

На правах рукописи

Исаев Аркадий Петрович

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

03.02.04 – Зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Новосибирск - 2014

Работа выполнена в лаборатории горных и субарктических экосистем Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный консультант: член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор Соломонов Никита Гаврилович;

Официальные оппоненты: Ивантер Эрнест Викторович, член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», декан эколого-биологического факультета;
Андреев Александр Владимирович, доктор биологических наук, ФГБУН Институт биологических проблем севера ДВО РАН, заведующий лабораторией орнитологии;
Равкин Евгений Соломонович, доктор биологических наук, ФГБУ Всероссийский научно-исследовательский институт охраны природы, главный научный сотрудник.

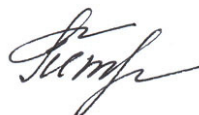
Ведущая организация: ФГБОУ ВПО «Бурятский государственный университет», кафедра зоологии и экологии

Защита диссертации состоится 24 марта 2015 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 003.033.01 при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11. Факс: (383) 217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН и на сайте института www.eco.nsc.ru

Автореферат разослан «_____» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Петрожицкая Людмила
Владимировна

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.

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 погодно-климатических 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 рецензируемых журналов, 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. Материал и методы исследований

Диссертация подготовлена по результатам маршрутных и стационарных исследований автора, проведенных с 1984-2014 гг. на территории Республики Саха (Якутия). Стационарные исследования проведены на 5 ключевых участках, полустационарные работы – в 15 пунктах, в некоторых из них – неоднократно в течение ряда лет. В работе также использованы материалы из литературных и архивных источников.

При сборе материала по питанию использованы общепринятые и специальные методы, широко применяемые в исследованиях тетеревиных птиц (Семенов-Тянь-Шанский, 1960; Андреев, 1982; Борщевский, 1986а; Charuis, Didillon, 1987; и др.). Исследовано содержимое зоба и мускульного

желудка 956 экз. белой куропатки, 103 – тундряной куропатки, 188 – каменного и 8 – обыкновенного глухарей, 74 – тетерева и 127 – рябчика.

При сборе материала по размножению детально исследовано недостаточно изученное ранее токование каменного глухаря (62 дня). Наиболее продолжительные наблюдения на токовище (38 дней) проведены в северных предгорьях Верхоянского хребта. Другие места токования посещали однократно или периодически. Наблюдения проводили с вышки и из укрытий, установленных в центре и по периферии тока. Возраст присутствующих на токовище самцов глухаря различали по форме и размеру хвоста (Андреев, 1977). В работе использованы сведения по 57 гнездам белой куропатки, 10 – тундряной куропатки, 12 – тетерева, 7 – рябчика и 15 – каменного глухаря. С целью изучения роста птенцов произведено взвешивание 54 птенцов белой куропатки, 20 – тундряной куропатки и 12 – каменного глухаря.

Сведения по численности тетеревиных 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 (Новиков, 1953; Данилов, 1966; Семенов-Тян-Шанский, 1964; Гаврин, Дронсейко, 1977; Методические указания..., 1980). Всего за период работ с учетом птиц и на экскурсионных пеших маршрутах пройдено более 6000 км, на конных маршрутах – 2300 км. Кроме этого часть маршрутов осуществлена на снегоходах (2055 км), автомобилях высокой проходимости и вездеходах (5700 км), резиновых лодках и катамаранах (3049 км). При их прохождении проведены учеты численности птиц на кратковременных остановках. Основным источником данных по численности тетеревиных птиц на всей территории Якутии послужили зимние маршрутные учеты (ЗМУ), проводимые ежегодно во второй половине зимы по всем районам республики ежегодно с 2000 по 2012 гг. Обработку данных проводили согласно методическим рекомендациям по организации, проведению и обработке

данных зимнего маршрутного учета охотничьих животных в России (2009). Для оценки численности птиц в основных местообитаниях использованы результаты учетов, проведенных в Центральной Якутии в ноябре-марте 2001–2002 гг. и марте-апреле 2006 г. Учетными работами охвачены девять административных территорий общей площадью 176,6 тыс. км², общая протяженность маршрутов – 793 км. Аэровизуальная оценка численности каменного глухаря проведена в 1989, 2001 и 2002 гг. попутно при авиаучетах диких копытных животных, в соответствии с рекомендациями об особенностях учета птиц с самолета (Лабутин, Попов, 1970). Для расчета показателей численности использован пересчетный коэффициент, равный 3,5 и полученный по результатам сравнения данных учетов авиавизуального и корректировочного наземного (Исаев, 2006). Общая протяженность авиамаршрутов составила более 65000 км. Оценку численности тетерева на токовищах проводили по стандартным методикам (Кириков и др., 1952; Кузякин, 1979; Водопьянов, 1983).

Материал по энергетике птиц собран в зимние периоды 1989-1993 и 2002–2003 гг. на северном макросклоне Верхоянского хребта и в среднем течении р. Лена. Суточный бюджет времени тетеревиных реконструирован на основе комбинации методов расшифровки по следам, расчета по частоте встреч и краткосрочного индивидуального хронометрирования (n=123, по Дольнику, 1982). Суточные бюджеты энергии птиц (DEB) рассчитаны нами по формулам $DEB = M_f g_f MEC$, где M_f – общее количество корма потребляемого птицей за сутки, g_f – энергетическая стоимость компонентов рациона, MEC – величина утилизации энергии и преобразования суточного бюджета времени и $DEB = NM (T_n + K_a T_a + K_r T_r)$, где NM — метаболизм покоя во время пребывания в лунке, T_n общее время дневной активности – T_a и период дневного отдыха – T_r , а коэффициенты K_a и K_r вычисляются как отношения средней продукции твердых экскрементов в периоды дневной активности, дневного отдыха и в течение ночи (Андреев, 1982; Андреев, Линден, 1986).

Для измерений температуры тела каменного глухаря и тетерева использованы температурные накопители DS 1922 L-F5 (Dallas semiconductor Corp.) и DS 1922 L/T (Temperature logger iButtons). Проанализировано 32728 измерений температуры тела и 8190 измерений температуры среды в местах содержания экспериментальных животных.

Глава 2. Краткая история исследований тетеревиных птиц в Якутии

В данной главе описана история исследований и проведен анализ литературы по тетеревиным птицам Якутии. Начало изучения их совпадает с начальным этапом орнитологических исследований Якутии в середине XIX-начале XX века (Миддендорф, 1867; Маак, 1886; Бируля, 1907; Бутурлин, 1906; и др.). Первоисследователями было установлено, что на территории Якутии обитают 7 видов тетеревиных птиц: белая куропатка *Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758), тундрная 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 *Falcapennis falcapennis* (Hartlaub, 1855). Второй этап изучения приходится на 30-е годы XX века. Он имел зоогеографическую направленность. В это время получены общие сведения по биологии отдельных видов (Иванов, 1929; Ткаченко, 1929, 1932; Романов, 1934; Тугаринов и др., 1934; Михель, 1935; Дементьев, Шохин, 1935; Сдобников, 1959). Третий период начинается в 1960-1970-е годы, когда появились работы по тетеревиным птицам с детальным изучением различных сторон их биологии и ресурсов отдельных видов (Меженный, 1957; Егоров и др., 1959; Ларионов, 1962; Перфильев, 1975; Андреев, 1978; Андреев, 1980 и др.). В итоге этих работ на сегодняшний день накоплен определенный материал по экологии тетеревиных Якутии, который нуждался как в систематизации и дополнениях, так и в первых обобщениях.

