

УДК 596.619+639.124

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕЛОЙ КУРОПАТКИ В ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДРАХ РОССИИ

О.Ю. Минеев¹, Ю.Н. Минеев²

В тундрах Ненецкого автономного округа и Республики Коми с 1973 по 2015 г. проводились исследования динамики численности и распределения белой куропатки. Крупно- и мелкоерниковая тундры, расположенные на возвышенностях, оптимальны для жизни белой куропатки. Здесь отмечены высокая плотность гнездования и наибольшая численность этого вида. Динамика численности белой куропатки, совершающей регулярные сезонные миграции, достаточно сложна и зависит от многих факторов. Наиболее значительными из них являются численность, плотность гнездования и реализация репродуктивного потенциала птиц. В динамике численности белой куропатки в восточноевропейских тундрах отсутствует точная регулярность цикличности. Многолетняя динамика имеет короткие (3–4 года) и длинные (6–11 лет) циклы высокой численности. Максимумы численности имеют место через 3–11 лет (в среднем через 6–7 лет), минимумы – через 2–11 лет (в среднем через 6 лет). Интервал времени между многолетним максимумом и многолетним минимумом в среднем составляет 12,7 лет. Похожие изменения численности (цикличность в 3–4 года и 10–11 лет) белой куропатки типична также для западносибирской и большинства норвежских популяций.

Ключевые слова: белая куропатка, экология, распределение, численность, восточноевропейские тундры России.

Важнейшая характеристика популяции любого вида животного – тип динамики численности, которую рассматривают с позиции внешних факторов, взаимоотношений видов и их популяций внутри биоценозов (Лэк, 1957; Шилов, 1977; Максимов, 1984; Andrewartha, Birch, 1954; Hörnell-Willebrand, 2005 и др.). У белой куропатки, совершающей регулярные сезонные перекочевки, численность каждой конкретной популяции восточноевропейских тундр зависит от ряда факторов, роль которых неравнозначна. В результате общая схема взаимодействия факторов, обуславливающих динамику численности птиц, получается очень сложной. В упрощенной форме ее изменения могут рассматриваться как результат отношения рождаемости и смертности (Северцов, 1941; Паевский, 1985; и др.).

Первые упоминания в научной литературе о белой куропатке в тундрах Европейского северо-востока России связаны с ее промыслом на р. Уса (Латкин, 1853). Сведения о распространении, фенологии и некоторых чертах биологии вида при-

ведены в немногих фаунистических работах (Гофман, 1856; Дмоховский, 1933; Дементьев, 1935; Спангенберг, Леонович, 1960; Гладков, 1962; Успенский, 1965; Seebhom, 1880, 1901). Исследования по экологии (распределение по биотопам, размножение, питание, численность) белой куропатки в Малоземельской тундре предприняты А.В. Михеевым (1948) в марте–августе 1937–1938 гг. в низовьях р. Вельт. В 1939–1941 и 1953–1957 гг. в Большеземельской тундре (Вашуткины озера, побережье Болванской губы, р. Черная) и на северо-востоке Югорского полуострова (хребет Пай-Хой) размножение и численность куропатки исследовал В.Д. Скробов (1968, 1975). В 1964–1975 гг. в бассейне р. Большая Роговая (Большеземельская тундра) экологию птиц изучал Р.Н. Воронин (1978). Сезонное распределение белой куропатки в Малоземельской и Большеземельской тундрах, на Югорском полуострове было изучено в 1976–1981 гг. А.А. Естафьевым и Ю.Н. Минеевым (1984).

¹ Минеев Олег Юрьевич – науч. сотр. лаборатории экологии наземных позвоночных, Федеральное государственное бюджетное учреждение Институт биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН, канд. биол. наук (mineev@ib.komisc.ru); ² Минеев Юрий Николаевич – глав. науч. сотр. лаборатории экологии наземных позвоночных, Федеральное государственное бюджетное учреждение Институт биологии Коми Научного центра Уральского отделения РАН, докт. биол. наук (mineev@ib.komisc.ru).

Район исследований

Исследования проводили (1973–2015 гг.) в Канинской, Тиманской, Малоземельской и Большеземельской тундрах и на Югорском полуострове Ненецкого автономного округа Архангельской обл., а также в Республике Коми. Исследованная территория расположена между северным Тиманским кряжем и Уралом (рис. 1, 2). Она представляет собой волнистую равнину, рельеф которой сложен многочисленными возвышенностями и грядами. Выровненные низинные пространства между возвышенностями сильно заболочены, много озер и водотоков. В исследованном регионе с севера на юг происходит смена северных тундр на южные, а также предтундровые редколесья в сочетании с южными тундрами.

Методы исследований

Для изучения распределения белой куропатки по территории, специфики использования гнездовых местообитаний, а также численности птиц проведены учеты на площади свыше 200 тыс. км². Исследования проводили методом стационарных, пешеходных (6800 км), лодочных (7400 км) и авиавизуальных (свыше 43 000 км) маршрутов. Сведения о размещении и местах скопления белой куропатки в июне–сентябре 1973–1977, 1979, 1983, 1985, 1989, 1994–1996 гг. получены методом авиаучетов (Исаков, 1963; Кишинский, 1973) на постоянных трансектах с самолета и вертолета. Расчет плотности населения птиц проводили на основе учетов территориальных самцов, плотность гнездования птиц рассчитана по данным пробных участков и линейных маршрутов.

