

Российская Академия Наук  
Зоологический Институт

На правах рукописи

УДК 598.2 (470.1)

ЕСТАФЬЕВ Алексей Александрович

Фауна птиц Европейского Северо-Востока  
(современное состояние, формирование и охрана)

Специальность: 03.00.08 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук  
в форме научного доклада

Санкт-Петербург  
1999

Работа выполнена в Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской Академии Наук

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Р.Л.Потапов  
доктор биологических наук В.Б.Зимин  
доктор биологических наук В.В.Бианки

Ведущая организация:

Кафедра зоологии позвоночных Санкт-Петербургского государственного университета

Защита диссертации в форме научного доклада состоится « 1 » декабря 1999 г. в 14<sup>00</sup> часов на заседании специализированного совета Д 002.63.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 1.

С комплектом публикаций автора по теме диссертации можно ознакомиться в библиотеке Зоологического Института РАН.

Автореферат разослан « 4 » октября 1999 г.

Ученый секретарь  
Специализированного совета  
Кандидат биологических наук



Т.Г.Лукина

## Глава 1. Общая характеристика работы

1.1. Актуальность исследования. Европейский Северо-Восток России, по сравнению с другими важнейшими экономическими регионами Севера Европы, является показательной моделью своеобразного природного «полигона», где на протяжении XX в. происходит существенная трансформация естественных ландшафтов. Этот процесс в странах Западной Европы шел более длительное время – около 5-6 тыс. лет (Angelstam, 1995; Blondel, 1997), а на Северо-Западе России – 0.2 тыс. лет (Мальчевский, Пукинский, 1983). Фауна птиц региона до 20-х годов практически не испытывала антропогенного воздействия. Интенсивное развитие с 40-х годов угольной, нефтегазовой и лесной промышленности, сельского хозяйства (включая оленеводство), концентрация населения и создание инфраструктуры в районах освоения природных ресурсов коренным образом изменяют облик фауны и исторически сложившиеся комплексы населения птиц. Следует особо подчеркнуть, что европейский Северо-Восток – это форпост, соединяющий (=разъединяющий) фауны Европы и Азии (Портенко, 1937; Ильичев, Фомин, 1988). При этом важное значение имеют исследования зоогеографической роли рубежей – горных хребтов Северного Урала и архипелага Новая Земля, протянувшихся по меридиану около 2-х тыс. км. Взаимное проникновение представителей разных фауно-генетических комплексов (Штегман, 1937; Woous, 1960, 1977) создают колорит региональной гетерогенной фауны (Естафьев, 1977а, б, 1980а, б, 1984). Изучение процессов формирования авифауны даст представление об основных направлениях естественного расселения птиц и вызванных сменой ландшафтной обстановки в результате деятельности человека. Относительно короткий срок антропогенного воздействия на экосистемы региона, большие площади сохранившихся естественных ландшафтов дают возможность оценить процессы и пути формирования современной фауны. Исследования закономерностей зонального распределения авифауны позволяют выявить глубину и тенденции происходящих изменений в целях выработки стратегии сохранения и восстановления биоразнообразия на Европейском Севере. В связи с назревшей проблемой сохранения и восстановления фауны птиц исследования необходимы для практики: при разработке ТЭО крупных народнохозяйственных объектов Российской Федерации, включая Республику Коми и Ненецкий автоном-

ный округ Архангельской области, при выработке компенсационных мер и создании научно-обоснованной сети охраняемых территорий. Вместе с тем, подобные исследования крайне важны и для оптимизации использования коренными народами Севера ресурсных видов, охраны редких видов и их местообитаний и снижения негативных процессов антропогенной трансформации ландшафтов.

1.2. Научная новизна. Работа является первым обобщением оригинальных и опубликованных сведений по фауне и населению птиц равнинных и горных территорий европейского Северо-Востока России. Ранние публикации в большей степени характеризуют авифауну тайги северной части Урала и его предгорий (Брандт, 1856; Фридолин, 1935; Портенко, 1937; Теплова, 1953, 1954, 1955, 1957; Данилов, 1959, 1960, 1962, 1965, 1966; Рубинштейн, 1976; Рябицев и др., 1980), долины р. Печора (Brown, 1876, 1877; Seebohm, Brown, 1876; Seebohm, 1880; Дмоховский, 1933), долины рр. Мезень и Вычегда (Андреев, 1910; Андреев, Бианки, 1910; Дементьев, 1934, 1935; Венгеров, 1965). Для зоны тундры, арктических островов и лесотундры опубликован ряд работ, из которых наиболее важны обобщенные сведения по фауне птиц Большеземельской и Малоземельской тундр, Югорского и Канинского п-овов, о-вов Вайгач, Колгуев и Новая Земля (Heuglin, 1872; Markham, 1881; Pearson, 1896, 1898; Тревор-Бетти, 1897; Porhan, 1898; Бутурлин, 1903; Григорьев, 1904; Молчанов, 1908, 1911; Керцелли, 1911; Schaanning, 1916; Sporer, 1917; Горбунов, 1929; Банников, 1934; Михель, 1937; Сдобников, 1937; Антипин, 1938; Портенко, 1946; Кузякин, Леонович, 1958; Успенский, 1958, 1965, 1969; Бутьев, 1959; Гладков, 1962; Карпович, Коханов, 1967; Зубцовский, Рябицев, 1973, 1976; Морозов, 1987а, б). Детальный хронологический перечень публикаций приведен в региональных очерках истории изучения фауны птиц (Бутьев, 1982) и в «Фауне европейского Северо-Востока России» (1995). Многие работы имеют экологическую направленность, посвящены закономерностям распределения населения птиц в разных ландшафтах или отдельным видам и группам птиц (Теплов, 1948; Сокольский, 1964; Севастьянов, 1969, 1974; Романов, 1979; Ануфриев, 1987; Минсв, 1987, 1992; Нейфельд, 1989; Кочанов, 1992 и др.).

В процессе работы были обследованы мало или совсем не изученные в орнитологическом отношении территории, особенное внимание уделялось естественным и слабо трансформированным

ландшафтам, что имеет принципиальное значение для выяснения закономерностей современного формирования фауны. На основе многолетних маршрутных и стационарных исследований и анализа имеющихся данных выявлен видовой и подвидовой состав и характер пребывания 279 видов птиц. Для 80 видов и подвидов уточнено распространение. Исследованы основные местообитания птиц, определены плотность их населения по биотопам и зональность распределения. Подвиды определялись на серии шкурки птиц (около 1100 экз.), собранных в период полевых экскурсий.\*Проведена ревизия подвидовой систематики большинства видов в пределах ареала или региона (Естафьев, 1976, 1977а, б, 1995, 1996а и др.). Составленные подробные картосхемы распространения и численности птиц использованы в атласах, зарубежных и региональных орнитологических сводках. Анализ современного распространения и биотопического распределения птиц дал возможность выявить зоогеографические связи авифауны региона и основные тенденции ее формирования в условиях антропогенной трансформации ландшафтов. При этом фауна и население птиц служили индикаторами этапов промышленного освоения европейского Севера (Естафьев, 1984). Выявлены особенности зонального, а в горах Урала – поясного распространения и распределения птиц. Определены территории, подлежащие охране как резерваты сохранения и восстановления ресурсных, а также редких и исчезающих видов, включенных в Красные книги Российской Федерации и Республики Коми (1998).

1.3. Цели и задачи исследования. Основной целью работы было изучение современного состояния фауны и населения птиц в естественных ландшафтах европейского Северо-Востока России. На основе современного представления о зоогеографических связях, фауно-генетическом составе, ареалах, зональности, местообитаниях и новых палеонтологических находках выяснить особенности и важнейшие закономерности процесса формирования фауны, тенденции воздействия на ее состав антропогенной трансформации ландшафтов. В связи с этим были поставлены задачи:

1. Изучить распространение, характер пребывания, биотопическое распределение, численность видов и подвидов птиц в равнинных и горных ландшафтах.

2. Выявить закономерности зонального и вертикального (поясного) распределения фауны и населения птиц.

3. Выяснить основные закономерности и пути формирования орнитофауны региона, зоогеографические связи.

4. Выявить этапы и тенденции изменения фауны птиц в условиях все возрастающей антропогенной трансформации ландшафтов для снижения негативных процессов, влияющих на биоразнообразие. выработать рекомендации по охране птиц и их местообитаний.

1.4. Теоретическое и практическое значение. Результаты работы вносят вклад в исследования современных региональных фаун севера Евразии, их формирования как в геологическом прошлом, так и на протяжении последних двух столетий. Полученные новые сведения о распространении видов и подвидов, их численности в значительной степени обновляют материалы отечественных и зарубежных орнитологических сводок Палсарктики. Выявленные закономерности и тенденции изменения фауны птиц служат научной основой для сохранения и восстановления биоразнообразия, снижения негативных процессов антропогенной трансформации ландшафтов, обоснования природоохранных мероприятий и выделения охраняемых территорий. Анализ особенностей распространения и распределения по биотопам гнездящихся птиц, формирования отдельных фаунистических комплексов, современных взаимоотношений региональных фаун позволил по-новому интерпретировать значение северной части Урала и Тиманского кряжа в истории формирования фауны европейского Северо-Востока России. Определить их роль как рефугиумов сохранения фауны птиц в периоды четвертичных похолоданий и крупных трансгрессий моря в Восточноевропейской и Западносибирской низменностях.

1.5. Реализация работы. Результаты исследований использованы в проектной проработке территориального перераспределения водных ресурсов, в частности переброски части стока р. Печора в бассейн р. Волга (Естафьев и др., 1982); орнитологическом обследовании крупнейших аэродромов (Сыктывкар, Ухта, Печора, Воркута) в целях снижения безопасности полетов самолетов; в федеральных проектах строительства крупных нефтегазовых магистралей «Ямал-Запад», «Ямал-Центр»; в федеральной «Концепции освоения нефтегазовых ресурсов Тимано-Печорской провинции» и «Состояния геолого-разведочных работ в системе Тимано-Печорской ТЭК» по проблеме экологической безопасности и охране окружающей среды (Естафьев и др., 1997); в техни-

ко-экономическом обосновании отбора площадок размещения АЭС в регионе; в разработке проекта ликвидации чрезвычайной ситуации при аварийных разливах нефти на Северо-Востоке Республики Коми (1997 г.) и других ТЭО крупных народохозяйственных объектов. Эколого-фаунистические исследования в регионе послужили основой ряда докладных записок и рекомендаций в государственные природоохранные учреждения, в том числе в Комитет «Комиохотресурс», по состоянию и регламентации использования охотничьих ресурсов, охране редких видов птиц и их местообитаний, в разработке проектной программы «Экология Республики Коми – 2005 г.»; в составлении «Кадастра» и «Карты охраняемых территорий Республики Коми».

1.6. Аппробация и публикация материалов Основные положения и материалы работы докладывались на: III, IV и VI Коми республиканских научных конференциях (1969, 1972а, б, 1974, г.Сыктывкар); Института биологии (1971, г.Сыктывкар); конференции «Фенология размножения млекопитающих и птиц» (1974, г.Москва), VII и IX симпозиумах «Биологические проблемы Севера» (1976, г.Петрозаводск; 1981, г.Сыктывкар); заседании Президиума Коми НЦ УрО РАН (1981, г.Сыктывкар); расширенном заседании лаборатории герпетологии и орнитологии Зоологического института РАН (1972, 1975, г.Ленинград), кафедры Ленинградского университета (1976); VII и IX Всесоюзных орнитологических конференциях (1977, г.Черкассы; 1986, г.Ленинград); Всесоюзных конференциях по миграциям птиц (1975, г.Москва), по фауне и экологии куликов (1979, г.Москва); VII Всесоюзной зоогеографической конференции (1980а,б, г.Москва); XIII Международном орнитологическом конгрессе (1982, г.Москва); I совещании по экологии и охране хищных птиц (1983, г.Москва); II-IV совещаниях Европейской рабочей группы по изучению журавлей Палсарктики (1982, г.Ленинград; 1989, г.Таллинн; 1996, г.Стральзунд, Германия); III Всесоюзной конференции по поведению животных (1983, г.Москва); заседании кафедры зоологии университета (1986, г.Хельсинки); международной конференции «Исследования в Восточной Европе для решения проблем охраны природы в странах Финноскандии» (1993, Grimsö, Швеция); международном экологическом конгрессе (Воронеж, 1996); в «Государственном докладе о состоянии окружающей природной среды Республики Коми» (1992, 1993, г.Сыктывкар); в 3-х томной «Энциклопедии Республики Коми» (1997, г.Сыктывкар); «Ис-

торико-культурном атласе Республики Коми» (1997, Москва); «The EBCC Atlas of European Breeding Birds» (London, 1997); Фауне европейского Северо-Востока России. Неворобьиные. Т.1, ч.1-2. (СПб, 1995, 1999) и Т.1, ч.3 (в печати); Красной книге Республики Коми (1998); Материалы автора использованы также в «Атласе Палеарктических птиц» (Лондон, 1997).

По теме диссертации опубликованы 72 работы, в том числе в одной авторской и 7 коллективных монографиях, общим объемом 59 печатных листов.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 2. Материал и методы исследования.

Основной полевой материал по фауне и экологии птиц собран во все сезоны 1965-1998 гг. стационарно и на маршрутах. Выбор места работ определялся степенью изученности фауны, отсутствием или слабой антропогенной трансформацией ландшафтов.

**Районы стационарных исследований.** Зона тайги: 1. Северный Урал и западное предгорье (1965-1967, 1992 гг.). 2. Приполярный Урал и западное предгорье (1968-1974, 1994 гг.). 3. Тиманский кряж (1972-1974, 1976 гг.). 4. Бассейн р.Вычегда (1988-1990, 1996 гг.). 5. Бассейн р.Луза (1986-1987 гг.). Зона предтундровых редколесий: 1. Лесной «остров» в бассейне р.Море-Ю (1978-1979 гг.). 2. Бассейн р.Колва (1996-1997 гг.). Зона тундры: Большеземельская тундра – 1. Побережье Хайпудырской губы, бассейн р.Море-Ю (1976-1977, 1980 гг.). 2. Центральная часть, бассейн р.Море-Ю (1978-1979 гг.). 3. Бассейн р.Науль-Яха (1994 г.), бассейн р.Колва (1996 г.). Малоземельская тундра – 1. Побережье Сенгейского пролива (1978 г.). 2. Оз.Урдюжское (1982, 1984 гг.). Югорский п-ов – 1. Побережье Баренцева моря (1981, 1984 гг.). 2. Бассейн р.Большая Ою (1981 г.). 3. Западное побережье Карской губы (1982-1983 гг.).