Глава 3. Краткая физико-географическая характеристика Якутии как среды обитания тетеревиных птиц

Географическое положение, огромная площадь территории Якутии с разнообразным рельефом и природными условиями своеобразно влияют на видовой состав, численность, распределение по территории и многие другие стороны экологии тетеревиных. В настоящей главе дана краткая характеристика природных условий их обитания и предпринята попытка выяснения некоторых их особенностей, имеющих ключевое значение в жизни этих птиц.

Географическое положение. Территория Якутии располагается в пределах трёх географических зон: арктических пустынь, тундровой зоны с подзонами арктических и субарктических тундр и таежной зоны, представленной подзонами притундровых лесов, северной и средней тайги (Основные особенности растительного покрова Якутской АССР, 1987).

Тундре свойственна суровость и своеобразие условий существования (Чернов, 1980). Обитающая здесь тундряная куропатка предпочитает подзону арктических тундр, а белая – кустарниковых (Воробьев, 1963). Для тундры характерно крайне неравномерное распределение птиц по территории (на отдельных участках куропатки обычны или многочисленны, на других – редки или полностью отсутствуют). При этом отмечаются значительные колебания численности по годам и по сезонам. Если в бесснежный период куропатки не испытывают недостатка кормов, то в зимнее время пищи для пропитания большого числа птиц в тундре недоступны, и основная масса откочевывает в лесотундру и северную тайгу.

Таежная зона Якутии характеризуется более разнообразными условиями обитания тетеревиных птиц (Воробьев, 1963; Перфильев, 1975). В лесотундре в зимний период белые куропатки скапливаются в речных долинах, тундряные встречаются в отдельные годы во время кочевков. Каменный глухарь регулярно залетает в лесотундру в первой половине зимы. В таёжной зоне число видов выше в южной части Якутии, куда проникают

обыкновенный глухарь и тетерев – типичные виды западной тайги, и дикуша – обитатель дальневосточной тайги с елью аянской. Тетеревиные птицы заметно различаются по степени предпочтительности тех или иных местообитаний. Характер основных мест обитания обусловлен спецификой зимнего питания.

Орография и рельеф. По рельефу территорию Якутии можно разделить на две части: равнинную западную, а также гористую южную и восточную (Коржуев, 1965). В горных районах верхние пояса заняты тундряной куропаткой – видом экологически более специализированным к обитанию в экстремальных условиях горной тундры. Почти все пригодные до горнотундрового пояса биотопы освоены белой куропаткой – видом экологически наиболее пластичным, другие представители этого семейства обитают лишь в лесном поясе.

Равнинная часть таежной зоны Якутии представлена несколькими разбросанными низменностями. Равнинные пространства, как и горные системы, будучи одним из основных элементов рельефа, формируют особую среду обитания.

Климат. Климат резко континентальный, средняя температура января – $35,6^{\circ}\text{C}$, июля $+13,5^{\circ}\text{C}$, отличается продолжительным зимним и коротким летним периодами, и по этим параметрам республика не имеет аналогов в Северном полушарии (Прикладной климатический справочник, 1960; Гаврилова, 1998). Случаи гибели тетеревиных птиц от низких температур, видимо, нечастое явление. Наиболее опасными для тетеревиных птиц являются резкие колебания температур в начале и конце зимы, а также возвраты холодов в конце насиживания.

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. Начало зимы для тетеревиных птиц, особенно для крупных, в отдельные годы бывает крайне неблагоприятным, когда снега выпадает не в таком количестве, чтобы можно было в него зарыться, а морозы достигают порою -50°C . В таких ситуациях отсутствие подснежных убежищ может повлиять на выживание птиц. Считается, что первую часть зимы птицам помогают перенести лишь жировые резервы и обилие кормов (Егоров и др., 1959, Андреев, 1980). В некоторых случаях малоснежье вызывает массовые откочевки каменного глухаря и тетерева в более благоприятные районы с глубоким снегом. Регулярные массовые перекочевки белой куропатки из тундры в лесотундру и северную тайгу объясняются тем, что кроме бескормицы на птиц влияет и плотность снега.

Гидрография. На территории Якутии насчитывается около 700 тыс. рек и свыше 800 тыс. озер (Коржуев, 1965). Большая часть крупных рек служит местом сезонных перекочевок тетеревиных птиц и представляет собой наиболее оптимальные местообитания. Обилие ивняков и ольховников, произрастающих по долинам рек и озер, привлекают белых куропаток и рябчиков обеспечивая их питание в течение всего зимнего периода.

Глава 4. Распространение и местообитания тетеревиных птиц

Белая куропатка – широко распространенный вид, встречается почти по всей территории Якутии. Наиболее высока её численность в тундре и лесотундре, где она распределена крайне неравномерно. В равнинной части таёжной Якутии болота и мари являются типичными гнездовыми биотопами белой куропатки, в которых она держится в течение 2-3 месяцев в период размножения. Осенью она встречается в основном на ягодниках, гарях, вырубках, а зимой большей частью кочуют по долинам рек. Высотное распространение и биотопическое распределение этого вида в горах в различные годы неодинаково. В годы высокой численности куропатки

концентрируются в ивняках, произрастающих на аллювиальных конусах выноса в местах слияния рек и ручьёв, в годы её депрессии - они встречаются в них лишь ранней весной в период перекочевков.

Тундряные куропатки в период гнездования населяют в Якутии материковые арктические тундры, изредка встречаются на Новосибирских островах, обычны в тундровом поясе гор. Зимой совершают незначительные перекочевки, вызванные поисками корма.

Ареал каменного глухаря в значительной степени совпадает с распространением восточносибирских лиственниц (Каяндера и Гмелина) и лишь на южной и юго-западной окраинах несколько выходит за пределы распространения этих древесных пород (рис. 1). Такое совпадение ареалов связано, прежде всего, с тем, что на большей части обитания основным зимним кормом глухаря являются концевые побеги этих лиственниц. На территории Якутии эта связь проявляется наиболее отчетливо. Побеги лиственниц Каяндера и Гмелина являются здесь основным, порою единственным зимним кормом каменного глухаря и в холодное время года он держится лишь насаждений этих древесных пород.

Ареал обыкновенного глухаря занимает юго-западную часть Якутии. Известно, что этот вид, населяя различные лесные формации, предпочитает чистые сосновые леса или леса с преобладанием сосны (Потапов, 1985). Отсутствие птиц на юго-востоке Якутии объясняется, скорее всего, тем, что сосновые насаждения встречаются здесь мозаично и на сравнительно небольших площадях. Отсутствие обыкновенного глухаря в центральной



Рис. 1. Ареалы каменного глухаря и лиственниц различных пород на северо-востоке России.