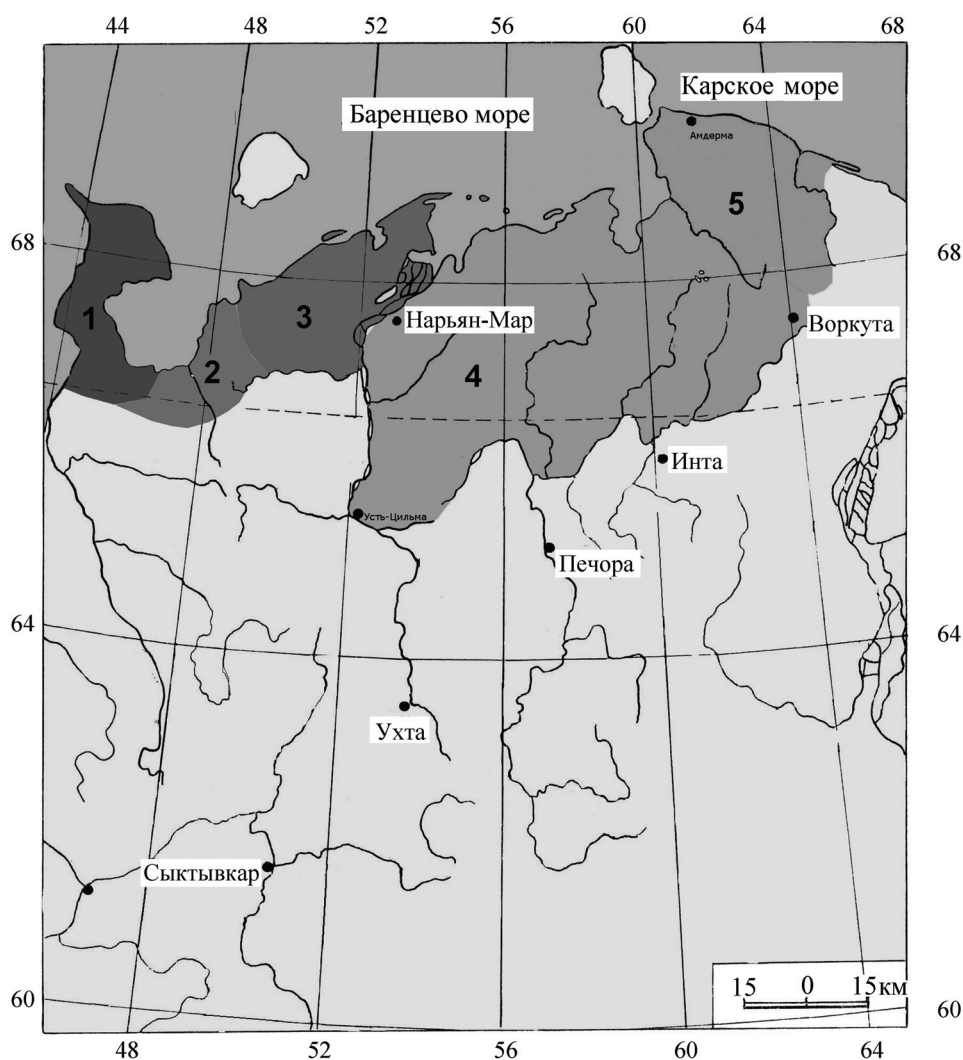


Рис. 1. Исследованные районы восточноевропейских тундр России: 1 – Канинский полуостров (обследован на авиамаршрутах); 2 – Тиманская тундра (обследована на авиа- и пешеходных маршрутах); 3 – Малоземельская тундра (обследована на авиа-, пешеходных и лодочных маршрутах); 4 – Большеземельская тундра (обследована на авиа-, пешеходных и лодочных маршрутах); 5 – Югорский полуостров (обследован на авиа-, пешеходных и лодочных маршрутах)

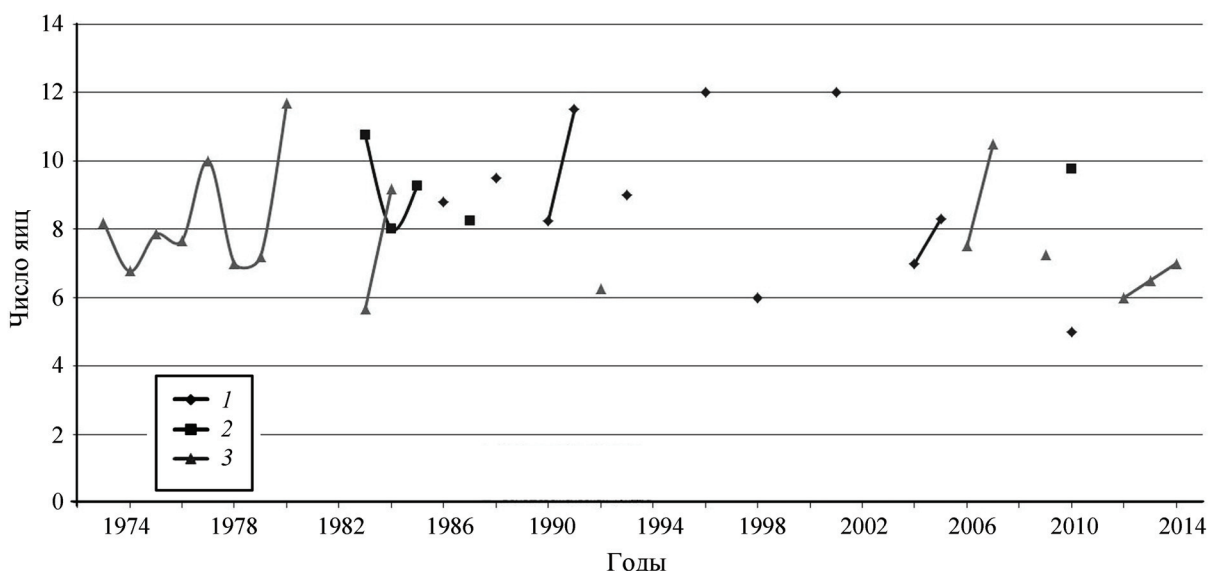


Рис. 2. Колебания среднего числа яиц в кладках белой куропатки в восточноевропейских тундрах России: 1 – Малоземельская тундра, 2 – Югорский полуостров, 3 – Большеземельская тундра

/

Результаты

Распространение. Белая куропатка населяет материковую тундровую зону, местами проникая в тайгу Крайнего Севера. Выявлено, что оптимальными местообитаниями белой куропатки служат участки крупно- и мелкоерниковых тундр, приуроченные к положительным орографическим структурам (моренные гряды и поднятия с абсолютными высотами до 220 м над ур. моря). В гнездовой период на участках с пересеченным рельефом плотность населения птиц выше, чем на равнинах, где уголья более заболочены. На участках пониженного рельефа (низменности) плотность населения птиц заметно снижается.

В широтном аспекте белая куропатка с наибольшей плотностью населяет подзону южной тундры. Подзона северной тундры менее соответствует условиям обитания птиц, поэтому их численность там в семь раз меньше, чем в подзоне южной тундры.

Структура популяции. Одной из важных характеристик популяции считается ее возрастной состав. Сведения о соотношении возрастных групп в популяции белой куропатки и о фенотипической популяционной структуре в восточноевропейских тундрах немногочисленны. В Большеземельской тундре выделены четыре возрастные группы птиц: 1) в возрасте одного года (15,8%), 2) двухлетние (52,6%), 3) трехлетние (26,3%), 4) четырехлетние и старше (5,3%). Доля первогодков в популяции белой куропатки в сезон размножения по годам меняется от 0 до 37,3% (Воронин, 1978). В зимне-весенний период в популяции белой ку-

ропатки Большеземельской тундры численно преобладают самцы (40,3–67,1%, в среднем 54,4%). Установлено, что при увеличении плотности населения наблюдается тенденция к преобладанию в ней самцов, а при уменьшении этого показателя число самцов падает. Популяция белой куропатки Большеземельской тундры полиморфна, в ней выявлены две фенотипические группы, соотношение которых меняется по годам. Установлено, что разные фенотипические группы начинают гнездиться в разные сроки, причем они отличаются друг от друга и по выбору гнездовых биотопов (Воронин, 1978).

Размножение. В местах размножения первыми появляются самцы, большинство их держатся стаями, хотя даже в это время есть самцы, маркирующие характерными полетами и токовыми песнями занятую ими территорию. Самцы активно занимают появившиеся из-под снега участки тундры. В этот период и позднее (даже при наличии гнезд с яйцами) среди самцов нередки своеобразные стычки за обладание территорией. Они выражаются в конфликтах, напоминающих петушиные бои, в которых участвуют по 2–3 самца. Перед началом размножения отмечены также брачные игры, напоминающие тетеревиный ток. В них участвуют по 4–5 самцов, которые токут на земле, гоняются друг за другом, дерутся и совершают воздушные погони, при этом рядом находятся несколько самок. Конфликтные ситуации самцов чаще имели место 6–28 июня в Большеземельской тундре и 9–22 июня на Югорском полуострове.

Размеры гнездовых участков зависят от качества биотопов и участвующих в размножении птиц. На п-ове Русский Заворот гнездовая плотность белой куропатки по годам варьировала от 0,07 до 0,40, в среднем она составляла 0,2 пары на 1 км² ($n = 9$ лет). На островах Коровинской губы и в районе Колоколковой губы куропатки гнездились с плотностью соответственно 0,2 и 0,3 пары на 1 км², в бассейнах рек Индига, Вельт, Нерута и в междуречье рек Сулла и Сойма их плотность составляла соответственно 0,18; 1,3; 0,15 и 6,8 пары на 1 км².