Районы маршрутных исследований. Пешими и водными маршрутами охвачены долины рек в зоне тайги: Печора с притоками – Илыч, Подчерем, Щугор, Большой Паток, Большая Сыня, Северная Мылва, Ижма, Кедва; Вымь; Мезень (от верховий до с.Кослан); Вычегда с притоками – Сысола и Локчим; Луза; в зоне предтундровых редколесий: Колва, низовья Печоры, Сула; в зоне



тундры: Море-Ю, Яре-Яха, Пуче-Яха, Вакач-Шар, Колва, Науль-Яха, Лымбадаяга, Большая Ою, Сааяха, озерные системы – Нау-то, Хенде-то, Урдюжские, Сабу-то; окрестности крупных промышленных центров: Сыктывкар, Ухта, Печора, Воркута, Нарьян-Мар.

Полевые работы продолжались 51.5 мес. с большей продолжительностью в репродуктивный и миграционные периоды. Осуществлены своеобразные эколого-фаунистические «разрезы» в широтном и долготном направлениях, пересекающие разные растительные зоны и высотные пояса в горах Урала, с целью наибольшего охвата различных типов ландшафтов. Для определения видового состава, численности, биотопического распределения и мест концентрации птиц в период миграций проводили учеты на пеших, водных маршрутах и авиаучеты. В лесной зоне в репродуктивный период применяли модифицированный метод Н.Н. Данилова (1959) с фиксированной шириной полосы в равнинных лесах – 50 м, разреженных – 75, на водоемах – 200 м. Для более полного подсчета относительной плотности, количества размножающихся и прохолоставших особей ежегодно на маршрутах учеты проводились четырехкратно. В зоне тундры и на обширных болотах птиц учитывали на маршрутах и на контрольных площадках размером 1 км<sup>2</sup>. Мигрирующих птиц учитывали 4 часа утром и вечером в полосе 500 м. Авиаучеты скоплений мигрирующих птиц проводили по методике А.А. Кищинского (1973) с самолета АН-2 и вертолета Ми-4. Общая протяженность учетных маршрутов в зоне тайги: пеших – 4,2, водных – 1,4 тыс. км; в Большеземельской тундре наземные учеты проведены на площади около 40 км<sup>2</sup>, в Малоземельской тундре – 9 км<sup>2</sup>, на Югорском п-ове – 32 км<sup>2</sup>, водные маршруты составили 0,55 тыс. км. Авиаучеты проведены на площадях: в Малоземельской и Тиманской тундрах в 1976 г. – 33 км<sup>2</sup>, в 1983 г. – 875 км<sup>2</sup>; в Большеземельской тундре и на Югорском п-ове соответственно 807 и 1100 км<sup>2</sup>; в южной полосе тундры, предтундровых редколесьях и в северной тайге в 1985 г. – 353 км<sup>2</sup>. С целью изучения эффективности размножения птиц прослежена судьба около 460 гнезд (от начала гнездостроения до вылупления птенцов) и 300 выводков (до поднятия птенцов на крыло). По возможности птенцы метились стандартными кольцами. Для выяснения подвидовой систематики и линьки проводился полевой сбор коллекции птиц (около 1100 экз.). Часть из них передана в хранилище Зоологического института РАН. Под-

видовая систематика определялась в коллекциях Зоологического института РАН, Зоомузея МГУ, Хельсинского университета. Общее количество, использованных для анализа шкурок птиц, составило более 2,5 тыс. экз. Картотека базы данных хранится в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН. При орнитогеографическом анализе следовали положениям М.А.Мензбира (1882, 1934), Л.А.Портенко (1937, 1939, 1963, 1965, 1970), Б.К.Штегмана (1938), Е.В.Козловой (1975), А.А.Кищинского (1988), согласно которым основой для зоогеографических построений служат: особенности распространения, численности, биотопического распределения птиц в гнездовой период, зимние ареалы, формирование фаунистических комплексов, современные взаимоотношения региональных фаун и палеонтологические находки. В условиях относительно молодых гетерогенных региональных фаун подобный подход наиболее перспективен. Порядок, объем отрядов и семейств, названия птиц приняты в работе по Л.С.Степаняну (1975, 1978). При необходимости биологический материал обрабатывался статистически по Г.Ф.Лакину (1973) и с применением статистических компьютерных программ (Stat, Statgraf).

### **Глава 3. Современное состояние фауны и закономерности распространения птиц на европейском Северо-Востоке.**

Современный таксономический состав и структура фауны региона определяются широтной зональностью растительности, климатом, орографией, историей ее становления и формирования. Фауна птиц региона входит в Циркумполярную – Полярнопустынную, Тундровую и Евразийскую таежную области Голарктики. Согласно ботанико-географическому районированию и зонально-поясной структуре этих областей выделяются провинции: Баренцевская арктических полярных пустынь, Европейско-Западносибирская тундровая и Северо-Европейская таежная (Юдин, 1954; Исаченко, Лавренко, 1980; Пармузин, 1979; Чертовский и др., 1987). Зональность растительности и фауны птиц гор Урала рассматривается в единой системе с равнинными территориями, с выделением ряда вертикальных поясов и фаунистических комплексов птиц (Портенко, 1937; Лавренко, 1964; Естафьев, 1969, 1972, 1974, 1977а, б, 1978, 1981, 1986, 1995). Видовой состав и численность птиц в разных поясах архипелага Новой Земли, где высоты

достигают 1590 м, практически не изучены (Успенский, 1963, 1969). Анализ всех доступных материалов показал, что европейский Северо-Восток России населяют 279 видов птиц представителей 18 отрядов, из них 238 (85.3%) имеют статус гнездящихся, 22 (7.9%) — залетных, 16 (5.7%) с невыясненным характером пребывания, 3 (1.1%) — пролетных. Регулярно зимуют 46 видов птиц. Наиболее представлены видами отряды: *Passeriformes* — 109 (39.1%), *Charadriiformes* — 61 (20.2%), *Anseriformes* — 32 (11.4%) и *Falconiformes* — 18 (6.4%), большинство из них являются перелетными. Количество залетных, пролетных и зимующих видов в значительной мере возрастает в южном направлении от полярных пустынь до средней тайги, а гнездящихся — закономерно, в соответствии с суровостью условий, убывает в северном направлении со 181 вида 15 отрядов в средней тайге до 18 видов 6 отрядов, включая морских птиц, на севере Новой Земли (табл. 1, 2). Также как и растительные сообщества, фауна и население птиц имеют характерные зональные черты. В анализе зональности авифауны традиционно использованы зональность растительности (Растительность..., 1980), качественная и количественная структуры гнездящихся птиц, их ареалы, распределение и обилие по основным биотопам. Подобный подход, наряду с использованием ботанико-географической зональности, дал сравнительные результаты для севера Евразии (Портенко, 1937; Lehtonen, 1951; Salomonson, 1963; Успенский, 1965, 1969; Данилов, 1966; Järvinen, Väisänen, 1973, 1980; Чернов, 1975, 1980; Естафьев, 1977 а,б, 1981; Naila et al., 1980; Брунов, 1981; Зимин, 1988; Бианки и др., 1993).

### 3.1. Закономерности зонального (подзонального) распределения авифауны

При обсуждении зональности распределения птиц в регионе дискуSSIONными оставались вопросы выделения полярно-пустынной фауны, взаимоотношения элементов фауны арктической и узкой северной полосы типичных тундр, самостоятельности фауны лесотундры и средней тайги (Портенко, 1937; Успенский, 1969; Чернов, 1980; Брунов, 1981; Стишов и др., 1989).

3.1.1. Авифауна лесной зоны. Лесная зона, включает среднюю и северную подзоны тайги и предтундровые редколесья, занимает пространство между 60-67°30' с.ш. и образована в основ-

Таблица 1

Состав фауны птиц европейского Северо-Востока  
(систематика по: Л.С. Степанян, 1975, 1978)

Отряд	Всего видов	Зональное (подзональное) распределение гнездящихся птиц						
		средняя тайга	северная тайга	предтундровые редколесья	кустарниковая тундра	типичная тундра	арктическая тундра	полярные пустыни
<i>Gaviiformes</i>	4 (2)*	1	1	1	2	2	1	-
<i>Podicipediiformes</i>	5 (2)	2	1	-	-	-	-	-
<i>Procellariiformes</i>	1 (1)	-	-	-	-	-	-	1**
<i>Pelecaniformes</i>	1 (-)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ciconiiformes</i>	5 (2)	2	-	-	-	-	-	-
<i>Anseriformes</i>	32 (27)	14	14	15	20	16	12	3
<i>Falconiformes</i>	20 (17)	14	14	12	8	5	3	1
<i>Galliformes</i>	7 (6)	6	6	5	2	1	1	-
<i>Gruiformes</i>	6 (4)	4	3	1	-	-	-	-
<i>Charadriiformes</i>	61 (50)	22	22	23	26	24	23	11**
<i>Columbiformes</i>	5 (3)	3	2	2	1	-	-	-
<i>Cuculiformes</i>	2 (2)	2	2	2	-	-	-	-
<i>Strigiformes</i>	10 (10)	9	6	4	2	1	1	1
<i>Caprimulgiformes</i>	1 (1)	1	-	-	-	-	-	-
<i>Apodiformes</i>	1 (1)	1	1	1	-	-	-	-
<i>Coraciiformes</i>	2 (-)	-	-	-	-	-	-	-
<i>Piciformes</i>	7 (7)	7	5	3	-	-	-	-
<i>Passeriformes</i>	109 (103)	93	76	47	31	17	8	1
Всего:	279 (238)	181	153	116	92	66	49	18**

Примечание: \* в скобках – количество гнездящихся видов. \*\* - с морскими птицами базаров Новой Земли.

Таблица 2

Таксономическая зональная (подзональная)  
структура фауны птиц

Авифауна зон и подзон растительности	Количество			
	отрядов	семейств	родов	видов
Полярные пустыни	5 (6)*	8 (10)	9 (17)	11 (18)
Арктическая тундра	7	16	34	49
Типичная тундра	7	18	42	66
Кустарниковая тундра	8	24	58	92
Предтундровые редколесья	12	31	76	116
Северная тайга	13	39	90	153
Средняя тайга	15	43	101	181

Примечание: в скобках с морскими птицами базаров Новой Земли.

ном хвойными породами (82%): ель (56%), сосна (25%), лиственница сибирская и кедр сибирский (по 1%). Состав лиственных лесов: березняки (15%) и осинники (3%). Общая площадь лесного фонда в Республике Коми 39 млн.га (покрытая лесом – 77.5%, болота, луга, пашни, водоемы, дороги и др. – 22.5%). Увеличение площади лиственных насаждений в подзоне средней тайги является проявлением антропогенного фактора. С 1950 по 1990 гг. площади молодых лесов увеличились с 1.4% до 4.8%, а средневозрастных – с 1.6 до 3.4% (Ларин, 1997).

Анализ распространения, плотности населения и соотношения элементов основных фаунистических комплексов птиц лесной зоны Севера Европы и Западной Сибири показывает существенные отличия их зональных (подзональных) характеристик (Естафьев, 1977а,б, 1981; Брунов, 1979, 1981; Järvinen, Väisänen, 1980; Ануфриев, 1987, 1989; Naila, Järvinen, 1990; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993; Вартапетов, 1984, 1998). Из 238 видов, гнездящихся на европейском Северо-Востоке, населяют: среднюю тайгу – 181 (76.3%), северную – 153 (64.5%), предтундровые редколесья – 116 (48.5%). Количество сибирских видов к северу уменьшается с 54 в средней до 52 в северной тайге и 40 в предтундровых редколесьях; европейских, соответственно с 52 до 32 и 15; широкораспространенных – с 65 до 53 и 42; арктических – увеличивается с 3 до 5 и 10 видов.

**Авифауна средней тайги.** Общих для северной и средней тайги 143 вида, представителей 92 родов 13 отрядов, что указывает на сходные черты формирования фаун этих растительных подзон. В фауне средней тайги представлены элементы южнотаежных и широколиственных лесов 35 видов (подвидов) 32 родов 11 отрядов, не проникающих или исключительно редких в северной тайге до 63°30'-64° с.ш.: *Podiceps a. auritus* L., *P. c. cristatus* L., *Botaurus s. stellaris* L., *Ixobrychus m. minutus* L., *Anser anser* L., *Anas strepera* L., *Aythya ferina* L., *Pernis apivorus* L., *Fulica a. atra* L., *Limosa l. limosa* L., *Streptopelia t. turtur* L., *Asio o. otus* L., *Glaucidium p. passerinum* L., *Strix a. aluco* L., *Caprimulgus e. europaeus* L., *Picus c. canus* Gm., *Dendrocopos l. leucotos* Bechst., *Hirundo r. rustica* L., *Lanius collurio* L., *Oriolus o. oriolus* (L.), *Garrulus g. glandarius* (L.), *Corvus f. frugilegus* L., *Locustella fluviatilis* (Wolf), *L. lanceolata* (Temm.), *Acrocephalus dumetorum* Blyth., *Hippolais icterina* (Vieill.), *H. c. caligata* (Licht.), *Luscinia luscinia* (L.), *Zoothera dauma aurea* (Hol.), *Aegithalos c. caudatus* (L.), *Parus c. cristatus* L., *P. caeruleus* L., *Chloris ch. chloris* (L.), *Carduelis carduelis* (L.), *Acanthis c. cannabina* (L.), *Coccothraustes c. coccothraustes* (L.), а также *Emberiza l. leucocephala* S.G. Gm., продолжающая свое продвижение из Сибири в Европу, найденная в подзоне средней тайги (Естафьев, 1977а). Эти виды в средней тайге имеют тенденцию расширения арсала под влиянием антропогенных факторов: вырубки темнохвойных лесов, увеличение лиственных насаждений, мозаичности лесов, открытых местообитаний, лугов, пашни и др., что создает своеобразные экологические русла для расселения южнотаежных и нетаежных видов (Дмоховский, 1933; Бутьев, 1969; Естафьев, 1977а). Среди них преобладают европейские – 18 и широкораспространенные виды – 12, сибирских – 6, китайских и средиземноморских – по одному виду.