Ареалы лиственниц: 1 – сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), 2 – Гмелина (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr.), 3 – Каяндера (*L. cajanderi* Mayr), 4 – *L. sibirica* x *gmelinii* (x *czekanowskii* Szafer), 5 – *L. gmelinii* x *L. cajanderi* (по Коропачинскому, 1983).

▨ - ареал каменного глухаря (по Потапову, 1987)

--- - граница Республики Саха (Якутия)



части Якутии, где такие леса занимают значительные площади, связано, видимо, с тем, что в первой половине зимы при неглубоком снежном покрове там господствуют сильные морозы. В отличие от каменного, обыкновенный глухарь, скорее всего, не переносит длительного воздействия холода и невозможность устройства подснежных убежищ в условиях малоснежья.

Ареал дикуши почти полностью совпадает с распространением ели аянской (*Picea jezoensis*), с которой вид экологически тесно связан (рис. 2). В

Якутии эта связь более выражена - в холодное время года дикуша питается в основном, а порой исключительно хвоей этой ели, и птицы держатся лишь лесных насаждений с преобладанием ели аянской.



Рис. 2. Ареалы дикуши и ели аянской на Дальнем Востоке

-  – ареал дикуши (по Потапову, 1987)
-  – ареал ели аянской (по Манько, 1987)

Тетерев в Якутии распространен в пределах среднетаежной подзоны, и лишь в отдельные годы отмечаются залеты птиц в зимний период на юго-запад северной тайги. Следует отметить, что при этом в северотаежной подзоне древесные виды берез, являющиеся основным кормом птиц, произрастают значительно севернее и восточнее области распространения тетерева. Следовательно, ограничения в дальнейшем продвижении птиц на север и восток, скорее всего, накладывает не распространение березы, а структура лесных сообществ, формирующихся в условиях северной тайги. Эти леса в отличие от среднетаежных имеют меньшее разнообразие

лесообразующих пород, их подлесок и травяно-кустарничковый покров значительно беднее во флористическом отношении.

По всей таежной зоне Якутии рябчик обычен. Северная граница его ареала доходит почти до границ леса. В гнездовой период рябчик обитает, главным образом, в ельниках и лиственничниках по долинам рек, в густых насаждениях с буреломом и валежником. В другие сезоны эта птица встречается в самых разнообразных лесах, предпочитая смешанные долинные.

Глава 5. Питание тетеревиных птиц

По нашим и литературным данным (Андреев, 1953; Егоров и др., 1959; Воробьев, 1963; Перфильев, 1975 и др.) в питании тетеревиных птиц Якутии отмечено 208 видов растений и 46 беспозвоночных животных. Основу рациона составляют наиболее массовые и легкодоступные корма растительного происхождения, а животные корма более характерны для питания птенцов.

Зимний рацион белой куропатки в Якутии так же, как и в остальных северных районах распространения вида, формируют несколько видов ив и берез (Михеев, 1948; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Воронин, 1978 и др.), но в отличие от других регионов состав кормов подвержен зональным различиям. Так в Якутии на арктических островах они кроме ив поедают вегетативные части зеленых растений. В тундре основным кормом является ива, в таежной зоне наряду с ними – кустарниковые виды березы, голубика, ольховник. В зимний период у тундряной куропатки Якутии отчетливо отмечается определенная пищевая избирательность, она отдает предпочтение подснежным кормам – зелени травянистых растений и полукустарничков, ягодам, семенам. В отличие от других районов распространения в снежный период года каменный глухарь питается почти исключительно концевыми побегами лиственницы. Обыкновенный глухарь зимой поедает в основном хвою сосны, реже – её шишечки. Основу питания тетерева Якутии в

холодное время года составляют сережки березы и несколько в меньшей степени - её концевые побеги и почки. Зимним кормом рябчика являются побеги, почки и сережки ольховника, а также березы и ивы. Дикуша потребляет почти исключительно хвою ели аянской. В целом, отличие от других частей Евразии у тетеревиных птиц Якутии наблюдается определенная специализация в отношении зимнего корма.

Период зимнего 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.

Питание тетеревиных Якутии в теплое время года так же, как и в других частях Евразии (Теплов, 1947; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Кузьмина, 1977; Потапов, 1985; и др.) отличается большим разнообразием кормов и определяется составом флоры. В основном это “зеленые корма”, семена и ягоды. Беспозвоночные животные – лишь добавка к этому рациону. В начале лета тетеревиные потребляют цветы, а позднее – плоды и семена травянистых растений. Одной из отличительных особенностей питания тетеревиных Якутии является наличие веточного корма в течение всех сезонов года у птиц, обитающих в тундре и горной её части.

Установлено, что состав кормов тетеревиных в разных районах Якутии варьирует, хотя общий характер питания птиц и сезонные изменения кормов сходны: в зимние месяцы эти птицы поедают веточный корм; весной к нему добавляются перезимовавшие под снегом ягоды и зеленые листья кустарниковых и травянистых растений; летом наибольшее значение имеют зеленые части растений, в период цветения еще и цветы, а позднее плоды и семена травянистых растений. В конце лета и осенью тетеревиные в массе поедают в основном ягоды и семена нового урожая, составляющие одну из основных групп кормов. Животные корма в питании взрослых птиц фигурирует довольно редко.

Масса гастролитов тетеревиных птиц, как и везде, минимальна летом, возрастает к осени. У тетеревиных птиц Якутии общий вес камешков

достигает максимума в начале зимы (ноябрь). Отмечено, что обитающие в горных ландшафтах популяции белой и тундряной куропатки в отличие от равнинных использует гастролиты (в виде камешков) в течение всего года. В Якутии локальные перемещения и скопления крупных видов тетеревиных птиц (каменный и обыкновенный глухари и тетерев) связаны в ряде случаев именно с поисками гастролитов.

Глава 6. Размножение тетеревиных птиц

Динамика изменения веса семенников самца белой куропатки в разных частях Якутии показывает, что с продвижением на север сроки их максимального развития приходятся на несколько более позднее время, а периоды с предельными их размерами становятся продолжительнее (рис. 3). В лесной зоне семенники куропаток достигают максимального развития в середине мая, а в тундре к концу мая – началу июня. Это согласуется с положением о том, что рост гонад птиц находится, в первую очередь, под фотопериодической коррекцией.

В тундрах и горной части Якутии у белой и тундряной куропаток размер занимаемого самцом гнездового участка колеблется по годам от 0,2 до 0,9 га и зависит от общей численности птиц и, вероятно, емкости того или иного биотопа.

