и рябчик на Омолоне. Но каким образом это установлено?  $N=16$  (*стр.* 282) – это, к сожалению, не ответ.

Часть зимующих в Верхоянье особей белой куропатки – одиночные птицы, ведущие оседлый образ жизни. Как и в других частях ареала, это, скорее всего, территориальные самцы, для которых сохранение контроля над индивидуальным участком может оказаться важнее изобилия и качества питания. Интересны и важны замечания автора о составе кормов белой куропатки при разной температуре воздуха (*стр.* 283), но они, к сожалению, не подкреплены конкретными данными.

Ценные наблюдения по зимней жизни тундряной куропатки (*стр.* 284-285) завершаются ничем не подкрепляемым заключением о том, что её «ритм суточной активности и кормовое поведение мало отличаются от родственного вида».

В отношении каменного глухаря хотелось бы знать, что означают заключения вроде «упитанность птиц... была очень высокой,  $n=12$ » (*стр.* 286) или посмотреть сезонную статистику массы тела птиц из Якутии. Досадно, что при 89 особях каменного глухаря, 100 тетеревах, 65 рябчиках и 326 особях обоих видов куропаток, добытых для целей данной работы (*табл. 3*), этот существенный момент оказался упущенным. Между тем, динамика веса серьёзно влияет на параметры экологической энергетики, расчёт которых приведён в *табл. 54*. Приводимые здесь значения суточного расхода энергии не выпадают из пределов, установленных для других областей ареала куропаток с суровым климатом, но как эти цифры вычислены – не ясно. Снова и снова приходится говорить, что из-за отсутствия исходных материалов по бюджетам времени птиц, переваримости и калорийности кормов (даже определённых «ускоренным методом») или хотя бы ссылок на источники данных, эти цифры, во многом обесцениваются.

То же самое относится к данным по зимней активности рябчика, который зимой «кормится от 20 минут до 4 часов в день». При  $N=73$  (*стр.* 289) можно было бы установить интересные подробности. Как понимать сведения о 10 минутах его полёта в сутки? (*стр.* 290) Для малоподвижной птицы, летающей хуже и меньше других Tetraonidae, это означает затраты на уровне 10-12% ДЭЕ, т.е. заметно больше, чем тратят птицы в других частях ареала. Если это не артефакт, то с чем может быть связана подобная «щедрость»: с трудностями отыскания корма или с его избытком? Желательно, чтобы подобные моменты комментировал сам автор, а не рецензент.

Данные по газообмену и терморегуляции птиц при низких температурах оригинальны и чрезвычайно интересны, несмотря на то, что размерность параметров, используемых автором при их описании, внесистемна. Ключевыми здесь представляются зависимости уровня потребления кислорода от температуры (*рис. 70*). Они отражают энергетический обмен нескольких видов птиц при различных, в том числе и весьма низких, температурах воздуха. Графики позволяют извлечь много ценной информации, особенно если выразить параметры в системных единицах. К сожалению, ни в методической части, ни из подписей к рисунку 70 не удаётся узнать, как проводились измерения и что означают точки на графиках – статистические ли это средние или разовые замеры? Как птиц готовили к опытам? Чем их кормили? Насколько «стандартными» были условия измерений? В течение какого времени получена каждая кривая? и т.п. От ясности в этих вопросах зависит интерпретация результатов