**Авифауна северной тайги.** Из подзоны северной тайги в среднюю не проникают на гнездовье всего 5 видов (подвидов) 4 родов 2 отрядов: *Anser f. fabalis* Lath., *Melanitta nigra* L., *Buteo l. lagopus* Pontopp., *Falco r. rusticolis* L., *F. p. peregrinus* Tunst., из них 2 арктических, 1 сибирский, по одному средиземноморскому и широкораспространенному виду. Северный предел распространения в подзоне северной тайги (до 65°-66°, местами 67° с.ш.) имеют 41 вид (подвид) 36 родов 8 отрядов: *Podiceps a. auritus* L., *Milvus m. migrans* Bodd., *Buteo buteo vulpinus* Gl., *Coturnix c. coturnix* L., *Porzana porzana* L., *Crex crex* L., *Charadrius dubius*

*curonicus* Gm., *Sterna h.hirundo* L., *Strix u.uralensis* Pall., *S. nebulosa lapponica* Thun., *Junx t.torquilla* L., *Dendrocopos m.minor* L., *Delichon u.urbica* (L.), *Anthus hodgsoni* Richm., *A. g.gustavi* Swinh., *Motacilla cinerea melanope* Pall., *Sturnus v.vulgaris* L., *Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* (L.), *Troglodytes t.troglodytes* (L.), *Prunella a.atrogularis* (Brandt), *P. m.modularis* (L.), *Locustella naevia straminea* (Seehohm.), *Sylvia a.atricapilla* (L.), *S. b.horin* (Bodd.), *Phylloscopus i.inornatus* (Blyth), *Regulus r.regulus* (L.), *Ficedula p.parva* (Bechst.), *Muscicapa s.striata* (Pall.), *Saxicola torquata maura* (Pall.), *Phoenicurus ph.phoenicurus* (L.), *Erithacus r.rubecula* (L.), *Luscinia calliope* (Pall.), *Tarsiger c.cyanurus* (Pall.), *Turdus atrogularis* Jar., *T. v.viscivorus* L., *Parus a.ater* L., *Sitta e.europaea* L., *Certhia f.familiaris* L., *Spinus spinus* (L.), *Loxia pytyopsittacus* Borkh., *Emberiza citrinella erythrogenys* C.L. Brehm. Некоторые из них проникают только до южного предела северной тайги и являются также общими для обеих подзон. Из северной тайги в предтундровые редколесья не проникают 16 европейских, 12 сибирских, 11 широкораспространенных видов и по одному китайскому и аркто-альпийскому. Ряд гиппоарктических видов гнездится лишь в северной полосе подзоны. За исключением сов и дендрофильных видов – дятлов, а также *Nucifraga caryocatactes* (L.), *Regulus regulus* (L.), *Phoenicurus phoenicurus* (L.), *Parus ater* L., *Sitta europaea* L., *Certhia familiaris* L., *Loxia pytyopsittacus* Borkh., остальные виды не связаны экологически с высокоствольными лесами. Их проникновение на север сдерживается в большей степени климатическими условиями. Для некоторых видов характерны пульсирующие границы на северном пределе распространения (Естафьев, 1977а; Зимин, 1988). Ряд видов (подвидов) — *Eudromias morinellus* L., *Lagopus mutus comensis* Ser., *Luscinia calliope* (Pall.), *Turdus atrogularis* Jar., *Tarsiger cyanurus* (Pall.), *Prunella atrogularis* (Brandt) — связаны с горным ландшафтом и не распространяются в Печорскую равнинную тайгу, хотя синехвостка найдена в Фенноскандии (Мальчевский, 1947; Dohle et al., 1957; Helminen, 1959), а черногорлая завирушка – на побережье Белого моря (Спангенберг, Леонович, 1958).

**Авифауна предтундровых редколесий.** Выделяемая нами авифауна предтундровых редколесий не противоречит зональности растительности на Европейском Севере (Шенников, 1940; Исаченко, Лавренко, 1980; Грибова, 1983; Чертовский и др.).

1987). Принципиально важно, что авифауна узкой северной полосы крайне-северной подзоны тайги, собственно лесотундры и южной полосы крупноерниковых тундр имеет большое сходство фауны, плотности населения видов и истории формирования. Ряд авторов выделяли авифауну лесотундры как переходную зону между северотаежной и тундровой (Портенко, 1937; Данилов, 1966; Успенский, 1969; Чернов, 1975). Редколесья из *Picea obovata*, *Betula tortuosa* и *B. pubescens* образуют полярную границу от горла Белого моря на западе до подгорной равнины Приполярного Урала. Северные пределы представлены изолированными островами леса и редколесьями по долинам рек около 67°20'-67°30' с.ш. Основные массивы леса приурочены к водоразделам крупных рек Сулы, Усы, Нижней Печоры и связаны с островным распространением многолетнемерзлых пород (Грибова, 1983). Общими с фауной птиц северной тайги являются 110 видов, но большинство дендрофильных видов имеет здесь северные пределы распространения. Флористическое и фаунистическое своеобразие редколесий заключается в согосподстве бореальных, гипоарктических и появлении гемиарктических видов. 44 вида (подвида) 36 родов 10 отрядов не проникают или редки в подзоне кустарниковых (мелкоерниковых) тундр. Среди них сибирских – 13, европейских – 11, широкораспространенных – 16, китайских – 2, средиземноморских – 1 вид: *Accipiter gentilis buteoides* (Menzb.), *A. n. n. nisus* L., *Falco s. subbuteo* L., *F. t. tinnunculus* L., *Lagopus mutus comensis* Ser., *Lyrurus t. tetrix* L., *Tetrao urogallus obsoletus* Sneg., *Grus g. grus* L., *Vanellus vanellus* L., *Tringa ochropus* L., *T. nebularia* Gunn., *Actitis hypoleucos* L., *Scolopax rusticola* L., *Numenius a. arguata* L., *Larus minutus* Pall., *L. ridibundus* L., *Columba p. palumbus* L., *Cuculus c. canorus* L., *C. saturatus horsfieldi* Moore, *Bubo bubo ruthenus* Zhitk. et But., *Aegolius f. funerens* L., *Apus a. apus* L., *Dendrocopos m. major* L., *Picoides t. tridactylus* L., *Anthus t. trivialis* (L.), *Lanius e. excubitor* L., *Perisoreus infaustus rogosowi* Sushk. et Stegm., *Bombicilla garrulus* (L.), *Cinclus cinclus uralensis* Serebr., *Sylvia c. communis* Lath., *S. c. curruca* (L.), *Phylloscopus collybita abietinus* (Nils.), *Ficedula h. hypoleuca* (Pall.), *Saxicola rubetra* (L.), *Turdus ph. philomelos* C.L. Brehm, *Parus montanus borealis* Sel.-Long., *P. m. major* L., *Fringilla c. coelebs* L., *Carpodacus e. erythrurus* (Pall.), *Pinicola e. enucleator* (L.), *Loxia leucoptera bifasciata* (C.L. Brehm), *Pyrrhula p. pyrrhula* (L.), *Emberiza rustica* Pall., *E. a. aureola* Pall.



Таким образом, авифауна лесной зоны Северо-Востока Европы не однородна в широтном и долготном направлениях (особенно на подвидовом уровне). Ядро таежной фауны формировалось в пределах средней и северной тайги, с последующей антропогенной трансформацией ландшафтов и все расширяющимся потоком вселенцев из южной тайги и широколиственных лесов, особенно на протяжении последних 100 лет (Андреев, Бианки, 1910; Дмоховский, 1933; Портенко, 1937; Естафьев, 1977а, 1981, 1984, 1997; Кочанов, 1992).

3.1.2. Авифауна зоны тундры и полярных пустынь. В тундрах Евразии и Америки насчитывается около 180 видов птиц (Pleske, 1928; Тугаринов, 1929; Портенко, 1931, 1937, 1939, 1946, 1965; Штегман, 1938; Udvardy, 1958; Успенский, 1958, 1965, 1969; Данилов, 1966; Thompson, DeLong, 1969; Данилов и др., 1984; Кишинский, 1988 и др.). Восточноевропейские тундры населяют до 104 видов, почти половина из них полизональны. Евразия представлена 46 типичными арктическими видами и 32 по существу арктическими, но их ареалы местами выходят за пределы тундры (Штегман, 1938). Анализ состава, плотности населения и распространения птиц показывает существенные отличия на подзональном уровне авифаун кустарниковой, типичной, арктической тундры и зоны полярных пустынь. В своем формировании они имеют много общих черт, связанных преимущественно с историей развития ландшафтов (Menzbier, 1923-1924; Pleske, 1928; Тугаринов, 1929; Кузнецов, 1938; Городков, 1952; Salomonsen, 1972 и др.).

Авифауна южных тундр (кустарниковых, по: Городков, 1935, 1938; Грибова, 1980; гипоарктических, по: Юрцев, 1966; Юрцев и др., 1978; субарктических, по: Александрова, 1977) шириной 150-200 км распространена от п-ова Канин до предгорий Приполярного Урала в зоне многолетнемерзлых пород. В циркумполярных пределах кустарниковые тундры наиболее выражены на Севере Европы, между 67-69° с.ш., с господством *Betula nana* (75%) и ив – *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. glauca* (8%) (Ребристая, 1977; Грибова, 1980). Здесь найдены 92 вида птиц, из них около 80 гнездятся регулярно (Трвор-Бетти, 1897; Керцелли, 1911; Гладков, 1952, 1962; Успенский, 1965; Калякин, 1984; Морозов, 1987а,б; Естафьев, 1991, 1995 и др.). Основу составляют виды с гипо- и гемиарктическими ареалами (терминология по: Кишинский, 1988). Сюда не проникает ряд зоарктических форм: *Somateria m.mollissima* L., *Arenaria r.interpres* L.,

*Stercorarius pomarinus* Temm., *Larus h.hyperboreus* Gunn., *Plectrophenax n.nivalis* (L.) и др. 18 видов (подвидов) 16 родов 4 отрядов не выходят к югу за пределы подзоны, или исключительно редки в предтундровых редколесьях: *Gavia s.stellata* Pontopp., *Anser a.albifrons* Scop., *Cygnus bewickii* Yarr., *Aythya marila* L., *Clangula hyemalis* L., *Melanitta fusca* L., *Pluvialis squatarola* L., *Eudromias morinellus* L., *Tringa erythropus* Pall., *Calidris minuta* Leisl., *C. a.alpina* L., *Limosa l.lapponica* L., *Stercorarius parasiticus* L., *S. pomarinus* Temm., *S. longicaudus* Vieill., *Larus argentatus heuglini* Bree, *Eremophila alpestris flava* (Gm.), *Emberiza pallasii* (Cab.), *Calcarius l.lapponicus* (L.). Борсальный комплекс (25 видов) представлен формами рода *Phylloscopus* – *Ph. trochilus acredula* (L.), *Ph. b.borealis* (Blas.); родов *Falco* – *F. r.rusticolus* L., *F. r.intermedius* Glog., *F. p.peregrinus* Tunst., *F. columbarius aesalon* Tunst.; *Haliaeetus* – *H. a.albicilla* L.; *Parus* – *P. cinctus lapponicus* Lund., *P. c.cinctus* Bodd.; *Turdus* – *T. pilaris* L., *T. i.iliiacus* L.; сибирскими, голарктическими и палеарктическими видами родов *Anas*, *Gallinago*, *Lymnocyptes*, *Numenius* и др. Все дендрофильные формы здесь крайне редки. Видовое разнообразие и состав фоновых видов (кустарниковые и наземногнездящиеся) сходны с фауной птиц северной полосы предтундровых редколесий и южной – типичных тундр, но соотношение арктического и борсального комплексов выделяют авифауну кустарниковых тундр как переходную на подзональном уровне.