Токование каменного глухаря изучено недостаточно и поэтому этому вопросу уделено наибольшее внимание. Токовища этого вида глухаря, также как у близкородственного вида, как правило, постоянны в течение продолжительного времени. Известны токовища, существующие до 20–40 лет и более. Продолжительность периода токования корректируются ходом весны. Место в иерархии самцов устанавливается в зависимости от

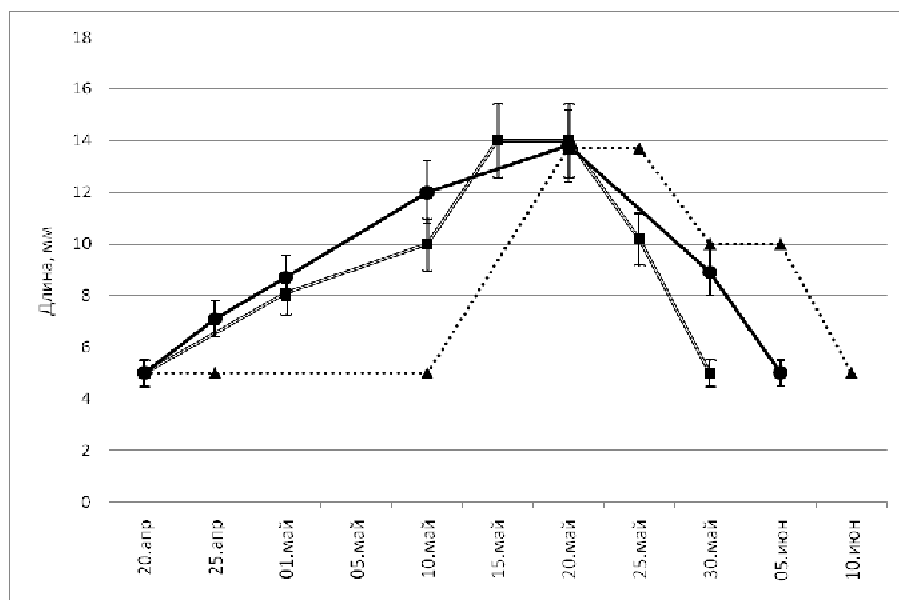


Рис. 3. Изменение размера семенников белой куропатки

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

удаленности территории от центра тока. В разгар токования суточная активность глухарей можно описать следующим образом: 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. 4). В отдельные дни глухари поют до 11–13 часов, а вечерняя активность начинается с 17–18 часов местного времени. Самки появляются на току за 2–4 часа до его окончания, перед рассветом в 3–4 часа.

Токовищам тетерева свойственно меньшее постоянство, чем у глухарей, а для продолжительности токования, по сравнению с другими регионами большая её растянутость.

В южной части Якутии токование рябчика начинается в марте. К северу его сроки смещаются на конец марта - начало апреля. Первая токовая

активность самца дикуши отмечена в середине марта, активный ток – в начале-середине мая.

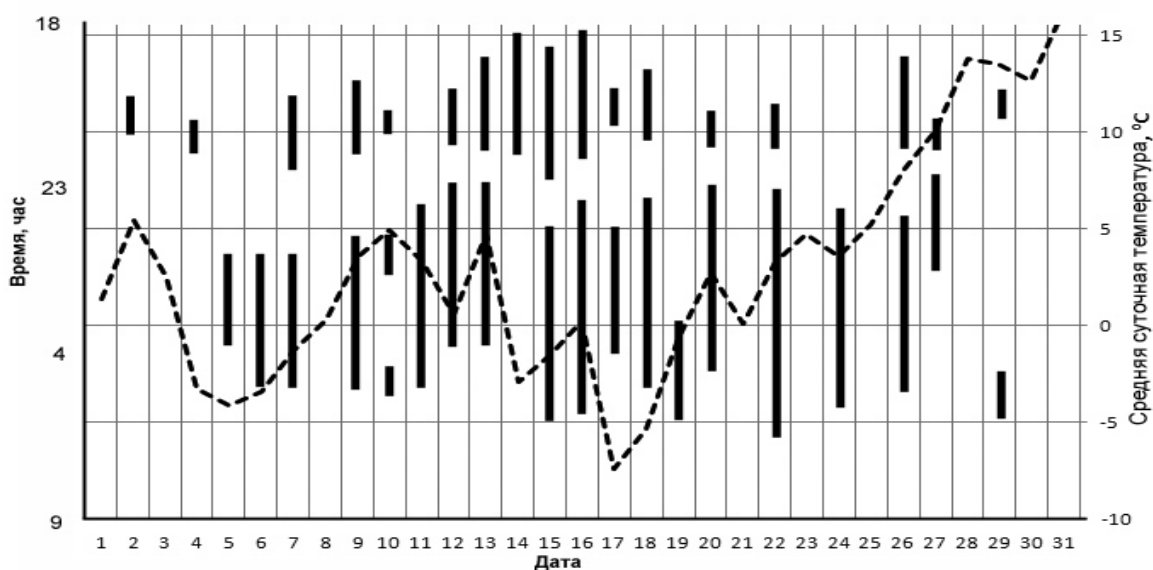


Рис. 4. Токовая активность каменного глухаря (северное предгорье Верхоянья, 2-30 мая 1991 г.).

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

Сроки начала откладки яиц у тетеревиных птиц варьируют в зависимости от географической широты и хода весны. В зависимости от погодных условий в северной части Якутии птицы приступают к откладке яиц в III декаде мая–первой половине июня, а в южной – в середине–III декаде мая. Длительность насиживания, как и в других районах распространения 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 периодов начала яйцекладки и вылупления птенцов географически заметно варьируют. В южной части Якутии вылупление птенцов происходит более дружно, в более короткие сроки, по сравнению с северной её частью.

Число яиц в полной кладке белой куропатки ($n=48$) в среднем $8,4 \pm 2,2$, колеблясь от 5 до 13 яиц, тундряной куропатки ($n=9$) – $8,0 \pm 2,0$ (7–10), каменного глухаря ($n=12$) – $6,8 \pm 1,2$ (5–9), тетерева ($n=11$) – $8,5 \pm 2,6$ (7–10), рябчика ($n=11$) – $7,8 \pm 1,4$ (7–9). У белой куропатки установлено, что на севере Якутии количество яиц в кладке больше в годы, когда численность птиц нарастает.

На севере Якутии отход птенцов белой куропатки в выводках достоверно больше, чем в южной. Так в северотаежной подзоне смертность птенцов белой куропатки составляет в среднем 63 %, тогда как в средней тайге – 32 %. Выживаемость выводков птиц уменьшается при возрастании количества осадков, выпавших в первые 20–30 дней жизни птенцов.