измерений. На графиках мне не удалось разглядеть ни «зоны оптимальных температур», которая упоминается в тексте, ни даже термонеutralной зоны, наблюдаемой в стандартных опытах по газообмену птиц. Однако хорошо видно, что уровень базального метаболизма крупных воробьиных птиц (например, ворона) в 2,5 раза выше, чем у тетерева (~12,2 Вт против ~4,8 Вт). У ворона, тетерева и каменного глухаря нижние критические температуры заметно различаются (соответственно +7, -3 и -12С), как и температурные коэффициенты (соответственно 0,7; 0,4 и 0,6 Вт/градус). Это означает, что тепловое сопротивление перьевого покрова ворона заметно ниже, чем у тетерева и глухаря. Хотя данные оценки теплопроводности оперения несколько превышают общепринятые (по всей видимости, из-за различий в «стандартизации» условий проведения опытов), на их основе можно подсчитать, что при -50°С для поддержания температуры тела ворону надо удерживать метаболизм на уровне 56 Вт, тетереву (птица примерно такой же величины) - 24 Вт, а крупному глухарю - 35 Вт. Интерпретировать сезонный и суточный ход температуры тела (рис. 67,68), по-видимому, следует, исходя из этих уровней. В условиях вольерного содержания ворон имеет возможность существенно повышать уровень метаболизма, а тетерев и глухарь, даже склёвывая зерно, – не могут. В природе, при якутских морозах первому следует подольше сидеть в распушенной позе поближе к источнику пищи, второму подольше оставаться в снегу, а третьему подниматься повыше в горы, если толща снега не достаточно велика. В целом, эти заключения совпадают с выводами автора, полученными на основе тех же данных, правда, путём иного дискурса (стр. 304-306).

Заключительный раздел диссертации (**Глава 9**) посвящён хозяйственному значению тетеревиных птиц и их биоценотической роли в ландшафтах Якутии. На её территории сложились крупные очаги промышленного освоения, но в целом регион остаётся малонаселённым с относительно высокой долей сельского населения. Кое-где добыча тетеревиных птиц остаётся частью традиционного образа жизни местных жителей. Наиболее уязвимый вид фауны – азиатская дикуша, населяющая горно-таёжный ландшафт в юго-восточной части региона.

Приводится обзор многочисленных публикаций, посвящённых антропогенному воздействию на состояние популяций тетеревиных птиц Евразии, дополненный ссылками на наблюдения автора в Якутии. Судя по приводимым данным, влияние охотничьего промысла не велико. Соглашусь с автором в отношении необходимости специальных мер по охране каменного глухаря. В условиях моторизованной среды эта птица стала крайне уязвимой: зимой она не опасается снегоходов, осенью, ради поиска гастролитов, часто выходит на обочины дорог. Весной, на токах под выстрел, как правило, попадают высокоранговые самцы, при этом вектор полового отбора и всей эволюции вида коренным образом меняется. Весенняя охота на

полигамных лесных птиц – архаика, уходить от которой желательно по возможности скорее. Предлагаемая автором паспортизация токовищ, лицензионное ограничение охоты на токах и сдвиг её сроков на третью декаду мая – вполне сообразные меры для движения в этом направлении.

Нельзя не согласиться с беспокойством автора по поводу благополучия азиатской дикуши, хотя оно не подтверждено учётными данными или данными о фрагментации ареала. К сожалению, схема, приводимая в качестве свидетельства (*рис. 69*), мало что объясняет. Дикуша – биотопический и к тому же сукцессионный вид, зависящий от сохранности аянской ели, как в виде массивов, так и в рассеянном среди лиственничных лесов состоянии. Учёты этой птицы в природе дают в большинстве случаев заниженный результат. Однако в любом случае предлагаемая автором паспортизация ельников на западной периферии ареала дикуши и организация дополнительных зон покоя для этого вида в Якутии представляются мерами вполне своевременными. В то же время не могу разделить оптимизма автора по поводу дичеразведения. Эта затратная деятельность уместна лишь в случае реинтродукции видов или для сохранения генофонда в обстоятельствах критической деградации его местообитаний. Гораздо дешевле и полезнее наладить охрану ключевых местообитаний, тем более, что в сравнении с другими северными и таёжными регионами России, Якутия заметно выигрывает по площади мало нарушенных ландшафтов и числу ООПТ.