В Большеземельской тундре (район с. Юшино) в 1953 и 1968 гг. плотность гнездования куропатки составляла 1,36 и 5,2 пары на 1 км² (Скробов, 1975). В других районах Большеземельской тундры гнездовая плотность белой куропатки варьировала от 1,9 до 26,3 пар на 1 км² (Фауна..., 1995; наши данные). В некоторых местообитаниях (р. Черная) куропатки гнездились на расстоянии 300–500 м друг от друга.

Многолетний показатель плотности гнездования белой куропатки в Малоземельской тундре варьировал от 0,07 до 3,40 (в среднем 0,93), в Большеземельской тундре – от 0,52 до 25,1 (в среднем 10,3) и на Югорском полуострове – от 0,42 до 2,55 (в среднем 0,98) пары на 1 км².

Величина кладки белой куропатки изменяется по годам. По сведениям А.В. Михеева (1948), в низовьях р. Вельт кладки белой куропатки содержали по 8–15, в среднем ($n = 14$) 11,2 яйца; на побережье Коровинской губы – 5–11, в среднем ($n =$

5) 8,6 яйца (Бианки, Краснов, 1987). Б.Т. Семенов (1939) сообщает, что оленеводы находили гнезда, содержащие 16–18, 24 и даже 29 яиц. Оленеводы нам также сообщали о гнездах белой куропатки, где находились 24 яйца. За исследованный период в Малоземельской тундре в гнездах куропаток мы зарегистрировали 3–14, в среднем ($n = 45$) 9,4 яйца (Минеев, Минеев, 2009). Средний размер кладки куропатки в Малоземельской тундре по годам варьировал от 5,6 до 11,2 яйца.

В Большеземельской тундре размер кладки колебался в пределах 3–13, в среднем ($n = 192$) был равен 7,9, на Югорском полуострове – 8–12, в среднем 9,6 яйца (Фауна..., 1995). По нашим данным, в Большеземельской тундре кладки куропаток содержали 1–12, в среднем ($n = 170$) 8,1 яйца, на Югорском полуострове – 2–13, в среднем ($n = 37$) 9,1 яйца. По годам средняя величина кладки куропатки в Большеземельской тундре варьировала от 5,7 до 11,7, на Югорском полуострове – от 5,3 до 9,6 яйца. Колебания числа яиц в кладках белой куропатки по годам представлены на рис. 3.

Появление птенцов белой куропатки в Малоземельской тундре и дельте Печоры отмечено 28 июня – 19 июля. Выводки в конце июля содержали 1–14, в среднем ($n = 70$) 6,7 птенца (Минеев, Минеев, 2009). Колебания среднего числа птенцов в выводках белой куропатки показаны на рис. 4. По нашим наблюдениям первые выводки куропатки в Большеземельской тундре зарегистрированы 22 июня – 19 июля, в среднем 6 июля, на Югорском

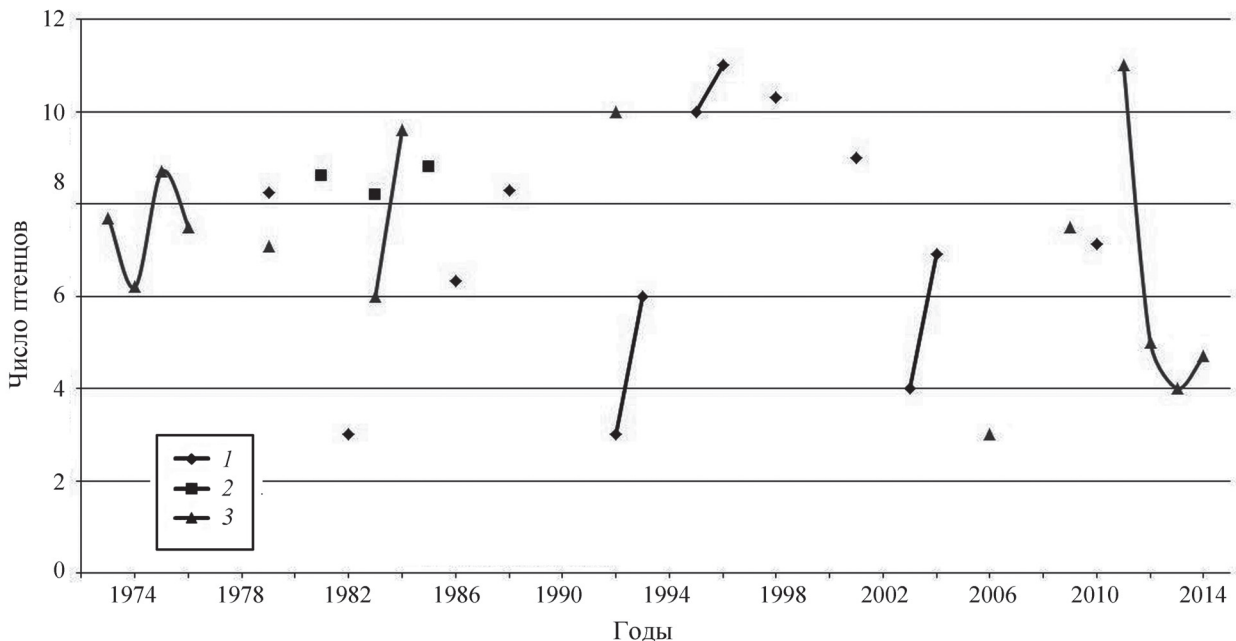


Рис. 3. Колебания среднего числа птенцов в выводках белой куропатки в восточноевропейских тундрах России: 1 – Малоземельская тундра, 2 – Югорский полуостров, 3 – Большеземельская тундра

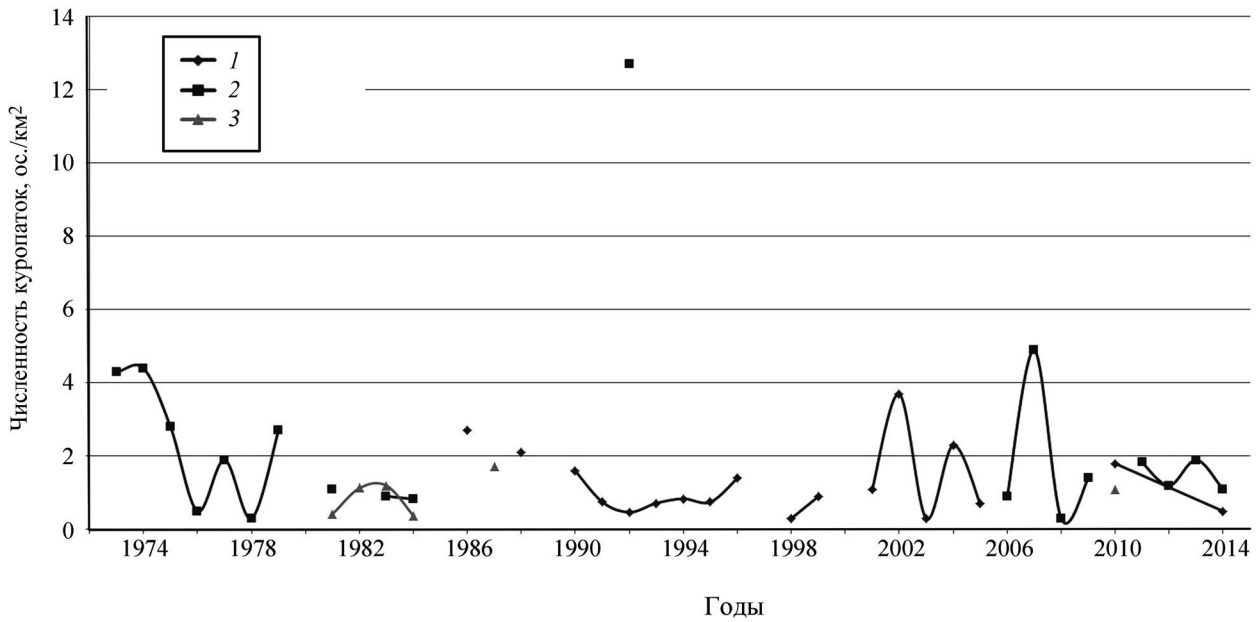


Рис. 4. Колебания численности белой куропатки в восточноевропейских тундрах России: 1 – Малоземельская тундра, 2 – Большеземельская тундра, 3 – Югорский полуостров