Глава 7. Динамика численности отдельных видов и её причины

По данным ЗМУ численность белой куропатки в Якутии в 2000–2012 гг. 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% всех охотничьих ресурсов по этим птицам. Наибольшая численность куропаток отмечена в 2000 и 2010 гг., наименьшая – в 2006 г. Резкие колебания численности белой куропатки характерны для северных её части районов (рис. 5). Исключение составляют районы Яно-Индибирской (горной) группы. В районах располагающих к югу от них этого не наблюдается. В годы работ запасы тундряной куропатки в Якутии составляли 210–350 тыс. особей. Больше всего каменного глухаря обитает в южной части, где средняя плотность популяции составляет $0,18$ особей/км². Численность колебалась от 107 до 461 тыс. особей (в среднем 228 тыс.). Плотность населения обыкновенного глухаря во многих районах распространения составляет $0,01$ – $0,3$ особей/км². В исследованные годы запасы обыкновенного глухаря варьировали от 6 до 26 тыс. особей (в среднем 16 тыс.). В зимние сезоны основные охотничьи ресурсы тетерева сосредоточены на Лено-Вилуйском междуречье. Общее число птиц

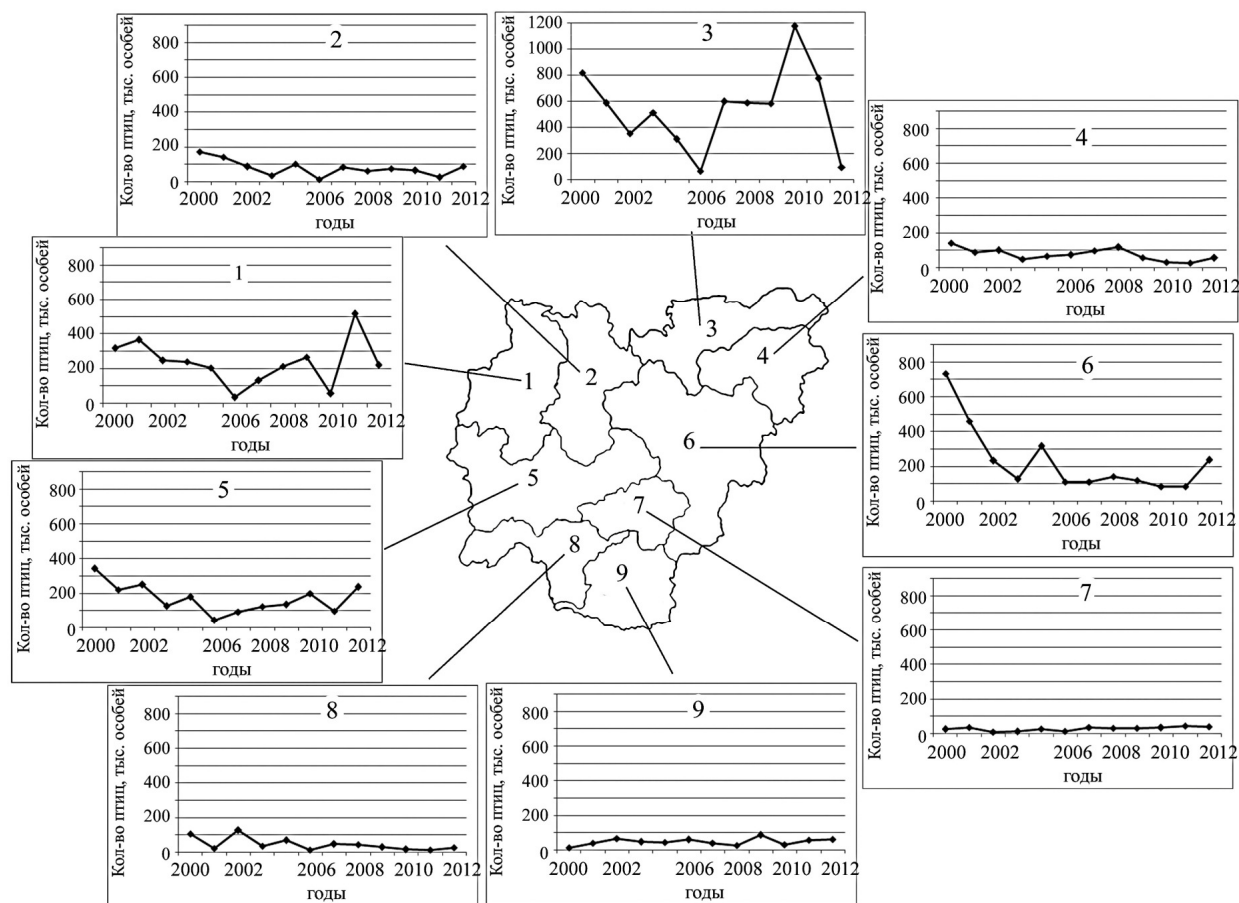


Рис.5. Изменения численности белой куропатки в разных районах Якутии (по данным ЗМУ 2000-2012 гг.).

Группы районов: 1 – северо-западный; 2 – нижнеленский; 3 – северо-восточный; 4 – верхнеколымский; 5 – яно-индигирский; 6 – вилюйский; 7 – центрально-якутский; 8 – юго-западный; 9 – южный.

колебалось по годам от 46,4 до 142 тыс. особей (в среднем 108,7 тыс.). Основное количество рябчиков сосредоточено в её южной части Якутии, где плотность видового его населения местами достигает 40 особей/км². В зимние сезоны 2000–2012 гг. численность этих птиц по годам была подвержена значительным колебаниям – от 243 до 876 тыс. особей, (в среднем 527 тыс.). По материалам августовских учетов, проведенных в 2003–2004 гг. на северной границе распространения вида, плотность населения азиатской дикуши составляла в среднем 0,03 особей/км², в центральной

части области обитания – 0,1–0,3 особей/км². Численность вида в Якутии составляет 8–10 тыс. особей.

Исследования долговременных изменений численности тетеревиных птиц Якутии показали, что для ряда видов, таких как белая и тундряная куропатки, каменный глухарь, рябчик и тетерев, здесь характерны периодические существенные изменения численности, нередко синхронизированные по времени. Колебания их численности имеют в основном волнообразный характер, и их амплитуда зависит от степени благоприятности той или иной населяемой ими территории. Так, подъемы численности белой куропатки имеют периодичность в пределах 5–12 лет: в Нижней Колыме 8–10, в Нижней Лене – краткосрочные через 4–6 и долгосрочные через 10–11, в Верхоянье – 11–12 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), незначительны – в равнинных таежных районах. На Верхоянском хребте заметные подъемы численности тундряной куропатки отмечены через 12 лет, размеры межгодовых различий достигают 30 крат. В сезонной и годовой динамике численности тундряной и белой куропаток прослеживается определенная синхронность. Пики численности каменного глухаря в бассейне Вилюя ранее отмечались через каждые 10 лет (Андреев, 1974, Перфильев, 1975), а в последние годы – через 11 лет, в Верхоянье – за 35 лет через 9–10 лет, в Центральной Якутии – за 33 года просматривается 6–9 подъемов. В 2000–2012 гг. в Южной Якутии повышение количества рябчика отмечено три раза с интервалом 6 и 4 года. Установлено, что на северной границе области распространения рябчик имеет 4–6-летний цикл повышения численности, в некоторых районах Центральной Якутии эти пики наблюдаются через каждые 5 лет. В Центральной Якутии после длительной депрессии с начала 70-х до конца 80-х гг. прошлого столетия заметные подъемы численности тетерева прослежены через 16–18, 11 и 9 лет, в бассейне Вилюя – два раза через 11 и 6 лет.