Авифауна северных тундр (типичных, по: Городков, 1935, 1938; северных гипоарктических, по: Юрцев, 1966; Юрцев и др., 1978; северной и средней полос субарктических, по: Александрова, 1977) занимает северные участки материка от Печорской до Хайпудырской губы, север Югорского п-ова; к западу от р.Печора местами – на севере п-ова Русский Заворот, на западе и в центре о-ва Колгуев, фрагментарно на юге о-ва Вайгач между 68°-70° с.ш. (Грибова, 1980). Около 30% площади представлены кустарничково-мохово-лишайниковыми и редковивняковыми формациями, 25% – травяно-гипновыми болотами с озерами, около 10% кустарниками (Сочава, Городков, 1956; Грибова, 1980). Типичные тундры населены 66 видами, регулярно гнездятся 48-51. Основное ядро авифауны составляют виды, свойственные травяно-моховым, кустарничково-мохово-травянистым формациям зонального типа. Более 50% фауна представлена гемиарктическими видами (подвидами): *Anser fabalis rossicus* But., *Clangula hyemalis* L.,

*Cygnus bewickii* Yarr., *Falco peregrinus calidus* Lath., *Calidris minuta* Leisl., *C. temminckii* Leisl., *Limosa lapponica* L., *Stercorarius longicaudus* Vieill., *Sterna paradisaea* Pontopp., *Eremophila alpestris flava* (Gm.), *Calcarius lapponicus* (L.) и др. Многие из них проникают в кустарниковую тундру, но отсутствуют или редки в предтундровых редколесьях. Из арктических тундр ряд видов эо- и гемиарктического комплекса (*Branta leucopsis* Bechst., *Somateria m. mollissima* L., *S. spectabilis* L., *Pluvialis squatarola* L., *Phalaropus fulicarius* L., *Calidris maritima* Brünn., *C. melanotos* Vieill., *Plectrophenax n. nivalis* (L.), а также виды с неустановленным достоверно гнездованием (*Nyctea scandiaca* L., *Calidris ferruginea* Pontopp., *C. alba* Pall.) достигают северной полосы типичных тундр. Для плакорных местообитаний характерны гемиарктические виды: *Anser albifrons* Scop., *Lagopus lagopus* L., *Calidris minuta* Leisl., *C. temminckii* Leisl., *C. alpina* L., *Phalaropus lobatus* L., *Stercorarius parasiticus* L., *S. longicaudus* Vieill., *Acanthis hornemanni* (Holb.), *Calcarius lapponicus* (L.), а также бореально-гипоарктического комплекса: *Gallinago gallinago* L., *G. stenura* Bonap., *Phylomachus pugnax* L., *Larus minutus* Pall., *Motacilla flava thunbergi* Billb., *M. c. citreola* Pall., *Luscinia s. svecica* (L.), *Emberiza pusilla* Pall. Наиболее богаты видами птиц кустарниковые поймы и эфтрофные водоемы лайд с *Salex* sp., *Arctophila* и *Hippus* (родов *Gavia*, *Somateria*, *Aythya*, *Clangula*, *Larus*, *Cygnus*, *Sterna* и др.). Виды бореального (в основном, сибирские по происхождению) комплекса по пойменным кустарникам достигают только южной полосы типичных тундр, но здесь малочисленны: *Bucephala clangula* L., *Mergus albellus* L., *Xenus cinereus* Guld., *Anthus pratensis* (L.), *Acrocephalus schoenobaenus* (L.), *Phylloscopus b. borealis* (Blas.), *Turdus pilaris* L., *Parus cinctus* Bodd., *Fringilla montifringilla* L., *Emberiza sch. schoeniclus* (L.). Таким образом, авифауна типичных тундр вбирает относительно большое количество общетундровых (ширкумпольярных) гемиарктических, несколько зоарктических и совсем малое число бореальных форм. По соотношению элементов этих комплексов авифауна типичных тундр выделяется от кустарниковых и имеет довольно четкие южные границы, которые особенно выражены на плакорах, лишенных ивняков и карликовой березки. На севере авифауна типичных тундр ограничена морскими побережьями Баренцева и Карского морей. Следует особо отметить, что на Северо-Востоке Азии в подзоне типичных тундр проходят важней-

шие рубежи бореальных, гипо- и зоарктических форм, что характеризует ее авифауну в виде «конгломерата» (Кишинский, 1988). Для зональной характеристики принципиально важно учитывать наиболее существенные смены фаун, например, бореальной и тундровой в широком понимании этих терминов. На европейском Северо-Востоке авифауна кустарниковых тундр представляет сравнительно больший «конгломерат», чем фауна птиц типичных тундр Северо-Востока Азии. Именно в кустарниковых тундрах происходит качественная смена фаун и соотношения их фауно-генетических элементов, что характеризует ее авифауну как переходную (бореально-гипоарктическую). Объяснение этому кроется в относительной молодости восточноевропейских тундр по сравнению с восточноазиатскими.

**Авифауна арктических тундр.** Подзона занимает южный о-в Новой Земли и о-в Вайгач. Горный рельеф выражен в центре и на севере (выше 72° с.ш.) с высотами 400-1000 м, тундры о-ва Вайгач с высотами 140-160 м заболочены. Зональные растительные сообщества приурочены к прибрежной равнине и побережьям в полосе 5-30 км. На севере преобладают полигональные тундры, на юге – мохово-лишайниковые, в центре – щебнистые (Городков, 1935; Александрова, 1977, 1980). Основное ядро фауны составляют геми- и зоарктические виды. На юге северного о-ва Новой Земли отмечен 31, на южном острове – 49, в зональных местообитаниях по 13 и 15 видов; на о-ве Вайгач соответственно 51 и 17 видов. Общих для арктических и типичных тундр 39 видов. На о-в Вайгач проникают еще *Anser fabalis rossicus* But., *A. albifrons* Scop., *Cygnus bewickii* Yarr., *Falco columbarius* L., *Lagopus lagopus* L., *Pluvialis apricaria* L., *Eudromias morinellus* L., *Phylomachus pugnax* L., *Calidris temminckii* Leisl., *C. alpina* L., *Phalaropus lobatus* L., *Gallinago gallinago* L., *Anthus cervinus* (Pall.), *Acanthis hornemanni* (Holb.) (Карпович, Коханов, 1967). Но они отсутствуют или исключительно редки на южном о-ве Новой Земли. Количество гемиарктов значительно сокращается на о-ве Вайгач, на северном о-ве Новой Земли они редки. Из зоарктических наиболее обычны виды, экологически связанные с морскими побережьями: *Branta leucopsis* Bechst., *Clangula hyemalis* L., *Charadrius hiaticula* L., *Phalaropus fulicarius* L., *Calidris maritima* Brünn., *Larus hyperboreus* Gunn., птицы морских базаров и хищники — *Falco peregrinus* Tunst., *Stercorarius pomarinus* Temm., *S. parasiticus* L., *Nyctea scandiaca* L. (Успенский, 1956, 1969). В зональных

тундрах преобладают эоарктические виды родов *Calidris*, *Aythya*, *Gavia*, *Melanitta*, *Stercorarius*, *Larus*, *Plectrophenax*, а также *Oenanthe* и *Calcarius*. Ряд эоарктических видов *Branta leucopsis* Bechst., *Calidris maritima* Brünn., *Arenaria interpres* L., *Phalaropus fulicarius* L. проникают на гнездовье в северную полосу Югорского п-ова, что указывает на переходный характер авифауны и смешение здесь геми- и эоарктических комплексов птиц. По существу авифауна узкой северной полосы Югорского п-ова и северной части хребта Пай-Хой неотличима от фауны птиц арктических тундр и относится нами к этой подзоне.

Авифауна зоны полярных пустынь. Зональные полярные пустыни представлены в регионе на северном о-ве Новой Земли (Александрова, 1977, 1980), на 50% покрытом Новоземельским ледяным щитом (24.5 км<sup>2</sup>), суша без льда 57.9 км<sup>2</sup>, горные вершины достигают 1590 м (Говорухин, 1970). Безморозный период на севере 27, на юге острова – 48 дней (Доронина, Жадринская, 1970). Зона характеризуется крайней бедностью флоры и разреженной растительностью. 65-90% площади заняты обнаженным щебнистым грунтом. Сведения о составе и численности птиц Новой Земли фрагментарны (Heuglin, 1872; Markham, 1881; Pearson, 1896, 1898; Schalow, 1905; Молчанов, 1908, 1911; Schaanning, 1916; Spøter, 1917; Портенко, 1931; Антипин, 1938; Бутьев, 1959; Успенский, 1969 и др.). По С.М.Успенскому (1969) из 31 вида встреченных птиц, 30 – свойственны и южному о-ву Новой Земли. Анализ литературы показывает, что зональные типы местообитаний населены всего 14 видами. С птицами морских побережий, эоарктическими и, проникающими с южного острова, гемиарктическими, фауна полярных пустынь насчитывает 23 (Успенский, 1969) – 28 (Стишов и др., 1989) видов. Достоверно на гнездовье найдено только 18 видов. На северном о-ве Новой Земли больше видов отмечено в интерзональных типах ландшафта южного и западного побережья, куда проникают птицы арктических тундр. В зональных местообитаниях обычны *Plectrophenax nivalis* (L.), *Calidris maritima* Brünn., *Charadrius hiaticula* L., *Larus hyperboreus* Gunn., три вида рода *Stercorarius*, *Nyctea scandiaca* L. и, возможно, *Branta bernicla hrota* L. Исключая *Gavia adamsii* Gray, они населяют подзону арктических тундр. Таким образом, авифауна полярных пустынь северного и, покрытой ледником, части южного о-вов Новой Земли представлены обедненным вариантом фауны арктических тундр, что характерно для о-вов Атлантического

сектора и Северо-Востока Азии (Успенский, 1969; Портенко, 1973; Кишинский, 1988). Отдельного рассмотрения требуют представители фауны птиц морских побережий Новой Земли, особенно колониальных морских птиц: *Fulmarus g. glacialis* L., *Uria lomvia* L. и *U. aalge hyperborea* Salom., *Alca alle* L., *Cephus grylle mandtii* Mandt, *Fratercula a. arctica* L. (западное побережье южного о-ва Новой Земли) и, предположительно, *F. arctica naumanni* Nov. (западное побережье северного о-ва Новой Земли, по: Степанян, 1975) и *Rissa tridactyla* L. Некоторые из них составляют основу птичьих базаров (около 50) западного и небольшого числа восточного побережья о-вов Новой Земли (Портенко, 1931; Успенский, 1956; Белопольский, Шунтов, 1980). Из них только глупыши не гнездятся на южном о-ве Новой Земли. Фауна морских птиц, занимая интерзональные местообитания (морские обрывы, скальные выходы по берегам фьёрдов и др.), в пределах полярных пустынь и арктических тундр о-вов Новой земли сходна и связана в основном с характером побережий, наличием мест гнездования и кормежки. Наибольшие различия в числе птичьих базаров, видовом составе и численности птиц имеют западное и восточное побережье Новой Земли, что вполне согласуется с влиянием Гольф-стрима на ледовый режим Баренцева моря: доступность кормов и их обилие определяют сроки репродуктивного периода (Белопольский, Шунтов, 1980).

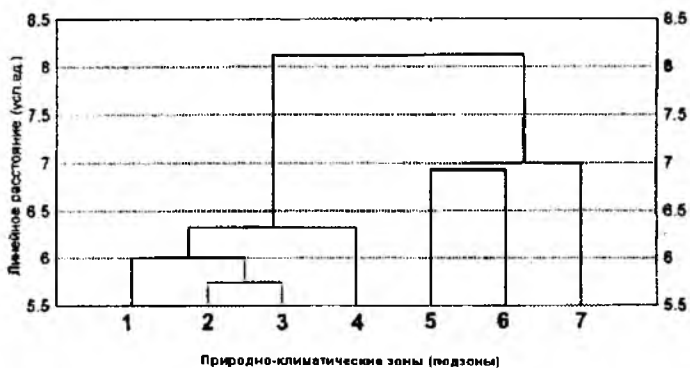


Рис. 1. Дендрограмма корреляционных связей зонального (подзонального) распределения авифауны европейского Северо-Востока.

Зоны (подзоны): 1 — полярные пустыни, 2 — арктическая тундра, 3 — типичная тундра, 4 — кустарниковая тундра, 5 — предтундровые редколесья, 6 — северная тайга, 7 — средняя тайга.

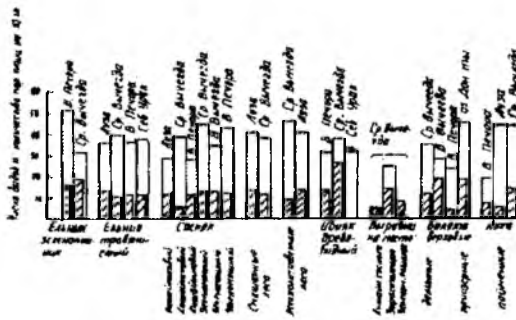
Корреляционный анализ качественного зонального (подзонального) распределения авифауны на европейском Северо-Востоке (рис. 1) подтверждает наши выводы об относительном фаунистическом сходстве северной тайги и предтундровых редколесий, типичных и арктических тундр и о выделении кустарниковых тундр, как переходной подзоны.

#### Глава 4. Закономерности зонального распределения птиц

Длительная история развития и формирования тундровых ландшафтов и таежных лесов на европейском Северо-Востоке (с конца плиоцена) обусловили своеобразие фауны и населения птиц. Основными факторами, воздействующими на их современное распределение являются зональность растительности, отличия климата, орографии, обводненности, величины площадей открытых местообитаний и степень антропогенной трансформации ландшафтов.

**4.1. Население птиц темнохвойных лесов.** В зоне тайги господствующее положение в составе хвойных и смешанных лесов занимают дендрофильно-кустарниковые птицы. Роль птиц открытых ландшафтов заметно увеличивается в естественных местообитаниях предтундровых редколесий и в средней тайге, где площади лесов, пройденных рубками, лугов, пашни и др. значительно выше. При существенных отличиях фауны средней и северной тайги имеются общие сходные закономерности распределения населения (рис. 2). Для изучения процесса формирования фауны принципиально важно то, что наибольшее сходство видового разнообразия и плотности населения имеют темнохвойные (еловые) леса обеих подзон (рис. 3). Биотопы еловых лесов населяют по 42-63 вида в средней тайге, 34-55 видов – в северной, 19-26 – в предтундровых редколесьях. Плотность населения составляет, соответственно: 346 (486-220), 302 (628-160) и 286 (511-86) особей на 1 км<sup>2</sup>. Темнохвойные леса Западной Сибири, имеющие сходную историю формирования, населены в Обь-Пуровском междуречье с плотностью 335, а в долине р.Таз – 395 особей на 1 км<sup>2</sup> (Вартапетов, 1998). Наблюдаемое уменьшение числа видов и плотности населения к северу в широтных градиентах хвойных лесов перекрывается амплитудой распределения птиц по биотопам. Отличия населения темнохвойной и светлохвойной тайги существенно

## Подзона средней тайги



## Подзона северной тайги



Рис. 2. Количество видов и плотность населения птиц, гнездящихся в таежной зоне европейского Северо-Востока.