полуострове – 12–17, в среднем ($n = 5$) 15 июля. Из яиц вылупляются от 100 до 65,5% птенцов, гибель яиц и птиц в отдельные годы составляет свыше 71% (Воронин, 1987; Фауна..., 1995).

Численность в восточноевропейских тундрах по годам варьирует в больших пределах (рис. 5). В Тиманской тундре, в бассейне р. Большая Светлая численность белой куропатки летом 2014 г. составляла 0,5 ос./км². Плотность территориальных самцов белой куропатки в летний период на п-ве Русский Заворот (Малоземельская тундра) колебалась от 0,4 до 2,7, в среднем ($n = 8$) составила 1,76, в бассейне р. Вельг – от 0,1 до 6,3, в среднем ($n = 2$) 2,6 ос./км². В бассейнах рек Индига, Нерута и Черная плотность населения в среднем составила 0,3; 1,1 и 2,5 ос./км² соответственно, в районе Колоколковой губы ($n = 2$) – 0,31 ос./км², на островах Коровинской губы (Ловецкий, Кашин) – 0,7 ос./км². В лесотундровой зоне (междуречье Сула–Сойма) численность птиц варьировала в пределах 2,7–10,0, в среднем ($n = 3$) составляла 6,3 ос./км².

Для популяции белой куропатки Большеземельской тундры характерна высокая изменчивость плотности населения по годам. В мае 1940 г. численность этого вида на побережье Баренцева моря от мыса Болванский Нос до мыса Горелка варьировала от 4 до 25,7 ос./км², на возвышенности Яней – от 2,9 до 22,1 ос./км², а в бассейне р. Черная этот показатель составил 0,96 ос./км² (Скробов, 1975).

Результаты наземных учетов (1973–2015 гг.) в сезон гнездования в Большеземельской тундре

также выявили неравномерность распределения куропатки. В крупноерниковой кустарниковой тундре плотность населения самцов варьировала в больших пределах. Она колебалась в бассейнах рек Большая Роговая ($n = 7$ лет), Море-Ю ($n = 4$) и Черная ($n = 2$) в пределах от 1,1 до 7,9, от 0,73 до 5,5 и от 0,9 до 2,7 соответственно. Плотность населения птиц в бассейне верхнего течения р. Шапкина составляла 12,7 ос./км², рек Харьга и Сейда – 0,4 и 1,8, в районе Вашуткиных озер – 4,9 и Падимейских озер – 1,6 ос./км². В пойме рек Урерьяха и Черная (мелкоерниковая кустарниковая тундра) численность самцов варьировала от 0,3 до 9,9, в пойме р. Коротайха – от 0,3 до 1,1 особей на 10 км. В приморских местообитаниях побережья Хайпудырской губы ($n = 2$) численность птиц изменялась от 0,5 до 1,9 ос./км² (Минеев, Минеев, 2012).

В горных местообитаниях Пай-Хоя (Югорский полуостров) плотность населения самцов куропатки в бассейне среднего течения р. Большая Ою ($n = 2$) варьировала от 0,42 до 0,85, в междуречье Васьяха – Янгарея составляла в среднем 1,1 ос./км². В приморских местообитаниях Карской губы ($n = 2$) численность самцов колебалась от 1,2 до 1,4, а на побережье Баренцева моря в междуречье Лымбадаяха – Сиртияха ($n = 2$) – от 0,9 до 1,1 ос./км². Распределение районов с высокой численностью самцов куропатки в период размножения показано на рис. 6.

Авиаучеты, проведенные весной 1976–1981 гг. в кустарниковой и приморской территориях тундры, выявили неравномерность распределения