Динамику численности тетеревиных птиц в значительной мере определяют климатические факторы. Так, повышенная элиминация обитающих в горах белой и тундряной куропаток связана с резкими изменениями погоды в ранневесенний период. В равнинной части таежной зоны Якутии высокая смертность белой куропатки и рябчика наблюдается при образовании наста в весеннее время. Установлено, что во многих местах обитания тетеревиных в годы с малым количеством осадков в гнездовой период численность птиц возрастает, а в годы с дождливой погодой – снижается. Изменение численности тетеревиных в отдельных районах Якутии связано с периодически наблюдаемыми их откочевками птиц. Так, белая и тундряная куропатки регулярно совершают массовые кочевки из тундры вглубь таежной зоны и из горных районов в равнинные. Главная причина перекочевок куропаток – ухудшение кормовых условий на местах зимовки. В бассейне Вилюя массовые перекочевки каменного глухаря ранее проходили с периодичностью раз в 10 лет. В последнее время перемещения здесь не носят регулярного характера. Значительные перемещения каменного глухаря в центральных районах Якутии в основном наблюдаются в годы с малой глубиной снега и низкими температурами воздуха в начале зимнего периода. Тетерев в Якутии зимой кочует в основном в поисках корма. Так, массовые кочевки птиц отмечены Якутии в 2009 г., когда из территорий, где наблюдался неурожай сережек березы тетерева перемещались на более богатые кормом участки.

Глава 8. Зимняя жизнь и экологическая энергетика тетеревиных птиц

Зимний образ жизни белой куропатки был предметом детального изучения целого ряда исследователей (Семенов-Тян-Шанский, 1960; Андреев, 1980; Потапов, 1985 и др.). Наименее основательно подобные исследования проведены в горных ландшафтах. В горах Верхоянья в зимнее время основная масса белых куропаток держатся в стаях по 3–8 особей (в среднем $6,3 \pm 0,6$, $n=342$). Количество птиц в группах меняется по мере

увеличения абсолютной высоты местности. Так, в северном предгорье их стаи достигали в середине зимы 100 и более особей, в то время как на осевой части хребта в них насчитывалось не более 40 птиц. Чаще встречали одиночек и группы из 2–4 особей.

В горных ландшафтах наибольшая длина набродов белой куропатки при жировке не превышает 600 м, тогда как на равнинных территориях протяженность суточных набродов до 2 км. Меньшая длина набродов и более частые перелеты птиц в горах связаны с поиском кормовых участков, которые расположены мозаично и невелики по площади. В предгорьях в середине зимы белая куропатка в основном, особенно в утренние и вечерние часы, кормится на ветках ив. В осевой части гор, даже в холодный период зимы птицы делают это, находясь на поверхности земли или снежного покрова. Здесь птиц кормящихся в кронах ив и чозений отмечали лишь в начале и конце зимы.

В горах у тундряной куропатки в отличие от белой отмечены более частые перелеты. Продолжительность дневного отдыха больше, а число их повторений варьирует от одного до трех. Зимой тундряная куропатка придерживается тундрового пояса осевой части хребта, концентрируясь в верховьях рек и ручьев, а также на склонах. В годы высокой численности большая часть птиц на зиму спускается в предгорья, покидая осевую часть хребта.

Каменные глухари в начале зимы из-за небольшой глубины снега отдыхают в полулунках, а в середине зимы на 22–23 часа зарываются в снег. Зимуют они разнополыми стаями, которые держатся обычно в разных стациях: самцы – в лиственничниках, кроны деревьев которых деформированы деятельностью птиц, а самки – в молодых лиственничниках с нормальной кроной.

Тетерева в середине зимы утром кормятся на деревьях в течение 30 минут – одного часа, реже – в дневное время. Вечерней кормежки обычно не бывает и почти все остальное время птицы находятся в подснежных камерах.

В холодное время года в зависимости от температуры воздуха кормовая активность рябчика длится от 20 минут до 4 часов, а остальное время птицы проводят в подснежных камерах. В середине зимы для них характерна минимальная подвижность и максимальное использование снежного покрова.

На северном макросклоне Верхоянского хребта суточный бюджет энергии (DEB) белой куропатки в зимний период равен: при -30°C – 472 кДж/сутки, при -50°C – 449 кДж/сутки; DEB тундряной куропатки – при -30°C – 465 кДж/сутки и при -40°C – 520 кДж/сутки.

Для дикуши и тетерева зона оптимальных температур окружающей среды расположена в интервале -5° – 20°C , в рамках которого 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 потребление кислорода возрастает почти вдвое. 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°C потребление кислорода возрастает на 40–50%.

У каменного глухаря и тетерева динамика температуры тела в годовом жизненном цикле сходна, различие состоит в абсолютных значениях температуры тела (рис. 6). Наиболее высокие у тетерева отмечаются в летний период, минимальные – в декабре-январе. У каменного глухаря так же, как у тетерева на протяжении первой половины года температура тела возрастает, со второй – снижается. В целом тетерев чувствительнее к морозам, чем каменный глухарь и критическая температура у него чуть выше, чем у глухаря.

Сравнение уровня обмена близких по размерам и массе тела видов – тетерева и ворона, показало, что в зимнее время минимальный уровень обмена различался почти вдвое. Относительно высокий уровень метаболизма ворона позволяет ему даже в периоды низких годовых температур стабильно

поддерживать высокую температуру тела. Тетерев в отличие от ворона питается относительно низкокалорийной пищей, что не способствует поддержанию постоянно высокого уровня метаболизма. Это характерно для всех видов тетеревиных птиц, поэтому у них важную роль в температурных адаптациях приобретает приспособительное поведение – способность использовать подснежные камеры.