выше, чем подзон средней и северной тайги. Подобное распределение характерно для Севера Европы и Западной Сибири (Равкин, 1978; Helle, 1985; Naila, Järginen, 1990; Вартанстов, 1998). Наибольшее распространение и богатое население птиц имеют ельники зеленомошные. В обеих подзонах доминируют (5-10%): *Tetrastes bonasia sibiricus* But., *Parus montanus borealis* Sel.-Long., *P. cinctus lapponicus* Lund., *Turdus pilaris* L., *T. iliacus* L., *Phylloscopus b.borealis* (Blas.), *Ph. trochilus acredula* (L.), *Fringilla montifringilla* L., *F. c. coelebs* L., *Acanthis flammea* (L.), *Emberiza pusil-*



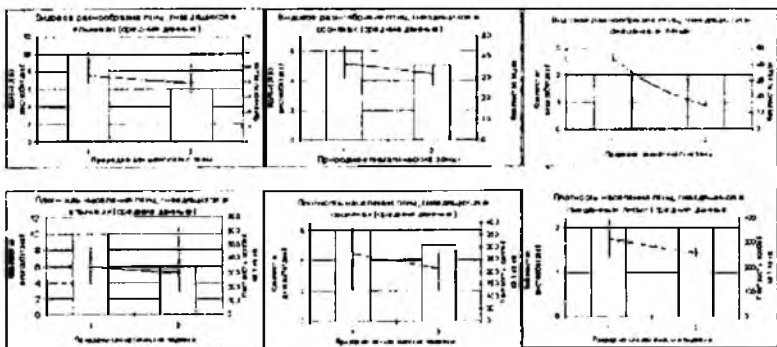


Рис. 3. Видовое разнообразие и плотность населения птиц в основных типах леса европейского Северо-Востока (средние данные). Подзоны: 1 — средняя тайга, 2 — северная тайга.

*la Pall.*, *Loxia curvirostra L.* В бассейне р.Ижмы и Мезени к ним следует отнести еще *Cuculus c. canorus L.*, *Dendrocopos m. major L.*, *Muscicapa s. striata (Pall.)*, *Turdus ph. philomelos C.L. Brehm.*, *Emberiza rustica Pall.*, на Урале и в Предуралье — *Turdus atrogularis Jar.* и *Pinicola e. enucleator (L.)*. В северной части Урала в данном биотопе отсутствует 17 в основном европейских видов. Ряд сибирских видов не проникают в Печорскую равнину: *Tarsiger c. cyanurus (Pall.)*, *Luscinia calliope (Pall.)*, *Prunella a. atrogularis (Brandt)*. Данный биотоп населяют 27 дендрофильных таежных сибирских, 10 – европейских и 26 широко распространенных видов (Естафьев, 1977а, 1981). Ельники травянистые господствуют в составе долинных лесов. По числу гнездящихся видов уступает лишь зеленомошным ельникам. Выделяется большим количеством (16 из 56) видов, гнездящихся на земле, что вызвано хорошим развитием кустарникового и травянистого ярусов, проточностью увлажнения, ранним снеготаянием, наличием корма и убежищ. Состав доминантов сходен с зеленомошными ельниками. По плотности населения выделяются ельники Предуралья и западного склона Урала (около 400 особей), в западном направлении она убывает на Средней Печоре до 200, на Тиманском Кряже до 120 особей на 1 км<sup>2</sup>. Из 56 видов – 20 сибирских, 8 – европейских, остальные широко распространены в Евразии. Ельники долгомошные распространены на водоразделах, в понижениях и на пологих склонах. Они более обычны в южной и средней подзонах. Из-за большой увлажненности и поздних сроков снеготаяния чис-

ло гнездящихся видов снижается до 22; плотность населения в 2-3 раза меньше, чем в травянистых ельниках, преобладают (12) сибирские виды.

**4.2. Население птиц светлохвойных лесов.** Сосновые леса занимают до 25% лесопокрытой площади (лишайниковые 15%, зеленомошные 37%, сфагновые 35%). В долине р.Ильч (Приуралье) сохранились реликтовые сосновые боры (Говорухин, 1947; Непомилуева, 1994, 1997). Биотопы сосновых лесов населяют по 28-45 в средней, 26-36 видов в северной подзонах тайги (рис. 3). Плотность населения составляет соответственно: 318 (239-398) и 260 (280-240) особей на 1 км<sup>2</sup>. Более 50% хвойных лесов (особенно сосняков) в средней тайге пройдены рубками (Ларин, 1997). В северной тайге сосняки распространены мозаично и занимают небольшие площади, поэтому в них проникают многочисленные виды, в целом характерные для биотопов еловых лесов. В связи с этим величины плотности населения здесь выше. Лишайниковые сосняки распространены полосами до 2 км на дренированных песчаных террасах. Многие сосняки в той или иной степени затронуты пожарами. Отличия фауны и населения птиц сосняков незначительны. Плотность населения птиц в лишайниковых сосняках достигает 380 особей на 1 км<sup>2</sup>. Доминируют *Dendrocopos m. major* L., *Picoides t. tridactylus* L., *Perisoreus infaustus rogosowi* Sushk. et Stegm., *Phoenicurus ph. phoenicurus* (L.), *Phylloscopus collybita abietinus* (Nils.), *Ph. collybita fulvescens* (Sev.) – на Северном Урале (Естафьев, 19776), *Acanthis flammea* (L.), *Fringilla montifringilla* L., *F. c. coelebs* L., *Loxia c. curvirostra* L. и *L. pytyopsittacus* Borkh. На запад от Урала количество видов увеличивается с 26 до 31, в бассейнах Вычегды, Сысолы и Лузы – до 36 видов, куда проникают птицы широколиственных лесов и южной тайги. Сибирских форм меньше, чем в еловых лесах (11-13). Зеленомошные сосняки обычны в средней тайге, в северной их площади сокращаются, в предтундровых редколесьях они редки. На западе региона биотоп населен 36, в бассейне Печоры – 34, Вычегды – 45 видами. Доминируют тетеревиные, *Dendrocopos major* L., *Emberiza rustica* Pall., *Fringilla coelebs* L., *Acanthis flammea* (L.). Сибирских видов 14, европейских – 6. Сфагновые сосняки занимают заболоченные равнинные водоразделы и обычно чередуются с большими болотами. По видовому обилию птиц они сходны с другими биотопами сосновой группы, однако, количество сибирских видов увеличивается до 18, а европейских снижается до трех. Плот-

ность населения достигает 380 особей на 1 км<sup>2</sup>, в чем проявляется сходство с лишайниковыми сосняками. Лиственничные леса исследованы в основном на западном склоне Северного Урала между 63°-65° с.ш. Представлены 23 видами (8 – сибирских, 3 – европейских). Плотность населения и видовое обилие выше в местообитаниях, расположенных на склонах гор южной экспозиции. Здесь птицы, гнездящиеся в кронах (родов *Dendrocopos*, *Turdus*, *Fringilla*, *Acanthis*), приступают к размножению почти на месяц раньше, чем гнездящиеся на земле, и достигают 22 видов и 937 особей, а в Предуралье – 800 особей на 1 км<sup>2</sup> (Естафьев, 1977б, 1981). Доминируют *Surnia u.ulula* L., *Luscinia s.svecica* (L.), *Turdus atrogularis* Jar., *T. ph.phylomelos* C.L.Brehm, *T. pilaris* L., *T. iliacus* L., *Phylloscopus b. borealis* (Blas.), *Prunella montanella badia* Port. (Естафьев, 1996), *Anthus pratensis* (L.), *Acanthis flammea* (L.), *Fringilla montifringilla* L., *Emberiza pusilla* Pall.

4.3. Население птиц смешанных лесов. Смешанные леса на равнине в средней тайге населены 38-41 видами с плотностью 220-398, в северной – до 18 видов и 280 особей на 1 км<sup>2</sup>, в горах Урала 13 видов и 239 особей на 1 км<sup>2</sup> (рис. 3). Соотношение сибирских (6) и европейских (5) видов приблизительно одинаково на равнине и в горах. Доминируют *Muscicapa s.striata* (Pall.), *Turdus iliacus* L., *T. phylomelos* C.L.Brehm, *Phylloscopus trochilus acredula* (L.), *Ph. b.borealis* (Blas.), *Motacilla a.alba* L., *Fringilla c.coelebs* L., *F. montifringilla* L., на Урале добавляется *Turdus atrogularis* Jar., *Prunella a.atrogularis* Brandt, *P. montanella badia* Port. В горных березняках видовой состав и плотность населения обеднены почти на 50% (Естафьев, 1977б).

4.4. Население птиц древовидных ивняков. Древовидные ивняки на равнине по существу интерзональны, так как встречаются в основном в речных долинах. Горные древовидные ивняки Северного Урала пересекают ряд вертикальных поясов. Тем не менее, их авифауна имеет подзональные отличия. На равнине средней тайги они населены 32-37 видами с плотностью 280-680, в северной – до 30 видов и 212 особей на 1 км<sup>2</sup>. В поймах на Северном и Приполярном Урале и в Приуралье их значение в распределении птиц значительно возрастает – 25 видов с плотностью до 758 особей на 1 км<sup>2</sup> из-за гнездования *Anas c.crecca* L., *Actitis hypoleucos* L., *Tringa ochropus* L., *T. glareola* L., *Turdus iliacus* L., *T. atrogularis* Jarocki (на Северном Урале), *Phylloscopus trochilus* (L.), *Ph. borealis* (Blas.), *Motacilla alba* L., *Luscinia sveci-*

ca (L.), *Emberiza pusilla* Pall., *E. schoeniclus passerina* Pall. В предтундровом редколесье они населены 39 видами с плотностью до 448 особей на 1 км<sup>2</sup>, число европейских видов резко уменьшается. Доминируют *Turdus pilaris* L., *Phylloscopus trochilus* (L.), *Luscinia svecica* (L.), *Acanthis flammea* (L.), *Emberiza sch.schoeniclus* (L.), *E. schoeniclus passerina* Pall. (на Северном Урале), *E. pusilla* Pall. Горно-тундровые ивняки образованы стелющимися формами на высотах 750-1000 м. Среди каменистых россыпей количество видов здесь снижается до 10, но плотность населения остается достаточно высокой — 340 особей на 1 км<sup>2</sup> с доминированием *Luscinia svecica* (L.), *Phylloscopus trochilus* (L.), *Ph. borealis* (Blas.), *Anthus pratensis* (L.), *Emberiza pusilla* Pall. Представители европейской и сибирской фауны представлены почти в равном количестве (по 5-6 видов).

4.5. Население птиц кустарников. В распределении населения птиц большое значение имеют ерники и кустарниковые ивняки. Они распространены во всех растительных зонах в поймах, ложбинах, на возвышенных тундрах и на болотах, проникая на север в подзону арктических тундр. Ивняки в сочетании с ерниками, очевидно, играли существенную роль в формировании фауны в перигляциальных зонах в составе «тундростепей» в периоды четвертичных похолоданий. В восточноевропейских предтундровых редколесьях и в зоне тундры они занимают, соответственно, на западе 5.8%, 13.7-32.3%, на востоке — 8%, 19-37.3%; ерники 11.1%, до 40.8% и 28.1%, 4.2-46.8% площади (Андреев, 1932); в тасжной зоне — 0.1-0.9%. В равнинной средней и северной тайге эти местообитания населены 28 (20-38) и 28 (25-30) видами; горноуральские — 8-10 видами. Плотность населения достигала, соответственно, 206 (95-373), 482 (211-752) и 233 (125-340) особей на 1 км<sup>2</sup> с наибольшими значениями в пойменных местообитаниях (Естафьев, 1981) (рис. 4). В разных типах кустарниковых биотопов на равнине доминируют *Anas c. crecca* L., *A. a. acuta* L., *A. clypeata* L. (в средней подзоне тайги), *Aythya fuligula* L., *Tringa nebularia* Gunn., *Actitis hypoleucos* L. (в поймах рек), *Gallinago gallinago* L., *Motacilla a. alba* L., *M. flava thunbergi* Billb., *Phylloscopus trochilus acredula* (L.), *Emberiza pusilla* Pall.; на Северном Урале — *Anthus pratensis* (L.), *Luscinia svecica* (L.), *Phylloscopus b. borealis* (Blas.), *Ph. trochilus acredula* (L.), *Motacilla alba dukhnenensis* Syk., *M. citreola citreola* Pall. Характерно гнездование *Lagopus lagopus rossicus* Ser. Кустарники предтундровых редколесий на-

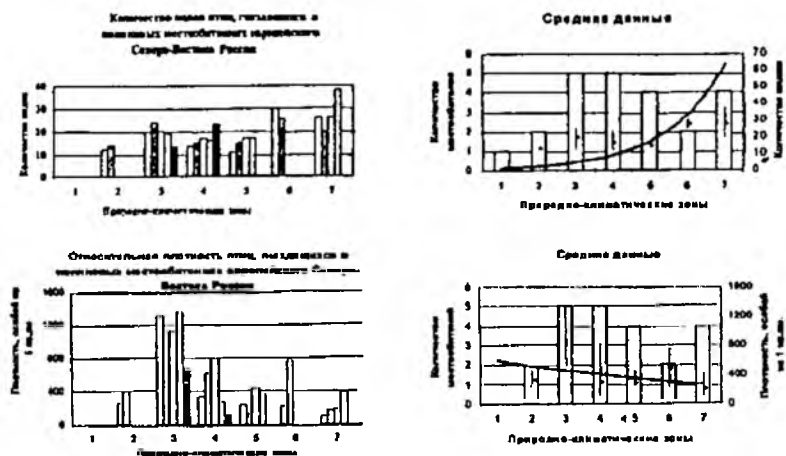


Рис. 4. Видовое разнообразие и плотность населения птиц в ивниках европейского Северо-Востока. Зоны (подзоны): 1 — полярные пустыни, 2 — арктическая тундра, 3 — типичная тундра, 4 — кустарниковая тундра, 5 — предтундровые редколесья, 6 — северная тайга, 7 — средняя тайга.