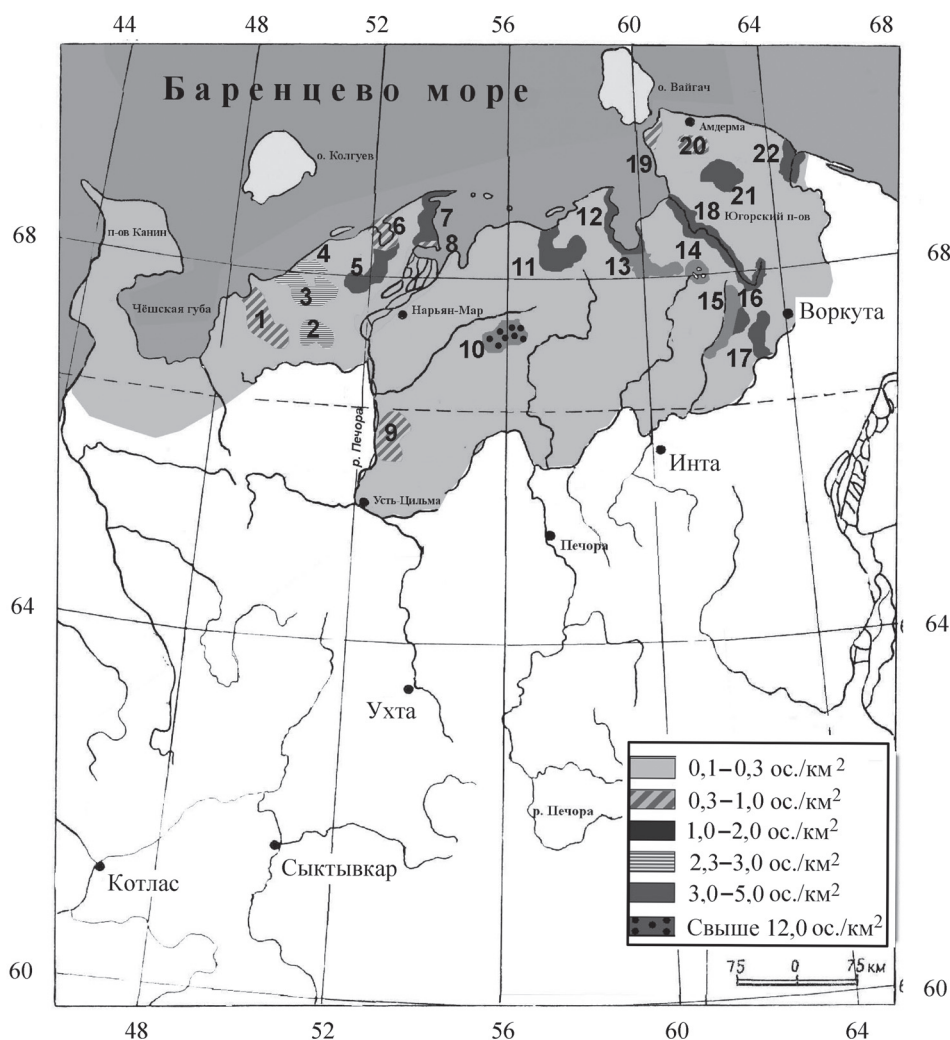


Рис. 5. Численность белой куропатки в различных частях восточноевропейских тундр России в летний период по данным пешеходных и авиамаршрутов: 1 – бассейн р. Индига; 2 – междуречье Сойма – Сула; 3 – бассейн р. Вельт; 4 – бассейн р. Черная; 5 – бассейн р. Нерута; 6 – район Колоколкиной губы; 7 – полуостров Русский Заворот; 8 – район Коровинской губы; 9 – болото Океан, верхнее течение р. Шапкина; 10 – бассейн р. Черная; 11 – район Хайпудырской губы; 12 – бассейн р. Море-Ю; 13 – система Вашуткиных озер; 14 – бассейн р. Большая Роговая; 15 – система Падимейских озер; 16 – бассейн р. Сейда; 17 – бассейн р. Коротайха; 18 – междуречье Лымбадаяха – Сиртияха; 19 – гряда Пай-Хой (бассейн р. Большая Ою); 20 – гряда Пай-Хой (междуречье Васьяха – Янгарей); 21 – район Карской губы

белой куропатки как в широтном, так и в долготном направлениях. Плотность населения самцов белой куропатки в промышленно освоенном районе тундры (окрестности г. Воркута) не превышала 0,01 ос./км². В районе Вашуткиных и Падимейских озер имеют большое распространение холмистые тундры со значительными площадями ерниковых и ивняковых ассоциаций. Это создает хорошие условия для успешного размножения куропатки. Численность птиц в этом районе варьировала от 0,12–0,5 до 3,5–5,7 ос./км². В центре Большеземельской тундры (бассейн р. Колва) площадь ивняковых зарослей уменьшается, сокращается также и плотность населения птиц (0,07–3,0 ос./км²). В приморских местообитаниях Баренцева моря ерники и ивняки приурочены в

основном к берегам рек и озер, а их площадь незначительна. В этих местообитаниях численность самцов белой куропатки варьировала от 0,01 до 1,4 ос./км².

Не участвующие в размножении самцы с конца июня – начала июля перемещаются в приозерные ивняки и долины рек. Их скопления (по 3–70 особей) в Большеземельской тундре зарегистрированы 12 июня – 6 июля (в среднем ($n = 5$) 23 июня), последний раз – 25 июня – 27 июля. На Югорском полуострове объединение самцов в стаи (5–17 особей) происходило 29 июня – 20 июля, в среднем ($n = 5$) с 8 июля.

Во время послегнездовых кочевков происходит объединение белых куропаток в крупные стаи. В Малоземельской и Большеземельской

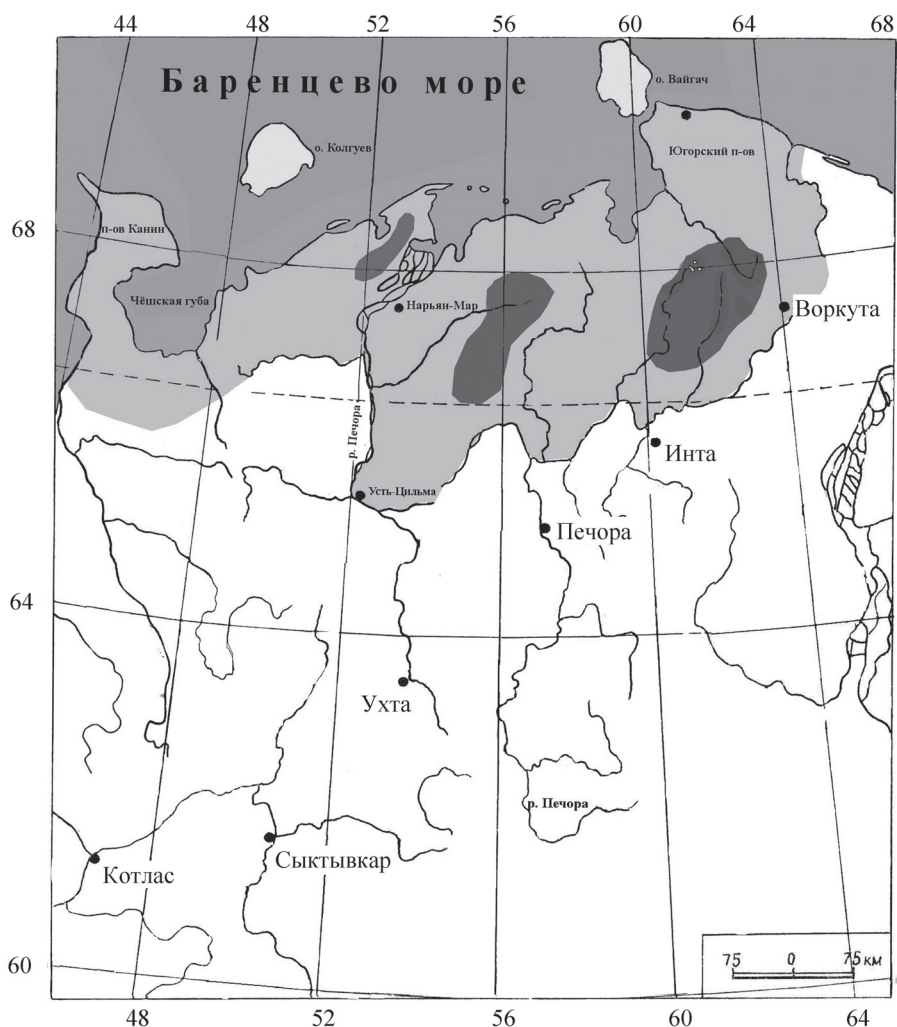


Рис. 6. Осенние концентрации белой куропатки по данным авиаучетов

тундрах в начале августа – середине сентября выводки и перелинявшие взрослые птицы объединяются в небольшие стаи (по 15–20 особей), в начале октября в основном встречаются крупные стаи (по 30–300 особей). На Югорском полуострове появление крупных стай белой куропатки отмечено в первой декаде октября; на побережье Баренцева моря – во второй половине ноября (Естафьев, Минеев, 1984). Основная масса птиц в это время концентрируется не в поймах рек, а в ивняковых кустарниках по склонам холмов, около водоемов и в мохово-кустарниковых тундрах водоразделов. Это обусловлено возрастанием роли ивы и карликовой березки, а также ягод в питании птиц.

В сентябре 1939 г. плотность населения белой куропатки на побережье Баренцева моря варьировала от 18,1 до 98,5, в мелкоерничковой кустарниковой тундре – от 42,2 до 125,9 и в крупноерничковой кустарниковой тундре – от 200 до 210 ос./км². На гряде Чернышева (озера Вашуткины, Ватъярто и др.) численность птиц

варьировала от 13,0 до 21,5 ос./км² (Скробов, 1975). Численность куропаток в разных местобитаниях Югорского полуострова в сентябре 1939 г. колебалась от 65,0 до 146,7 ос./км², птицы отсутствовали на Пай-Хое (Скробов, 1975). На Югорском полуострове нераспавшиеся выводки мы встречали до третьей декады сентября, стаи (20–30 особей), откочевывающие к югу, отмечены в начале октября.