Температура тела, С°

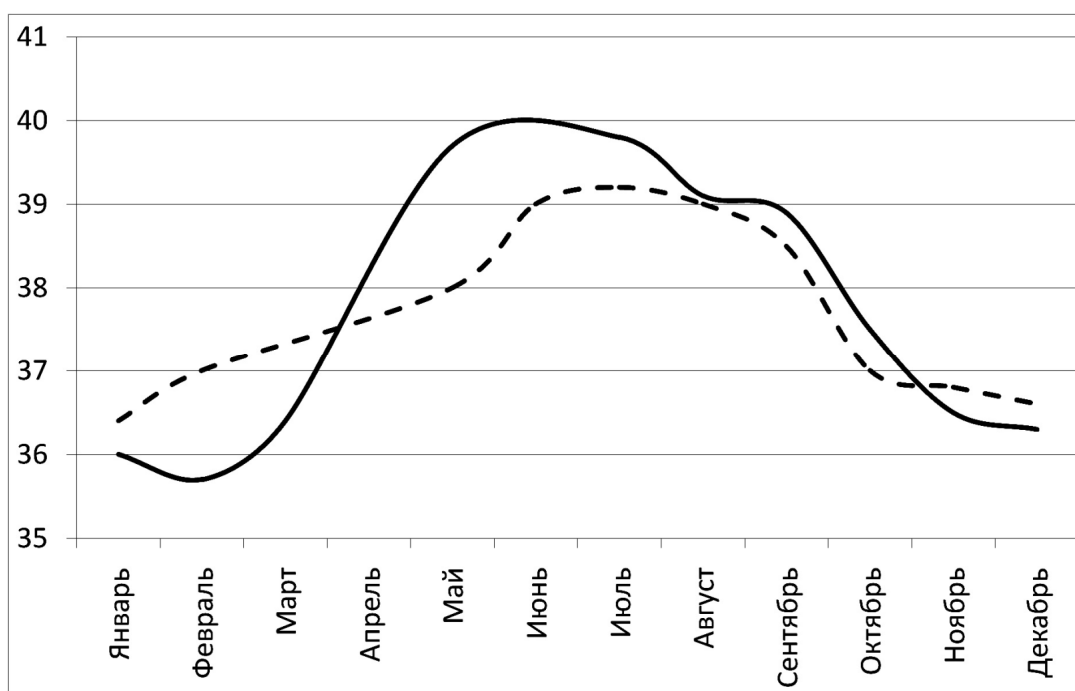


Рис.6. Динамика температуры тела тетерева и каменного глухаря в течение года.

— — тетерев

----- — каменный глухарь

В целом, суммарный расход энергии у тетеревиных птиц очень низкий (Потапов, Андреев, 1973; Гаврилов, 1980; Дольник, 1995; и др.), что позволяет им значительно уменьшить энергетическую стоимость жизни при крайне низких температурах.

Глава 9. Хозяйственное значение и роль тетеревиных птиц в экосистемах

В последние десятилетия в южной и центральной частях Якутии отмечен высокий уровень отрицательного влияния антропогенных факторов на популяции тетеревиных. Это обусловлено в основном интенсификацией промышленности, ведущей к уничтожению или трансформации местообитаний этих птиц. Популяциям лесных видов урон наносят также сплошные рубки, лесные пожары, сельское хозяйство, незаконный отстрел и беспокойство со стороны человека. Наиболее уязвима дикуша, у которой отмечено общее снижение численности, а в ряде мест – её полное исчезновение. Без принятия кардинальных мер по охране и восстановлению этого вида сохранение её в Якутии невозможно.

В целях рационального использования и сохранения ресурсов тетеревиных необходимы проводить учетные работы, вести видовой мониторинг состояния их популяций и грамотное регулирование сроков охоты на них. Так, для поддержания оптимальной численности каменного глухаря целесообразно запретить весеннюю охоту на него.

Одним из направлений деятельности по восстановлению численности тетеревиных в густонаселенных районах Якутии в ближайшем будущем может стать дичеразведение.

Для сохранения редкого вида мировой фауны – дикуши, необходимо провести комплекс мер по охране и сохранению его популяций в ненарушенных местообитаниях. Параллельно следует решить вопрос сохранения насаждений ели аянской, с которыми птица экологически тесно связана. Наиболее действенной и эффективной мерой для спасения азиатской дикуши является искусственное её разведение в питомнике с последующей интродукцией в природу.

Тетеревиные, как растительноядные оседлые животные играют заметную роль в функционировании большинства зональных экосистем Якутии. В отдельные годы в равнинных тундрах и тундровом поясе гор

Верхоянья куропатки преобладают среди птиц по биомассе, являясь их основными фитофагами.

Влияние на тетеревиных птиц различных хищников определяется, прежде всего, численностью и степенью обеспеченности последних кормами. Зараженность гельминтами тетеревиных возрастает при высокой их численности и это, по сути, является вторичным фактором, возникающий вслед за другими неблагоприятными условиями.

В области совместного обитания исследуемые виды тетеревиных круглогодично находятся в тесном экологическом контакте. Изучение взаимоотношений белой и тундряной куропаток показало, что присущая им обычно пространственная дифференциация в годы обилия птиц усложняется. Связано это с проявлением птицами видоспецифичных черт кормового поведения и изменениями в предпочтительности тех или иных растений и отдельных их частей. У каменного и обыкновенного глухарей, дикуши и рябчика межвидовая конкуренция сглаживается выраженными биотопическими, трофическими и этологическими различиями.

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 использует 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. Размер 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°C, у ворона 1,38°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.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК

1. Васюкова, Т.Т. Эколого-фаунистические особенности эктопаразитов (пухоеды и перьевые клещи) птиц Верхоянья/ Т.Т. Васюкова, З.З. Борисов, А.П. Исаев, Ф.Г. Яковлев // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116. – Вып. 5. – С. 607– 620.
2. Исаев, А.П. Растительный и животный мир ресурсного резервата «Чонский» / А.П. Исаев, А.А. Егорова, Р.Р. Софронов, В.В. Величенко, Л.В. Попова, Ф.Г. Яковлев, Н.Н. Винокуров, Я.Л. Вольперт // Наука и образование. – 2005. – № 2 (38). – С. 53–59.
3. 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.
4. 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.

5. Исаев, А.П. Тундряная куропатка (*Lagopus mutus*) Центрального Верхоянья / А.П. Исаев, З.З. Борисов // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – № 9. – С. 1077–1083.
6. Ануфриев, А.И. Изменения температуры тела в годовом цикле и уровень метаболизма у ворона *Corvus corax* при зимних температурах среды / А.И. Ануфриев, Н.Г. Соломонов, А.П. Исаев, В.Ф. Ядрихинский, Н.И. Мордосова // Доклады Академии наук. – 2008. – Т. 422. – № 4. – С. 568–570.
7. 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. – 2008. – Т. 5. – № 4. – С. 10–14.
8. 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.
9. Лабутин, Ю.В. Распространение скопы (*Pandion haliaetus*) в Якутии / Ю.В. Лабутин, Н.Н. Егоров, А.П. Исаев // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – № 6. – С. 703–704.
10. Solomonov, N.G. Thermoregulation of cold-adapted birds and mammals of Yakutia / N.G. Solomonov, A.I. Anufriev, A.P. Isaev, N.A. Nakhodkin, T.N. Solomonova, V.F. Yadrichinskiy, N.I. Mordosova, I.M. Ochlopcov // Cryobiology. – 2009. – V. 59. – P. 406.
11. Solomonov, N.G. Rare and endangered species of birds of eastern Yakutia taiga and tundra regions / N.G. Solomonov, N.I. Germogenov, A.P. Isaev, N.A. Nakhodkin, V.G. Degtyaryov, N.N. Egorov, S.M. Sleptsov, V.V. Okoneshnikov, M.V. Vladimirtseva, I.P. Bysykatova // Cryobiology. – 2009. – V. 59. – P. 407.
12. 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.