селены 15 (11-17) видами с плотностью 287 (121-432) особи на 1 км<sup>2</sup>. Здесь уже появляются *Lagopus l. lagopus* L., *Anthus cervinus rufogularis* C.L.Brehm, *Calcarius l.lapponicus* (L.), *Acanthis hornemanni* (Holb.). Очень сходно представлена фауна ивняков и ерников южных кустарниковых тундр: 17 (13-23) вида с плотностью 300 (103-779) особей на 1 км<sup>2</sup>. Ведущее значение в распределении населения птиц имеют кустарниковые местообитания в подзоне типичных тундр: 20 (13-24) вида с плотностью 991 (513-1347) особей на 1 км<sup>2</sup>, дальше к северу в арктических тундрах, из-за малых площадей роль этих местообитаний несколько понижается: 13 (12-14) видов с плотностью 328 (259-397) особей на 1 км<sup>2</sup>. Доминируют *Anser fabalis rossicus* But., *A. a.albifrons* Scop., *Aythya marila* L., *Clangula hyemalis* L., *Lagopus l.lagopus* L., *Calidris temminckii* Leisl., *C. minuta* Leisl., *Phalaropus lobatus* L., *Phylomachus pugnax* L., *Anthus cervinus rufogularis* C.L.Brehm, *Acanthis hornemanni* (Holb.), *Emberiza pusilla* Pall., *Calcarius l.lapponicus* (L.). Наибольшей численности здесь достигают *Lagopus l.lagopus* L. и *Phylomachus pugnax* L. (Естафьев, 1991). По кустарникам на се-

вер до типичных тундр проникают на гнездовые *Turdus pilaris* L., *T. iliacus* L., *Fringilla montifringilla* L., *Acrocephalus schoenobaenus* (L.) и др. виды бореального комплекса, расширяя свой ареал (Успенский, 1965, 1969; Карпович, Коханов, 1967; Естафьев, 1979, 1991).

**4.6. Население птиц тундр.** Распределение населения птиц в тундрах редколесий и в зоне тундры по существу повторяет картину видового разнообразия и плотности кустарниковых биотопов, с изменением соотношения бореальных, гипо-, геми- и зоарктических форм. Тундры редколесий и кустарниковых тундр населены 30 (20-36) и 22 (19-24) видами с плотностью 268 (185-349) и 252 (186-622) особи на 1 км<sup>2</sup> (рис. 5). Отчетливо выделяются биотопы типичных тундр: 20 (14-25) видов с плотностью 496 (242-760) особей на 1 км<sup>2</sup> с явным преобладанием *Anser fabalis rossicus* But., *Aythya marila* L., *Clangula hyemalis* L., *Phylomachus pugnax* L., *Phalaropus lobatus* L., *Calidris minuta* Leisl., *C. a. alpina* L., *Calcarius lapponicus* (L.), *Anthus cervinus rufogularis* C.L.Brehm, *Stercorarius longicaudus* Vieill., *Larus argentatus heuglini* Bree, *Emberiza pusilla* Pall. Далее к северу, в арктических тундрах, значения сни-

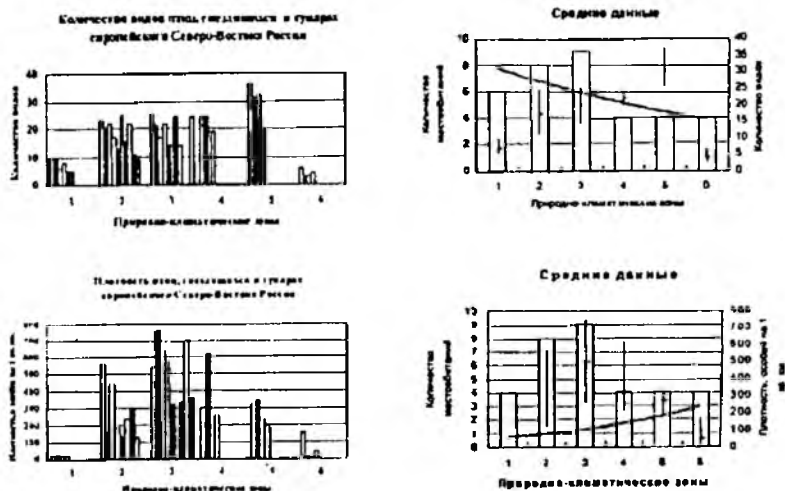


Рис. 5. Видовое разнообразие и плотность населения птиц в тундрах европейского Северо-Востока. Зоны (подзоны): 1 — полярные пустыни, 2 — арктическая тундра, 3 — типичная тундра, 4 — кустарниковая тундра, 5 — предтундровые редколесья, 6 — северная тайга (горно-уральская тундра).

жаются до 17 (11-25) видов с плотностью 266 (123-560) особей на 1 км<sup>2</sup> и в полярных пустынях 7 (5-10) видов с плотностью 6.6 (0.001-20) особей на 1 км<sup>2</sup> (Успенский, 1965; Карпович, Коханов, 1967; Зубцовский, Рябицев, 1973, 1976; Естафьев, 1991, 1995). Горные тундры Северного Урала населены всего 4 (3-6) видами с плотностью 51 (3.8-152) особи на 1 км<sup>2</sup> (Естафьев, 1977б, 1981), севернее на Приполярном Урале здесь найдены *Calcarius lapponicus* (L.), *Eremophila alpestris flava* (Gm.) (Портенко, 1937; Рябицев и др., 1980). В ерниковых, кустарничковых и мохово-лишайниковых горноуральских тундрах гнездится *Lagopus mutus comensis* Ser. с плотностью 1-6 особей на 1 км<sup>2</sup> (Естафьев, 1981), не встречающаяся в равнинных восточноевропейских тундрах, а также *Eudromias morinellus* L., проникающий по тундрам Северного Урала на юг до гор Ирмель и Ямантау (Брандт, 1856; Портенко, 1937; Теплова, 1957; Естафьев, 1969).

4.7. Население птиц болот. В сравнении с зональными биотопами в распределении населения птиц также существенное значение имеют болота. Со сменой растительных подзон меняется их типология, но каждой подзоне соответствует определенный тип. В зоне тайги преобладают обширные верховые (олиготрофные) сфагновые грядово-мочажинные болота, заболоченность достигает 20-40%. Для северной полосы тайги типичны аапа-болота, предтундровых редколесий и южных тундр крупно- и плоскобугристые (комплексные) болота (Алексеева, 1997). В подзоне северных тундр они носят реликтовый характер, сохраняя облик и флору со времени максимального продвижения лесов во время термического оптимума в голоцене (Ребристая, 1977). Большое развитие здесь имеют некомплексные формации осоково-моховых болот. Видовое разнообразие и плотность населения птиц последовательно снижается с юга на север вплоть до типичных тундр (рис. 6): средняя тайга 32 (30-47) видов с плотностью 250 (142-359) особей на 1 км<sup>2</sup>, северная тайга 22 (14-28) и 166 (72-315), предтундровые редколесья 19 (12-26) и 116 (83-148), южные тундры 13 (8-25) и 117 (68-172); в типичных тундрах возрастает до 19 (13-24) и 383 (100-760). В арктических тундрах и полярных пустынях снижается, соответственно, в первых до 8 (7-9) видов и 60 (0.1-120) особей на 1 км<sup>2</sup>, во вторых до 5 (2-7) и 23 (20-26). Благодаря большой обводненности и наличию озер низинные (ефтрофные) болота лесной зоны привлекают *Anas crecca* L., *A. acuta* L., *A. clypeata* L., *Tringa glareola* L., *Gallinago gallinago* L., *Phylomachus pug-*

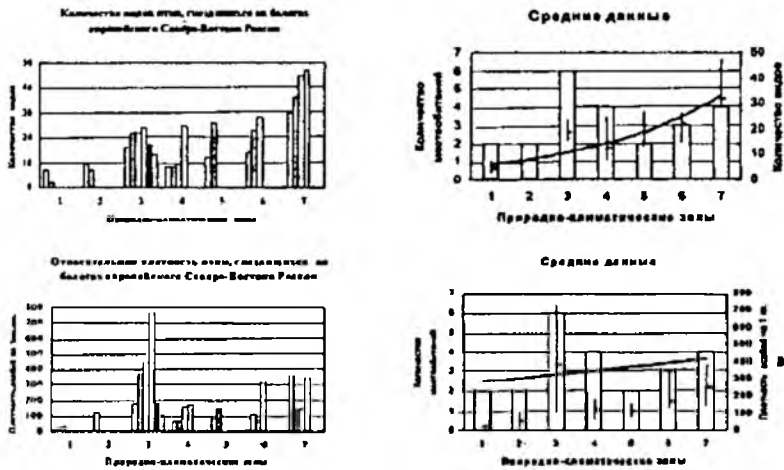


Рис. 6. Видовое разнообразие и плотность населения птиц на болотах европейского Северо-Востока. Зоны (подзоны): 1 — полярные пустыни, 2 — арктическая тундра, 3 — типичная тундра, 4 — кустарниковая тундра, 5 — предтундровые редколесья, 6 — северная тайга, 7 — средняя тайга.

*nax* L., *Larus ridibundus* L., *Numenius phaeopus* L., *N. arquata* L., *Limosa limosa* L., *Phylloscopus trochilus* (L.), *Motacilla citreola* Pall., *Emberiza pusilla* Pall. с доминированием отдельных видов этих родов, трофически связанных с водоемами. По этому комплексу местообитаний многие бореальные виды проникают до типичных тундр. Верховые (ефтрофные) болота населены большим числом видов, включая *Cuculus canorus* L., *Asio f. flammeus* Pontopp., *Bubo bubo ruthenus* Zhitk. et But., *B. bubo sibiricus* Gl. (в северной части Урала), *Circus c. cyaneus* L., *Pluvialis apricaria* L., *Turdus iliacus* L., *Anthus pratensis* (L.), *Fringilla montifringilla* L., *Acanthis flammea* (L.). В среднем течении р. Вычегды в подзоне средней тайги на озерно-болотной системе Дон-ты, являющейся реликтом обширного приледникового водоема, на гнездовье найдены *Pluvialis apricaria* L., отмечено летнее (июнь-июль) нахождение немногочисленных *Phalaropus lobatus* L., *Calidris alpina* L. и *Gallinago stenura* Bonap. (токующие самцы) (Естафьев и др., 1998). Ефтрофные болота служат каналом проникновения арктических элементов фауны в северную полосу тайги — *Stercorarius longica-*



*udus Vieill.*, *Lagopus lagopus L.*, *Pluvialis apricaria L.*, *Calidris temminckii Leisl.*, *Anthus cervinus rufogularis C.L.Brehm.* В зоне тундры состав доминантов на некомплексных болотах практически одинаков, меняется комбинация видов: в южных тундрах — *Phylomachus pugnax L.*, *Emberiza pusilla Pall.*, *Calidris temminckii Leisl.*, *C. alpina L.*, *Phalaropus lobatus L.*, *Calcarius lapponicus (L.)*; в типичных — резко возрастает роль *Anser fabalis rossicus But.*, *A. albifrons Scop.*, *Phylomachus pugnax L.*, *Calidris minuta Leisl.*, *C. alpina L.*, *Phalaropus lobatus L.*, *Anthus cervinus (Pall.)*, *Eremophila alpestris (L.)*, *Calcarius lapponicus (L.)*; в арктических — *Calidris minuta Leisl.*, *Calcarius lapponicus (L.)*, *Anthus cervinus (Pall.)*, *Emberiza pusilla Pall.*

4.9. **Население птиц лугов.** Основными каналами проникновения кустарниковых птиц бореального комплекса в зону тундры служат лугово-кустарниковые поймы крупных рек меридиальной направленности, пересекающих зоны тайги и тундры: Печора и Мезень. Луга средней и северной тайги населены птицами почти с одинаковой плотностью, соответственно, 193 (108-298) и 189 (35-414) особей на 1 км<sup>2</sup>, но видовое разнообразие в средней

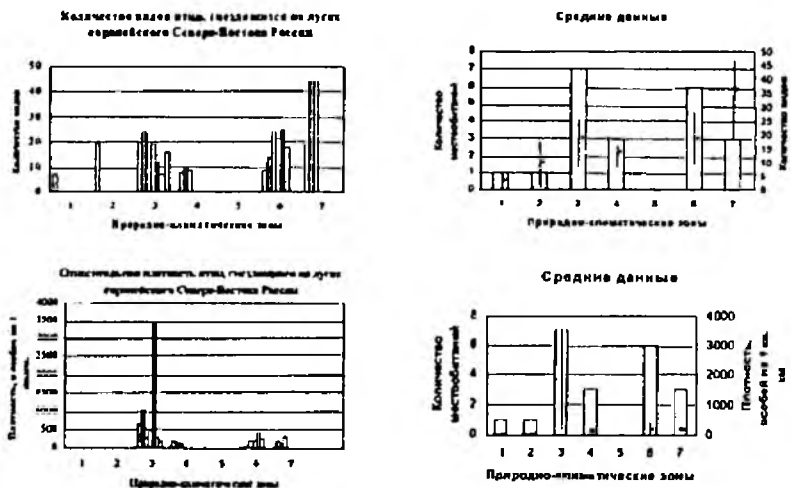


Рис. 7. Видовое разнообразие и плотность населения птиц на лугах европейского Северо-Востока. Зоны (подзоны): 1 — полярные пустыни, 2 — арктическая тундра, 3 — типичная тундра, 4 — кустарниковая тундра, 5 — предтундровые редколесья, 6 — северная тайга, 7 — средняя тайга.