В оценку биоценотической роли тетеревиных птиц (**Раздел 9.2**) положены многочисленные данные учётных работ, позволяющие оценить плотность их населения в различных ландшафтно-географических зонах Якутии (*табл. 54-62*), а также данные по их консументной деятельности. При оценке последней в очередной раз всплывает вопрос о происхождении (размещении) и размерности исходных параметров и коэффициентов. Их отсутствие постоянно порождает вопросы. Почему, например, в тундре при «плотности биомассы» в 0,3-0,7 кг/кв.м (т.е. приблизительно 1-2 белых куропаток/кв.км.) за зиму поедается 4,8 кг корма/кв.км (*стр. 324*), а в тайге при 0,8 кг/кв.км (т.е. одна «тетерка»/кв.км) – поглощается 92 кг корма/кв.км, т.е. почти в 20 раз больше? (*стр. 326*). Каким образом и на каких исходных данных установлена «консументная деятельность» белой куропатки на Нижней Лене (4,8 кг/кв.км) и общее количество экскрементов 2,8 кг/кв.км (*стр. 324-325*)? Почему переваримость корма составляет в данном случае 0,41, т.е. в 1,5-2 раза выше, чем других областях её ареала?

На основе интересных данных *табл. 60-62* не трудно было бы выполнить дифференцированный анализ изменения пищевой нагрузки с высотой. Но вместо этого видовые и популяционные особенности биологии объектов тонут в усреднённых оценках. Однако даже при таких разбросах конкретных оценок «степень использования растительности тетеревиными птицами минимальна» (*стр. 326*). В последнее я готов поверить, но хотелось

бы всё-таки знать, какова эта степень. Сведения, приводимые в эпизодах, касающихся тетерева и каменного глухаря, вполне позволяют это сделать (стр. 327-329).

Эти и упомянутые ранее огрехи не меняют, однако, общего положительного впечатления о рецензируемой работе. Её теоретическая значимость состоит в том, что впервые выполнено обобщение большого фактического материала по биологии тетеревиных птиц в границах обширного и притом весьма специфического участка Восточной Палеарктики, представлены уникальные данные, позволяющие выявить внутривидовые градиенты (широтные и высотные) для ряда экологических параметров, что способствует решению задач общебиологической значимости. В работе приведены сведения о современном распространении тетеревиных птиц Якутии. Дана новейшая оценка состояния видовых популяций и охарактеризована динамика их численности в обозримой ретроспективе. Исследованы особенности питания тетеревиных птиц на обширной территории и в различных поясах растительности. Предпринята попытка оценить трофическую роль отдельных видов и группы в целом в экосистемах различных ландшафтных зон Якутии на основе данных по питанию, масштабных учётов численности, эколого-энергетических оценок, а также данных по питанию хищников. Общие итоги работы сформулированы в виде восьми обоснованных выводов, подводящих краткий итог материалу, подробно изложенному в каждой из девяти глав диссертации.

Сводка такого рода создаёт «точки роста» и повышает потенциал развития региональных популяционно-экологических исследований в будущем. Работа открывает новые возможности для практического использования новых научно обоснованных знаний, которые в частности, будут полезны для совершенствования методов учёта птиц в природе, регламентации порядка и сроков охоты, разработки мероприятий по охране биоразнообразия и среды обитания редких видов. Результаты работы могут быть использованы в университетских курсах по зоологии позвоночных, экологии, орнитологии и экологической физиологии животных.

Автореферат диссертации соответствует её содержанию. Публикации автора в значительной мере отражают содержание рассматриваемой работы. Результаты исследований докладывались на многих общероссийских и международных совещаниях.

Таким образом, диссертация А.П. Исаева является научно-квалификационной работой, в которой на основании выполненных автором исследований внесён крупный вклад в исследование экологии животных в специфических, экстремальных условиях обитания, что имеет важное хозяйственное и социально-экономическое значение для развития северных территорий страны. Работа основана на большом фактическом материале, тщательно обработанном, учитывает достижения мировой и отечественной



науки в данной области. Диссертация изложена хорошим литературным языком. Считаю, что диссертация Исаева Аркадия Петровича соответствует требованиям пунктов 9-13 «Положения о присуждении учёных степеней», предъявляемым к докторским работам, а её автор заслуживает присуждения ему искомой степени по специальности 03.02.04 - зоология.

Доктор биологических наук,



Андреев Александр Владимирович

25 февраля 2015 г.

Заведующий лабораторией орнитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук.

685 000, г. Магадан, ул. Портовая, 18.

Телефон/факс (4132) 63-44-63

e-mail: office@ibpn.ru

Подпись д.б.н. Андреева А.В. заверяю

Ученый секретарь, к.б.н.



М.Г. Хорева