Осенью высокую концентрацию птиц в Большеземельской тундре отмечали в северной части гряды Чернышева (верховья рек Коротайха, Большая Роговая, Адзъва, район Вашуткиных и Падимейских озер) (рис. 7). Значительные скопления (в среднем 12,1 ос./км²) белых куропаток обычны в западной части Большеземельской тундры на возвышенности Лыммусяр, в центральной части гряды Чернышева. В то же время Приморская, Припечорская, Колвинская и другие низменности были заселены птицами очень слабо (Естафьев, Минеев, 1984). В Малоземельской тундре высокая (5–12 ос./км²) плотность населения куропатки

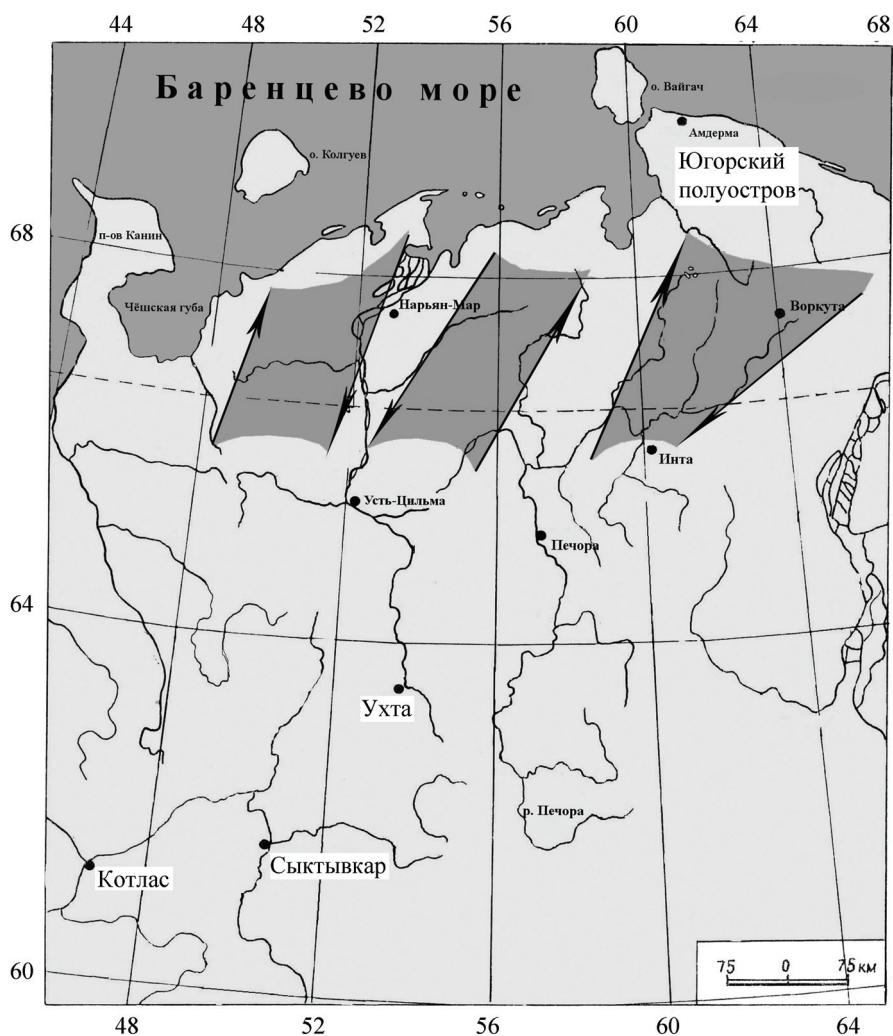


Рис. 7. Зимне-весенние пути миграции белой куропатки на европейском северо-востоке России (Скробов, 1975)

выявлена на мореных грядах и Ненецкой возвышенности. Значительные площади тундровых низменностей восточноевропейских тундр были населены слабо (0,2–9,5 ос./км²).

Миграции. В малоснежные зимы, при отсутствии оттепелей, когда кустарники в течение всей зимы доступны куропатке, она почти не мигрирует и всю зиму держится в тундре, обитая в поймах рек и островных лесах. В снежные зимы, с оттепелями и следующими за ними заморозками, когда кустарники засыпает снег или они обледеневают, птицы перекочевывают в долины рек с произрастанием древовидных ивняков и березы извилистой (Семенов, 1939; Михеев, 1948; Скробов, 1968). В такие зимы основная масса куропаток перелетает в лесотундру и даже северную тайгу. Для зимней миграции характерно быстрое перемещение куропатки (стаи 50–600 особей) почти без задержек на значительные расстояния. Однако даже при многоснежье небольшая часть птиц остается зимой в тундре в местах произрастания кустар-

ников (Естафьев, Минеев, 1984). В массовых перемещениях куропаток прослеживается определенная цикличность с периодичностью от 3–4 до 8–11 лет. Наличие массовых налетов куропатки в крайнюю северную тайгу не чаще 8–10 лет отмечено и в Приенисейской тайге (Сыроечковский, Рогачева, 1968).

Куропатки, гнездящиеся в Малоземельской тундре, в зимний период откочевывают на юг по долинам рек Печора и Сула (Скробов, 1975). С о. Колгуев птицы перемещаются в основном в устья рек Индига и Вельт и далее в глубь Малоземельской тундры – в бассейны рек Сула и Печора (Михеев, 1948). На побережье Сенгейского пролива откочевка куропаток с о. Колгуев происходит в октябре–декабре, в некоторые годы миграция завершается в начале января.

Птицы, в гнездовой период обитающие в западной части Большеземельской тундры, зимой мигрируют по долинам рек Печора, Куя, Шапкина, Колва и Адзья. Куропатки из восточной части

Большеземельской тундры и Югорского полуострова при глубоком снеге мигрируют в основном в бассейны рек Большая Роговая, Сейда, Воркута и Уса (рис. 8) (Скрябин, 1975).

Возвращение птиц в места гнездования происходит теми же путями что и зимой. Птицы перемещаются постепенно, по мере таяния снега и обнажения из-под него кустарников. Начало весенней миграции куропатки приходится на третью декаду марта – вторую половину апреля, массовая миграция птиц происходит в начале мая. Куропатки появляются стайками по 3–6 и 15–250 особей, а средний размер стаи не превышает 50 особей.

Обсуждение

Динамика численности белой куропатки характеризуется наличием цикличности, которая не имеет строгой закономерности. В многолетней динамике выявлены короткие (3–4-летние) и длинные (6–11-летние) циклы высокой численности. Максимумы подъема численности варьируют от 3 до 11 лет, в среднем они происходят через 6–7 лет, минимумы варьируют от 2 до 11 лет (в среднем 6 лет). Временной отрезок между многолетним максимумом и многолетним минимумом составляет в среднем 12,7 лет. Сходный характер динамики численности (3–4- и 10–11-летняя цикличность) белой куропатки выявлены и в других частях ареала (Бахмутов, 1971; Назаров, 1983; Myrberget, 1974, 1984; Bergerud, 1970, 1971; Hörnell-Willebrand, 2005 и др.).

Основные факторы динамики численности зависят от общей численности птиц перед размножением, возрастного состава и физиологического состояния самок. При этом в одной и той же популяции генетический состав самок меняется из года в год. Эффективность размножения белой куропатки находится в зависимости от широкого спектра факторов, под воздействием которых ее численность изменяется в очень широких пределах. Уровень смертности куропатки в период между сезонами размножения лишь в малой степени зависит от плотности их популяций в это время. Анализ популяционной динамики куропатки с позиций избыточного числа птиц показывает, что годовые колебания численности куропатки зависят в первую очередь от успешности их размножения (Bergerud et al., 1985).