тайге в 2 раза выше – 19 и 37 видов (рис. 7). Луга кустарниковых тундр заселены 8-14 видами с плотностью 139 (107-170) особей на 1 км<sup>2</sup>. Луга типичных тундр, особенно приморские луга, привлекают 19 (7-24) видов с высокой плотностью 882 (153-3384) особи на 1 км<sup>2</sup>. Состав доминантов меняется в соответствии с зональной сменой фаунистических комплексов. Доминируют *Tringa glareola* L., *Actitis hypoleucos* L., *Numenius phaeopus* L., *N. arquata* L., *Larus canus heinei* Hom., *L. ridibundus* L., *Phylloscopus trochilus* (L.), *Emberiza a. aureola* Pall. и кустарниковые птицы. Смена населения птиц лугов происходит в типичных тундрах, где доминируют *Clangula hyemalis* L., *Aythya marila* L., *Anas penelope* L., *Sotomateria spectabilis* L., *Phylomachus pugnax* L., *Phalaropus lobatus* L., *Calidris temminckii* Leisl., *C. minuta* Leisl., *Larus argentatus* Pontopp., *Emberiza pusilla* Pall. Численность и видовой состав рода *Anas* сокращаются. Сюда еще проникают из подзоны кустарниковых тундр *Anas acuta* L., *A. crecca* L., *A. querquedula* L., *A. platyrhynchos* L., *Mergus merganser* L., но за исключением шилохвости они редки. Сходная картина распределения населения наблюдается в луговых поймах озер: зона тайги 28 (20-38) видов с плотностью 206 (95-373) особи на 1 км<sup>2</sup>, предтундровое редколесье 14-15 и 214 (146-283), кустарниковая тундра 17 (10-23) и 152 (61-340), типичная тундра 20 (18-21) и 336 (86-702), арктическая тундра 11 (8-14) и 91 (60-132). В полярных пустынях поймы озер населены 4-мя видами с плотностью до 20 особей на 1 км<sup>2</sup> (Успенский, 1969).

Таким образом, для расселения птиц бореального комплекса в зону тундры большое значение имеют древовидные и кустарниковые ивняки, болота и интерзональные элементы ландшафта (поймы рек, озера, лугово-кустарниковые местообитания). Этот процесс имеет тенденции к расширению, вместе с расширением и продвижением на север лесных насаждений (Жиляков, 1891, 1892; Журавский, 1909, 1915; Шренк, 1933; Тюлина, 1936, 1937; Сошва, 1940; Тихомиров, 1941; Андреев, 1947, 1950, 1954, 1956; Говорухин, 1947; Regel, 1950).

С другой стороны, нет новых достоверных фактов продвижения арктических видов в зону тайги, за редкими исключениями (*Buteo lagopus* Pontopp., *Lagopus lagopus* L., *Pluvialis apricaria* L.). Остальные находят южный предел распространения в предтундровых редколесьях. Также исключительно мало новых сведений о расселении на запад элементов сибирского тасежного фаунисти-

ческого комплекса. Вместе с тем наблюдаемый процесс проникновения европейских птиц в зону тайги и в предтундровые редколесья имеет тенденцию к расширению, что напрямую связано со сведением темнохвойной тайги и образованием своеобразных экологических каналов: пойменных лугово-кустарниковых полос, смешанных и мелколиственных лесов на местах вырубок.

## Глава 5. Особенности формирования орнитофауны

Проблемам формирования фауны птиц севера Евразии уделено значительное внимание (Menzbier, 1923-1924; Pleske, 1928; Тугаринов, 1929; Мензбир, 1934; Серебровский, 1935; Штегман, 1938; Johansen, 1956, 1958, 1960, 1962; Portenko, 1958; Успенский, 1958, 1960, 1963; Woous, 1960; Данилов, 1966; Кишинский, 1988 и др.). Для европейского Северо-Востока характерно смешение разных по происхождению гнездящихся видов птиц, представляющих шесть фаунистических комплексов («типов фауны» по Б.К. Штегману, 1938) на основе общности их происхождения и взаимопроникновения на больших территориях: сибирский 58 (24.5%), европейский 52 (21.9%), арктический 48 (20.2%), китайский 5 (2.1%), средиземноморский 4 (1.7%), тибетский 1 (0.4%) и широкораспространенные виды 69 (29.2%) с неясным центром возникновения. В последующих сводках (Woous, 1960, 1977) фауно-генетические комплексы птиц уточнялись и дополнялись (рис. 8). В работе не ставилась цель изучения происхождения элементов фауны, что является предметом особых исследований. Принципиально важно, что фауна региона сформировалась из видов, прошедших относительно длительный этап эволюции в Сибири, Европе и Арктике, и имеет «встречный» характер формирования на севере Восточной Европы (рис. 9). Представители остальных фауно-генетических комплексов имеют соподчиненное значение в естественных ландшафтах. Исключение составляет *Columba livia Gm.*, представитель средиземноморского (туркестано-средиземноморского) комплекса, который в антропогенных ландшафтах и особенно в городах с многоэтажным типом застройки составляет 65-69% населения птиц (Естафьев, 1981, 1984; Ануфриев, 1987; Кочанов, 1992) и *Emberiza aureola Pall.*, относящаяся к китайскому типу фауны, многочисленный на лугах и в лугово-кустарниковых местообитаниях особенно в средней тайге.

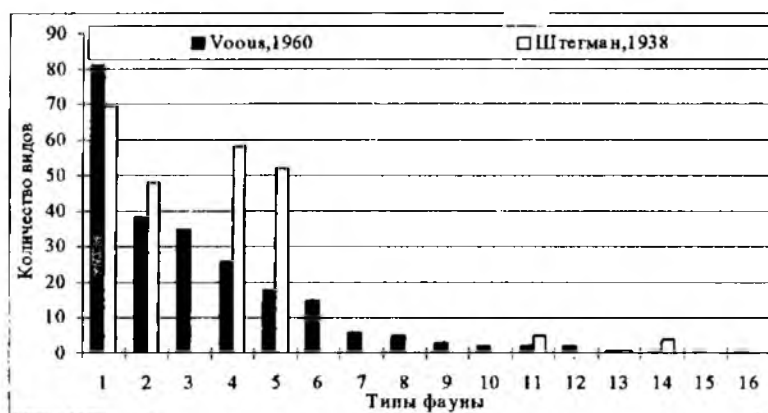


Рис. 8. Соотношение фауно-генетических комплексов птиц, гнездящихся на европейском Северо-Востоке.

Типы фауны: 1 — палеарктический; 2 — арктический; 3 — голарктический; 4 — сибирский; 5 — европейский; 6 — европейско-туркестанский; 7 — сибирско-канадский; 8 — Старого Света; 9 — космополитный; 10 — северо-атлантический; 11 — китайско-манчжурский; 12 — туркестанский; 13 — монголо-тибетский; 14 — туркестано-средиземноморский; 15 — неарктический; 16 — палеогорный.

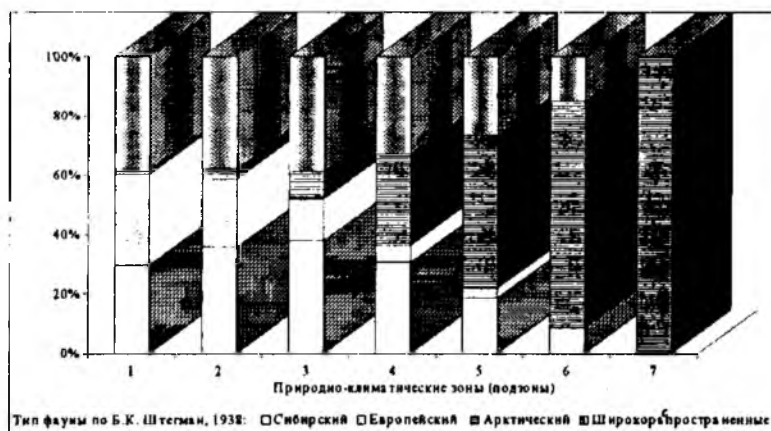


Рис. 9. Соотношение основных фауно-генетических комплексов птиц, гнездящихся в разных зонах (подзонах) европейского Северо-Востока.

1 — средняя тайга, 2 — северная тайга, 3 — предтундровые редколесья, 4 — кустарниковая тундра, 5 — типичная тундра, 6 — арктическая тундра, 7 — полярные пустыни.

Палеорнитологических дочетвертичных находок для арктической Восточной Европы неизвестно и о происходящих здесь процессах формирования авифауны можно судить предположительно по современному составу птиц, опираясь на опыт реконструкции истории авифаун биогеографическим методом (Козлова, 1975; Кишинский, 1977, 1988). Орнитофауна Северо-Востока Европы, в связи с драматическими изменениями климата и ландшафтов в четвертичном периоде (Марков и др., 1965; Калецкая и др., 1966; Линдберг, 1972; Данилов, 1978), подвергалась перестройке. Это подтверждается характером современного распространения и численности птиц и, особенно важно, новыми палеонтологическими находками в северном Приуралье (Гуслицер, Канивец, 1965; Кузьмина, 1967, 1971; Потапова, 1986, 1990).

5.1. Авифаунистический комплекс таежных лесов. На основе анализа костных остатков птиц в коллекциях Коми Научного Центра Уральского отделения РАН были представлены материалы по составу и количеству костей в разные периоды становления авифауны региона. Остатки костей птиц принадлежат трем сменяющимся орнитоценозам, отражающим состав и формирование фауны на Северном Урале и в Приуралье в плейстоцене и голоцене. В Медвежьей пещере в слое бурого щебенчатого суглинка Молого-Шекснинского (Каргинского) межледниковья (Гуслицер, Канивец, 1965; Рогачев, Аникович, 1984) найдено 67 видов птиц 9 отрядов (Потапова, 1990). Наиболее представлены отряды *Anseriformes* (20 видов), *Falconiformes* (5), *Galliformes* (6), *Charadriiformes* (12), *Strigiformes* (7), *Passeriformes* (12). За редкими исключениями все виды входят в состав (около 30%) современной фауны средней и северной тайги. По абсолютной датировке по  $C^{14}$  накопление костей происходило  $17980 \pm 200$  лет тому назад, что соответствует плюсскому интерстадиалу позднего Валдая. Найдены теплолюбивые *Gallinula chloropus L.* и приспособившаяся к малоснежным зимам *Perdix perdix L.* Преобладали птицы болот, лугов (более 90%) и озер. Птицы леса составляли 1,4% и были представлены видами, характерными для пойм – *Pica pica (L.)*, опушек, разреженных лесов – *Lullula arborea (L.)*, *Scolopax rusticola L.* Соотношение остатков костей *Lagopus lagopus L.* и *L. mutus Montin* – 28 : 1 (Потапова, 1990). Анализ пыльцы показал на присутствие берез, сосны обыкновенной и кедровой (Гуслицер, Канивец, 1965). Медвежья пещера располагалась в поясе пойменных лесов. В отложениях древнего раунинского (?) интер-

стаднала фаунистических находок меньше: 22 вида 6 отрядов. Наиболее представлены отряды *Anseriformes* (7 видов), *Galliformes* (6), *Charadriiformes* (4), *Passeriformes* (3). Здесь найдены *Turdus cf. T. ruficollis* Pall. и *T. viscivorus* L. Возрастает доля лесных птиц (до 12.5%), в основном островных и разреженных лесов. Количество костей птиц открытых местообитаний сократилось до 74.6%. Теплолюбивых видов не найдено. Увеличилось число костей *Lagopus mutus* Montin, населяющей горные тундры. Соотношение *Lagopus lagopus* L. к *L. mutus* Montin – 12 : 1 (Потапова, 1990). Климат более холодный, умеренно влажный. Пещера находилась в верхнем поясе леса у нижней границы горной тундры. Анализ пыльцы показал присутствие сосны, кедра и ели (Гуслицер, Канивец, 1965). В раннем голоцене остатки костей редки. Характерно преобладание лесных птиц (46.7%), рост разнообразия и численности речных видов. Резко сократилось количество костей птиц болот, лугов. Соотношение *Lagopus lagopus* L. к *L. mutus* Montin – 27 : 1. Климат умеренно холодный, влажный. Пещера находится в поясе леса с участием темнохвойных пород. Голоценовая авифауна в общих чертах сравнима с современным составом птиц северного Приуралья (Теплова, 1957; Естафьев, 1969, 1977, 1981; Потапова, 1990).

Изучение древнего и современного ареала кедра сибирского (*Pinus sibirica*) показало, что формирование северо-таежных лесов Печорского Приуралья относится к концу плиоцена. Уже тогда сложились еловые леса с примесью пихты, кедра сибирского, сосны, березы и др. пород. Эта формация, несколько обедненная по составу, сохранилась и до наших дней (Непомилуева, 1974, 1997). Сибирский тип фауны птиц, сформированный в зоне тайги, в Европе занимает относительно неширокую полосу. В тайге Восточной Сибири из более чем 200 гнездящихся, 55 видов и 2 подвида являются дендрофильными. Из них в Восточную Европу проникают на гнездовые 36, в Скандинавию – 23 вида (Штегман, 1939). Шесть видов – *Fringilla montifringilla* L., *Emberiza leucocephala* Gm., *E. rustica* Pall., *E. pusilla* Pall., *Phylloscopus borealis* (Blas.), *Turdus atrogularis* Jar. являются автохтонами Сибири. Два вида – *Cuculus optatus* L., *Turdus dauma* (Lath.) имеют связь с авифауной манчжурских смешанных лесов и высокогорных хвойных лесов Западного Китая; *Strix uralensis* Pall. – с тайгой и смешанными лесами Манчжурии; *Luscinia calliope* (Pall.) и *Tarsiger cyanurus* (Pall.) – с высокогорными хвойными лесами Западного

Китая и еще 2 вида – *Pyrrhula pyrrhula* (L.) и *Ficedula parva* (Bechst.) – имеют также связи с фауной Китая. Таким образом, 7 видов тасжной фауны Восточной Европы имеют близких родственников в фауне хвойных и смешанных лесов Китая. *Prunella montanella* (Pall.) и *P. atrogularis* (Brandt), населяющие редкостойные хвойные леса и кустарники северной части Урала, а первый и кустарники северного Приуралья и Большеземельской тундры, принадлежат к группе птиц, наиболее богато представленной в степях и альпийской зоне Центральной Азии (Штегман, 1938; Козлова, 1975). 10 видов – *Strix nebulosa* Forst., *Aegolius funereus* L., *Surnia ulula* L., *Picoides tridactylus* L., *Acanthis flammea* (L.), *Pinicola enucleator* (L.), *Loxia curvirostra* L., *L. leucoptera* Gm., *Parus cinctus* Bodd., *Bombycilla garrulus* (L.) обнаруживают тесную связь с формами хвойных лесов Северной Америки, где представлены близкими подвидами. *Glaucidium passerinum* L., *Perisoreus infaustus* (L.) и *Nucifraga caryocatactes* (L.) замещаются в Северной Америке близкими видами: *Glaucidium gnoma*, *Perisoreus canadensis* и *Nucifraga columbiana*, а род *Tetrastes* – родом *Bonasia*. Исключая *Glaucidium passerinum* L., все формы, обнаруживающие связи с тасжной фауной Северной Америки, являются наиболее типичными для средней и северной тайги Сибири и Восточной Европы. Тасжная авифауна сформировавшись еще до четвертичного периода в Восточной Сибири и Северной Америке (Штегман, 1932, 1938; Портенко, 1937, 1939, 1965, 1970, 1972; Udwardy, 1958; Wetmore, 1959; Флеров, 1965; Потапов, 1981, 1985; Кишинский, 1988), проникла в Восточную Европу двумя волнами: первая – до четвертичных похолоданий и трансгрессий морских вод, вторая – после ледникового периода. Распространенные в плиоцене тасжные леса на севере Восточной Европы (Непомилуева, 1994, 1997) были заселены главным образом представителями сибирского тасжного комплекса, частично сохранившимися в рефугиумах северной тайги в периоды похолоданий и морских трансгрессий на Северном Урале (Естафьев, 1977а) и в перигляциальной зоне Печорской равнины, вместе с немногочисленными видами птиц арктического комплекса и птиц южной тайги. Подобная картина, очевидно, была присуща и северной тасжной авифауне Западной Сибири, где горно-долинные ледники и морские трансгрессии распространялись по всему северу (Марков и др., 1965; Калещкая и др., 1966; Линдберг, 1972; Данилов, 1978).