13. 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.
14. Solomonov, N.G. Body temperature of animals in cold environment / N.G. Solomonov, A.I. Anufriev, V.F. Yadrichinskiy, A.P. Isaev // Cryobiology. – 2010. – V. 61. – Issue 3. – P. 365.
15. Solomonov, N.G. 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. – V. 63. – Issue 3. – P. 332–333.
16. Исаев, А.П. Новые данные по населению птиц и млекопитающих хребта Сетте-Дабан / А.П. Исаев, В.К. Васильева, З.З. Борисов, И.М. Охлопков // Сибирский экологический журнал. – 2012. – №1. – С. 115–122.
17. Вартапетов, Л.Г. Классификация и структура населения птиц Алданского нагорья / Л.Г. Вартапетов, А.П. Исаев, А.Г. Ларионов, Н.Н. Егоров // Поволжский экологический журнал. – 2012. – № 2. – С. 157–164.
18. Solomonov, N.G. 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 – V.65 – Issue 3. – P. 356.
19. Исаев, А.П. Редкие виды птиц Алданского нагорья (Южная Якутия) / А.П. Исаев, Е.В. Шемякин, В.В. Бочкарев, Н.Н. Егоров // Вестник Омского университета. – 2014. – №2 (72). – С.110–113.
20. Шемякин, Е.В. Летнее население птиц верхних высотных растительных поясов Алданского нагорья (на примере г. Эвота) / Е.В. Шемякин, Л.Г. Вартапетов, Б.З. Борисов, З.З. Борисов, А.П. Исаев // Вестник СВФУ им. М.К. Аммосова. – 2014. – Т. 11. – № 3. – С. 53–59.

Монографии

21. Абрамов, А.Ф. Энциклопедия Якутии. Том 2. / А.Ф. Абрамов, А.И. Аверинский, В.Л. Алексеев, А.П. Исаев.– Якутск: ЯНЦ СОРАН, 2007.– 692 с.
22. Исаев, А.П. Азиатская дикуша в Якутии / А.П. Исаев. – Якутск: СМАК—МАСТЕР, 2008. – 48 с.
23. Чевычелов, А.П. Биоразнообразие ландшафтов Токинской котловины и хребта Токинский Становик / А.П. Чевычелов, Л.В. Кузнецова, Ал.П. Исаев, Н.Н. Винокуров, Ар.П. Исаев, Я.Л. Вольперт, Н.Н. Егоров, Е.И. Иванова, Л.Н. Порядина, Л.И. Копырина, Е.В. Софронова, Л.Г. Михалева. – Новосибирск: Издательство СО РАН, 2010. – 284 с.
24. Захарова, В.И. Влияние горнодобывающей промышленности на экосистемы Северо-востока Якутии / В.И. Захарова, Н.К. Потапова, Н.С. Карпов, В.И. Перфильева, Я.Л. Вольперт, А.П. Исаев. – Новосибирск: Наука, 2010. – 208 с.
25. Сафонова, Н.В. Якутский зоопарк «Орто-Дойду». 10 лет / Н.В. Сафонова, А.П. Исаев. – Якутск: Якутский край, 2012. – 144 с.

Список публикаций в других изданиях

26. Исаев, А.П. Зимнее питание белой куропатки (*Lagopus lagopus* L.) в северотаежных лиственничных лесах Якутии / А.П. Исаев // Зоогеографические и экологические исследования животных Якутии. — Якутск: Изд-во Якутского ГУ, 1992. – С. 56 – 59.
27. Исаев, А.П. Численность белой куропатки в Центральном Верхоянье и факторы ее определяющие / А.П. Исаев // Популяционная экология животных Якутии. – Якутск: Изд-во Якутского ГУ, 1996. – С. 36 – 42.
28. Исаев, А.П. Боровая дичь Центрального Верхоянья / А.П. Исаев, З.З. Борисов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Материалы Международной научно-практической

конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ (28–31 мая 2002 г.). – Киров, 2002. – С. 237 – 239.

29. 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, 2002. – С. 23 – 237.

30. Исаев, А.П. Численность тетеревиных птиц Центральной Якутии в зимний период 2001 – 2002 гг. / А.П. Исаев // География и регион. V. Биogeография и биоразнообразие Прикамья: Материалы Международной науч. – практ. конф. (30 сент.–4 окт. 2002 г, г. Пермь). – Пермь: Изд-во Пермского ГУ, 2002. – С. 91– 95.

31. 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 ГУ, 2003. — Ч. I. — С. 97—100.

32. Исаев А.П. К динамике численности тетеревиных птиц Якутии / А.П. Исаев // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири. Материалы Сибирской орнитологической конференции, посвященной памяти и 70-летию Э.А. Ирисова, Барнаул, 27–28 октября, 2005. — Барнаул, 2005. — С. 209—210.

33. Исаев А.П. К стратегии сохранения азиатской дикуши в Якутии / А.П. Исаев, Л.Н. Сафонов // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. Материалы III Международной орнитологической конференции, г. Улан-Удэ (16–19 мая 2006 г). — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского ГУ, 2006. — Вып. 3. — Ч. 1. — С. 136—139.

34. Исаев А.П. Распределение боровой дичи в основных типах растительности Центральной Якутии / А.П. Исаев, Ал.П. Исаев, Н.Н. Егоров, И.М. Охлопков, И.П. Гаврильев // Лесные исследования в Якутии: итоги, состояние и перспективы. Материалы региональной научно-практической

конференции (Якутск, 23–24 ноября 2006 г.). — Т.1. — Якутск, 2006. — С. 194-197.

35. Исаев, А.П. Тетеревиные птицы в Якутии / А.П. Исаев // Влияние климатических и экологических изменений на мерзлотные экосистемы: Труды Третьей международной конференции «Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата». Отв. ред. Б.И. Иванов, Т.Х. Максимов; ИБПК СО РАН. — Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН, 2007. — С. 35—41.

36. Isaev, A.P. Change in ptarmigan Numbers in Yakutia / A.P. Isaev // Gyrfalcons and Ptarmigan in a Changing World — The peregrine Fund, Boise, Idaho, USA, 2011. Vol. II. — P. 259—266.

37. Исаев А.П. Распространение тетеревиных птиц Якутии в связи с особенностями растительности / А.П. Исаев, Ал.П. Исаев // Биологические проблемы криолитозоны: Материалы Всероссийской конференции, посвященной 60-летию со дня образования Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (30 июля–5 августа 2012 г., г. Якутск). — Якутск: Сфера, 2012. — С. 86—87.

38. Исаев А.П. Зимнее питание тетеревиных птиц Якутии / А.П. Исаев, Е.В. Шемякин // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: материалы V Международной орнитологической конференции, г. Улан-Удэ (18 – 20 мая 2012 г). — Улан-Удэ: Изд-во Бурятского ГУ, 2013. — С. 199 — 202.

39. Isaev A.P. Grouses of Yakutia: Fauna number and protection / A.P. Isaev // Journal of Ecosystem & Ecography, 2014 — Vol. 4. — Issue 3. — P. 33.