Холодные и затяжные весны отрицательно сказываются на интенсивности размножения куропаток или приводят к такому явлению, как негнездование птиц. В такие годы велика гибель кладок от хищников (преимущественно в начальный период насиживания) и по причине оставления их самка-

ми. Неблагоприятная погода в период после вылупления губительно влияет на птенцов, особенно велика гибель птенцов в условиях холодной и сырой погоды.

Существует определенная корреляция между численностью мелких грызунов, хищников и успешностью размножения куропаток, хотя эта зависимость не всегда четко выражена. В восточноевропейских тундрах хищничество не является основным фактором, лимитирующим успех размножения белой куропатки и вызывающим циклические колебания ее численности. Однако исследований для окончательного выяснения этого вопроса почти не проводили.

Сезонные перекочевки куропаток связаны главным образом с кормовыми условиями, переходом на питание почками и сережками ивы и березы. Наличие и доступность основных зимних кормов в местах обитания в зависимости от характера погоды – важное условие выживаемости взрослых птиц. Следует отметить, что в Северной Норвегии показатель зимней смертности молодых и взрослых птиц не обнаружил циклических колебаний (Myrberget, 1984). В восточноевропейских тундрах характер трофических взаимоотношений куропатки в зимний период складывается таким образом, что связь их с регуляцией численности представляется не до конца выясненной.

Изменения численности, в том числе и циклические, определяются действием не одного-двух, а целого комплекса факторов (Marcström, Höglund, 1980). Циклическая изменчивость численности и демографических параметров куропатки, а также отсутствие прямой связи этой изменчивости с перечисленными неблагоприятными факторами может свидетельствовать о существовании у птиц ритмичности процессов. Проявление одних факторов обусловлено внутривидовыми причинами (они возникают и существуют самостоятельно), другие представляют собой результат интеграции целого ряда факторов. Динамика популяционных параметров белой куропатки в Большеземельской тундре мало отличается от таковой в других частях ареала. Это дает основание предполагать, что отмеченные циклы динамики численности являются результатом достаточно длительной сопряженной эволюции между птицами и периодическими процессами, происходящими в северных биоценозах.

С конца 90-х годов XX в. численность белой куропатки в восточноевропейских тундрах снижается, циклический (3–4-летний) характер динамики численности нарушился. Воздействие человека на популяции куропаток в восточноев-

ропейских тундрах носит локальный характер и не может быть причиной депрессии вида. Как показано в работе шведских ученых (Hörnell-Willebrand, 2005), правильно организованная си-

стематическая охота на белую куропатку (даже при изъятии из популяции 50% особей) не приводит к катастрофическому многолетнему снижению численности популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бахмутов В.А. К изучению динамики численности белой куропатки в Большеземельской тундре, на Ямале и Таймыре // Экология, 1971. № 3. С. 100–101 [Bakhtmutov V.A. K izucheniyu dinamiki chislennosti beloj kuropatki v Bol'shezemel'skoj tundre, na Yamale i Tajmyre // Ekologiya, 1971. № 3. S. 100–101].
- Бианки В.В., Краснов Ю.В. Материалы к познанию птиц района дельты Печоры (Неворобьиные) // Орнитология. 1987. Вып. 22. С. 148–155 [Bianki V.V., Krasnov Y.V. Materialy k poznaniyu ptiz rajona delty Pechory (Nevorob'inye) // Ornitologiya. 1987. Vyp. 22. S. 148–155].
- Воронин Р.Н. Белая куропатка Большеземельской тундры. Л., 1978. 168 с. [Voronin R.N. Belaya kuropatka Bol'shezemel'skoj tundry. L., 1978. 168 s.].
- Гладков Н.А. Материалы по птицам окрестностей Воркуты (восток Большеземельской тундры) // Орнитология. 1962. № 4. С. 15–28 [Gladkov N.A. Materialy po ptitsam okrestnostej Vorkuty (vostok Bol'shezemel'skoj tundry) // Ornitologiya. 1962. № 4. S. 15–28].
- Гофман Э. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. Т. II. СПб., 1856. 376 с. [Gofman E. Severnyj Ural i beregovoj khrebet Paj-Khoj. T. II. Spb., 1856. 376 s.].
- Дементьев Г.П. Птицы полуострова Канин // Сб. тр. гос. зоол. музея МГУ. Вып. II. 1935. С. 23–55 [Dement'ev G.P. Ptitsy poluostrova Kanin // Sb. tr. gos. zool. muzeya MGU. Vyp. II. 1935. S. 23–55].
- Дмоховский А.В. Птицы Средней и Нижней Печоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1933. Т. 42. Вып. 2. С. 214–242 [Dmokhovskij A.V. Ptitsy Srednej i Nizhnej Pechory // Byul. MOIP. Otd. biol. 1933. T. 42. Vyp. 2. S. 214–242].
- Естафьев А.А., Минеев Ю.Н. Сезонное распределение белой куропатки в тундре Европейского северо-востока СССР // Животные – компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. Сыктывкар, 1984. С. 73–80 [Estaf'ev A.A., Mineev Y.N. Sezonnnoe raspredelenie beloj kuropatki v tundre Evropejskogo severo-vostoka SSSR // Zhivotnie – komponenty ecosystem Evropejskogo Severa i Urala. Syktyvkar, 1984. S. 73–80].
- Исаков Ю.А. Учет и прогнозирование численности водоплавающих птиц // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 36–82 [Isakov Y.A. Uchet i prognozirovanie chislennosti vodoplavayushchikh ptits // Organizatsiya i metody ucheta ptits i vrednykh gryzunov. M., 1963. S. 36–82].
- Кищинский А.А. Учеты птиц с самолета // Тр. Окского гос. заповедника. 1973. Вып. 9. С. 197–235 [Kishchinskij A.A. Uchety ptits s samoleta // Tr. Okskogo gos. zapovednika. 1973. Vyp. 9. S. 197–235].
- Латкин В.Н. Дневник Василия Николаевича Латкина во время путешествия на Печору в 1840–1843 годах. Зап. Импер. геогр. об-ва. Кн. 7. СПб., 1853. Ч. I. 154 с; ч. II. 143 с. [Latkin V.N. Dnevnik Vasiliya Nikolaevicha Latkina vo vremya puteshestviya na Pechoru v 1840–1843 godakh. Zap. Imper. geogr. ob-va. Kn. 7. Spb., 1853. Ch. I. 154 s.; ch. II, 143 s.].
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., 1957. 404 с. (Lack D. The natural regulation of animal numbers, Oxford, 1954) [Lek D. Chislennost' zhivotnykh i ee reguljatsiya v prirode. M., 1957. 404 s.].
- Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных и их причины и прогноз. Новосибирск, 1984. 250 с. [Maksimov A.A. Mnogoletnie kolebaniya chislennosti zhivotnykh i ikh prichiny i prognoz. Novosibirsk, 1984. 250 s.].
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю. Птицы Малоземельской тундры и дельты Печоры. СПб., 2009. 263 с. [Mineev Yu.N., Mineev O.Yu. Ptitsy Malozemel'skoj tundry i del'ty Pechory. SPb., 2009. 263 s.].
- Минеев Ю.Н., Минеев О.Ю. Птицы Большеземельской тундры и Югорского полуострова. СПб., 2012. 383 с. [Mineev Y.N., Mineev O.Yu. Ptitsy Bolshezemel'skoj tundry i Yugorskogo poluostrova. Spb., 2012. 383 s.].
- Мухеев А.В. Белая куропатка. М., 1948. 180 с. [Mikheev A.V. Belaya kuropatka. M., 1948. 180 s.].
- Назаров А.А. К исследованию структуры ареала белой куропатки в РСФСР и хронологические изменения ее численности // Экология и рациональное использование охотничьих птиц в РСФСР. М., 1983. С. 108–118 [Nazarov A.A. K issledovaniyu struktury areala beloj kuropatki v RSFSR i khronologicheskie izmeneniya ee chislennosti // Ecologiya i racional'noe ispol'zovanie okhotnich'ikh ptits v RSFSR. M., 1983. S. 108–118].
- Паевский В.А. Демография птиц. Л., 1985. 285 с. [Paevskij V.A. Demografiya ptits. L., 1985. 285 s.].
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л., 1941. 316 с. [Severtsov S.A. Dinamika naseleniya i prisposobitel'naya evolutsiya zhivotnykh. M.; L., 1941. 316 s.].
- Семенов Б.Т. Промысловые птицы Тиманской тундры // Изв. Геогр. об-ва. М., 1939. Т. 71. Вып. 4. С. 569–579 [Semenov B.T. Promyslovyje ptitsy Timanskoj tundry // Izv. Geogr. Ob-va. M., 1939. T. 71. Vyp. 4. S. 569–579].
- Скробов В.Д. О белой куропатке Большеземельской тундры // Мат-лы совещ. «Ресурсы тетеревиных птиц в СССР». М., 1968. С. 72–74 [Skrobov V.D. O beloj kuropatke Bol'shezemel'skoj tunry // Mat-ly soveshch. "Resursy teterevinykh ptits v SSSR". M., 1968. S. 72–74].
- Скробов В.Д. Большеземельская и Малоземельская тундры // Тетеревиные птицы. М., 1975. С. 11–17 [Skrobov V.D. Bolshezemel'skaya i Malozemel'skaya tundry // Teterevinye ptitsy. M., 1975. S. 11–17].
- Спангенберг Е.П., Леонович В.В. Птицы Северо-Восточного побережья Белого моря // Тр. Кандакшского заповедника. Мурманск, 1960. Вып. 2. С. 213–336 [Spangenberg E.P., Leonovich V.V. Ptitsy Severo-Vostochnogo poberezh'ya Belogo morya // Tr. Kandalakshskogo zapovednika. Murmansk, 1960. Vyp. 2. S. 213–336].

- Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Зональные особенности размещения и численности белой куропатки в Приенисейской северной тайге и лесотундре // Ресурсы тетеревиных птиц в СССР. М., 1968. С. 77–78 [Syroechkovskij E.E., Rogacheva E.V. Zonalnye osobennosti razmeshchenia i chislenosti beloij kuropatki v Prienisejskoj severnoj taige i lesotundre // Resursy teterevinykh ptits v SSSR. M., 1968. S. 77–78].
- Успенский С.М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач // Экология позвоночных Крайнего Севера. Свердловск, 1965 (Тр. ин-та биол. УФАН СССР. Вып. 38). С. 65–102 [Uspenskij S.M. Ptitsy vostoka Bol'shezemel'skoj tundry, Yugorskogo poluostrova i ostrova Vajgach // Ecologiya pozvonochnykh Krajnego Severa. Sverdlovsk, 1965 (Tr. in-ta biol. UFAN SSSR. Вып. 38). S. 65–102].
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977. 263 с. [Shilov I.A. Ecologo-fiziologicheskie osnovy populatsionnykh otnoshenij u zhivotnykh. M., 1977. 263 s.].
- Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Неворобьиные. Т. 1. СПб., 1995. 325 с. [Fauna evropejskogo Severo-Vostoka Rossii. Ptitsy. Nevorob'inye. T. 1. SPb., 1995. 325 s.].
- Andrewartha H.G., Birch L.C. The distribution and abundance of animals. Chicago, 1954. 782 с.
- Bergerud Arthur T. Population dynamics of the willow ptarmigan *Lagopus lagopus alleni* L. in Newfoundland 1955 to 1965 // *Oikos*, 1970. Vol. 21. N 2. P. 299–325.
- Bergerud Arthur T. The past abundance of the willow ptarmigan on the Avalon Peninsula of Newfoundland // *Can. Field-Natur*, 1971. Vol. 85. N 1. P. 21–23.
- Bergerud Arthur T., Mossop D.H., Myrberget S. A critique of the mechanics of annual changes in ptarmigan numbers // *Can. J. Zool.*, 1985. Vol. 63. N 1. P. 2240–2248.
- Hörnell-Willebrand M. Temporal and spatial dynamics of Willow Grouse *Lagopus lagopus* // *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*. Umeå, 2005. Doctoral Thesis N 2005. 53 p.
- Marcström V., Höglund N.H. Factors affecting reproduction of willow grouse (*Lagopus lagopus*) in two highland areas of Sweden // *Viltrevy*. 1980. Vol. 11. N 7. P. 285–314.
- Myrberget S. Variations in the production of the Willow Grouse *Lagopus lagopus* (L.) in Norway, 1963–1972 // *Ornis scand.*, 1974. Vol. 5. N 2. P. 163–172.
- Myrberget S. Population cycles of the Willow Grouse *Lagopus lagopus* (L.) on island in northern Norway // *Fauna norv.*, 1984. Vol. 7. N 1. P. 46–56.
- Seebhom H. Siberia in Europe. A visit to the valley of the Petchora, in North East Russia. L., 1880. 312 p.
- Seebhom H. Birds of Siberia. A record of a naturalist visits to the valleys of the Petchora and Yenisei. L., 1901. 512 p.

Поступила в редакцию / Received 15.03.2017
Принята к публикации / Accepted 31.05.2017

POPULATION CHANGES AND DISTRIBUTION OF THE WILLOW GROUSE IN EAST-EUROPEAN TUNDRA OF RUSSIA

O.Yu. Mineev¹, Yu.N. Mineev²

Investigations were carried out since 1973 to 2015 in tundra of Nenets autonomous district and Komi Republic. Areas of big- and small-dwarf birch tundra situated on positive orographical structures are optimal for life of the Willow Grouse. There we can observe high breeding density and maximal number of the Willow Grouse. Population density of birds in areas of depressed relief is decreasing noticeably. Population dynamics of Willow Grouse, making regular seasonal migrations, in east-European tundra is rather complicated and depends from many factors. The most remarkable from them are number, breeding density and realization of reproductive potential of birds. Population changes of Willow Grouse in East-European tundra characterizes by cyclicity that haven't exact regularity. Many years dynamic have short (3–4) and long (6–11 year) cycles of high number. Maximums of increasing number vary from 3 to 11 years, and on average they occurs over 6.7 year. Minimums vary from 2 to 11 years, and on average they occur over 6 year. Interval of time between many years maximum and many years minimum on average is equal 12.7 years. Similar nature of population changes (3–4 and 10–11-years cyclicity) of Willow Grouse is also typical for West Siberian populations and most of Norwegian populations.

Key words: Willow Grouse, ecology, distribution, number, East-European tundra of Russia.

¹ Mineev Oleg Yurjevich, laboratory of vertebrate ecology, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division Russian Academy of Science, Syktyvkar, Komi Republic, Russia (mineev@ib.komisc.ru); ² Mineev Yurii Nikolaevich, laboratory of vertebrate ecology, Federal State Budget Organization of Science Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division Russian Academy of Science, Syktyvkar, Komi Republic, Russia (mineev@ib.komisc.ru).