5.2. Авифаунистический комплекс широколиственных лесов представлен в регионе 30 дендрофильными видами из 52 характерных для Палеарктики. Северные границы распространения большинства из них на Северо-Востоке Европы резко понижаются к югу от 64°-65° с.ш. до 58°-60° с.ш. (Андреев, Бианки, 1910; Дмоховский, 1933; Портенко, 1937; Естафьев, 1977а, 1981, 1984, 1995). В 70-80 годах появились на гнездовье *Streptopelia turtur* L., *Oriolus oriolus* (L.), *Chloris chloris* (L.), *Parus caeruleus* L., *P. cristatus* L., *Carduelis carduelis* (L.), *Acanthis cannabina* L., *Phylloscopus sibilatrix* (Bechst.) Отмечены залеты *Columba oenas* L., *Turdus merula* L. (Естафьев, 1984; Кочанов, 1992; Естафьев и др., 1998). Один вид – *Lullula arborea* (L.), отмеченный для северного Приуралья (Теплова, 1957), перестал здесь встречаться с 60-х годов. Наибольшее разнообразие в регионе европейские виды имеют в южной тайге и в южной полосе средней тайги, на север включительно до бассейна р. Вычегды (60°-62° с.ш.). Далее на север число и численность европейских видов заметно понижается (Естафьев, 1977а, 1981, 1991). Ряд видов проникает в зону тундры: *Gallinago media* L., *Anthus pratensis* (L.), *Phylloscopus trochilus* (L.), *Acrocephalus schoenobaenus* (L.) и др., но за исключением *Anthus pratensis* (L.), повсеместно редки. Прослежена определенная связь европейских видов *Pica pica* (L.) и *Chloris chloris* (L.) с китайской фауной, поскольку они имеют соответственно близкие подвиды и вид с дизъюнктивными ареалами. Еще 6 гнездящихся видов – *Gallinula chloropus* L., *Picus canus* Gm., *Garrulus glandarius* (L.), *Coccothraustes coccothraustes* (L.), *Parus major* L., *Troglodytes troglodytes* (L.) и два залетных – *Upupa epops* L. и *Alcedo atthis* L. имеют сплошные ареалы от Европы до Китая. Ряд видов европейско-китайского распространения связаны экологически с южной полосой хвойных лесов: *Parus ater* L., *Regulus regulus* (L.), *Certhia familiaris* L.. Родственные связи со средиземноморской авифауной имеют формы родов *Sylvia*, *Hippolais* (Штегман, 1938; Долгушин, 1958). Большой интерес представляют палеонтологические находки птиц, позволяющие предполагать о возможности их переживания в периоды похолоданий и трансгрессий в северном Приуралье (Потапова, 1990). Современные находки на гнездовье этих видов на этой же широте, а также *Ixobrychus minutus* L., *Botaurus stellaris* L., *Fulica atra* L. и *Limosa limosa* L. на озерной системе Дон-ты в среднем бас-



сейне Вычегды подтверждают более раннее здесь их появление (Естафьев, 1995; Естафьев и др., 1998).

5.3. Авифаунистический арктический комплекс представлен в регионе 21 видом, гнездящихся севернее лесной границы и 24 видами, проникающими в предтундровые редколесья и северную полосу северной тайги. Все они являются эндемиками Арктической области (Штегман, 1938). 31 вид распространен циркумполярно. Фауна птиц тундры и полярных пустынь гетерогенна и формирование разных комплексов арктических птиц шло разными путями (Тугаринов, 1929; Штегман, 1938; Данилов, 1966; Кишинский, 1988; Томкович, 1997). Не располагая палеонтологическими данными, невозможно с достаточной достоверностью судить о происходящих здесь процессах и изменениях фауны. О существовании разных по происхождению комплексов птиц в Арктике в до- и четвертичное время высказывались многие зоогеографы. Глубокий анализ их формирования с использованием биогеографического метода был сделан Н.Н.Даниловым (1966) и А.А.Кишинским (1988). Следует отметить, что в этих и более ранних работах отсутствует анализ формирования фауны птиц о-вов Новой Земли, Вайгач, Колгуев и восточноевропейской тундры, очевидно на том основании, что вся авифауна этой территории вытеснялась неоднократно ледниками и морскими трансгрессиями в плейстоцене. Более 100 лет назад высказывалось мнение о существовании ряда арктических видов растений на Новой Земле со времени ледникового периода (Holm, 1885; Lunge, 1928; Kjellmann, 1933) и возможности их переживания в рефугиумах (Feilden, 1898). А.И.Толмачев (1922, 1930, 1936) полагал, что основное ядро новоземельской флоры имеет межледниковый характер. Однако, даже в термический оптимум на Новой Земле не было лесов, а на южном острове господствовал ландшафт кустарниковых тундр с бугристыми болотами (Панов, 1937). К этому времени очевидно, и следует относить вторичное образование новоземельских комплексов птиц: обедненного зоарктического и бореоатлантического. И в том и в другом присутствуют виды и подвиды, формировавшиеся в Северной Атлантике: *Calidris maritima* Brünn., *Fulmar g. glacialis* L., *Rissa tridactyla* L., *Uria aalge hyperborea* Salom., *Uria lomvia* L., *Fratercula a. arctica* L., предположительно *F. arctica naumani* Nort. и *Branta bernicla hrota* O.F.Müll. (северный о-в Новой Земли, а вторая и на п-ове Канин, по: Л.С.Степанян, 1975; The EBCC Atlas..., 1977), *Branta leucopsis* Bechst., *Somateria m. mo-*

*lissima* L., *Cephus grylle mandtii* Mandt. В периоды похолоданий и морских трансгрессий ряд морских видов птиц мог пережить суровые условия на западном побережье Новой Земли, ряд гундровых видов был оттеснен в перигляциальную полосу (на юг до 60°-62° с.ш.). Палеонтологические находки *Somateria spectabilis* L., *Anser albifrons* Scop., *Clangula hyemalis* L., *Buteo ex gr. lagopus* (Pontopp.) – *buteo* (L.), *Lagopus lagopus* L., *Pluvialis squatarola* L., *Stercorarius parasiticus* L., *Nyctea scandiaca* L. в северном Приуралье (верховье р.Печоры) в отложениях плоского интерстадиала позднего Валдая косвенно подтверждают это предположение. На крупном приледниковом озерном бассейне, существовавшем в вюрмскую эпоху в этих широтах (Зверева, 1969; Лавров, 1970), мог существовать ряд арктических водных и околоводных птиц. В бассейне Вычегды и верхней Печоры регистрируется летнее нахождение *Larus hyperboreus* Gunn., *Sterna paradisaea* Pontopp., *Calidris alpina* L., *Phalaropus lobatus* L., *Clangula hyemalis* L., *Aythya marila* L. (Теплова, 1955, 1957; Естафьев, 1969, 1995; Естафьев и др., 1998). Возможно, эта историческая обстановка послужила образованию более древнего южного направления пролета околоводных птиц с верхней и средней Печоры. Вычегды и р. Камы к местам зимовок. Возможно, также что ранее здесь проходил пролетный путь некоторых водоплавающих птиц, гнездящихся в сибирских тундрах, что подтверждается регистрацией в период пролета *Rufibrenta ruficollis* Pall. и *Chen hyperboreus* Pall. в верховьях р.Печоры (Теплов, 1948; Теплова, 1957; Естафьев, 1969; Бешкарев, 1989). Из северных районов бассейнов Печоры, Мезени пролет водоплавающих и околоводных птиц к местам зимовок проходит в западном и юго-западном направлениях, в основном, вдоль морского побережья (Венгеров, 1965; Исаков, 1965; Минеев, 1987, 1992; Естафьев, 1991). Существование тундровой фауны к югу от ледников в Европе и Западной Сибири подтверждается находками реликтового очага гнездования тундровых видов, включая *Calidris alpina* L., на бугристых болотах верховье р.Пур в Приобье, где в период максимального оледенения была развита типичная тундра (Данилов, Полякова, 1989; Виноградов и др., 1991; по: П.С.Томкович, 1997). Основное ядро тундровой фауны региона (геми- и гипоаркты), представленной вселенцами из Восточной Сибири еще до четвертичных похолоданий, также были вытеснены из северных широт и частично могли пережить ледниковый период и морские транс-

грессии в существовавших тундростепных, болотных и редколесных ландшафтах Восточной Европы, что подтверждается палеонтологическими находками некоторых видов в верховьях Печоры (Потапова, 1990).

Изменение видового состава в позднечетвертичную эпоху происходило за счет вымирания, выселения и вселения видов. Смена лесотундровых и лесостепных растительных комплексов относительно открытых ландшафтов в лесные таежные и антропогенное воздействие привели к вымиранию типичных представителей «мамонтовой» фауны (Кузьмина, 1971). Ареалы степных видов сокращались. В голоцене (особенно в позднеатлантическое время) состав фауны продолжал формироваться за счет видов, вселяющихся с соседних территорий (в том числе и горных систем Северного Урала), появились виды сибирской таежной фауны и в меньшем числе – европейской. Можно предполагать, что в позднеатлантическое время в период климатического оптимума, когда в верховьях р.Печоры росли дуб и вяз, а темнохвойная тайга достигала Баренцева моря (Нейштадт, 1957) в орнитофауне бассейнов Печоры, Мезени птицы широколиственных лесов были представлены более богато. Со времени вюрмского (Валдайского) похолодания и до наших дней фауна птиц тайги и тундры постепенно обогащалась видами, расселявшимися сюда из Восточной и Западной Сибири, а также с каждой волной длительных потеплений, более теплолюбивыми видами с юго-запада. Анализ современного распространения птиц на подвидовом уровне показал, что в зоне тайги между Тиманским краем и северной частью Урала находится ряд переходных форм между европейскими и сибирскими подвидами: *Falco rusticolis* (*rusticolis* L. – *intermedius* Glog.), *Tetrastes bonasia* (*bonasia* L. – *sibiricus* But.), *Grus grus* (*grus* L. – *lilfordi* Sharp.), *Numenius arquata* (*arquata* L. – *orientalis* C.L.Brehm), *Larus argentatus* (*argentatus* Pontopp. – *heuglini* Bree), *Bubo bubo* (*bubo* L. – *ruthenus* Zhitk. et But. – *sibiricus* Glog.), *Strix aluco* (*aluco* L. – *siberiae* Dem.), *Glaucidium passerinum* (*passerinum* L. – *orientale* Tacz.), *Dendrocopos minor* (*minor* L. – *kamtschatskensis* L.), *Dendrocopos leucotos* (*leucotos* Bechst. – *uralensis* Malh.), *Picoides tridactylus* (*tridactylus* L. – *crissoleucus* Reich.), *Alauda arvensis* (*arvensis* L. – *dulcivox* Hum.), *Motacilla alba* (*alba* L. – *dukhnunensis* Syk.), *Sturnus vulgaris* (*vulgaris* L. – *poltaratskyi* Finsch), *Perisoreus infaustus* (*infaustus* (L.) – *rogosowi* Sushk. et Stegm.), *Nucifraga caryocatactes* (*caryocatactes* (L.) – *macrorhyn-*

*chus C.L.Brehm*), *Garrulus glandarius* (*glandarius* L. – *brandtii* Eversm.), *Phylloscopus collybita* (*abietinus* (Nils.) – *fulvescens* Sev.), *Ficedula parva* (*parva* (Bechst.) – *albicilla* (Bechst.)), *Erithacus rubecula* (*rubecula* (L.) – *tataricus* Grote), *Parus cinctus* (*lapponicus* Bodd. – *cinctus* Bodd.), *Sitta europaea* (*europaea* L. – *asiatica* L.), *Certhia familiaris* (*familiaris* L. – *daurica* Doman.), *Emberiza schoeniclus* (*schoeniclus* (L.) – *passerina* Pall.).

На встречной характер заселения Печорского бассейна указывают также и другие данные. Типичные таежные птицы (сибирского типа фауны, по Б.К. Штегману, 1938) представлены в регионе относительно большим числом видов, т.е. сибирское влияние явно выше, чем европейское. С другой стороны, типично европейские виды, свойственные широколиственным лесам, представлены европейскими формами и в большинстве не заходят в подзону северной тайги. В широтном направлении выделились подвиды: таежный *Lagopus lagopus rossicus* Ser. и тундровый *L. l.lagopus* L. (Естафьев, 1977б; Потапов, 1985), что указывает на их относительно продолжительную ландшафтную изоляцию. Орнитофауна северных областей Печорской низменности, арктического побережья и островов начала формироваться после регрессии морского бассейна и окончания последнего верхнеплейстоценового похолодания. Большая древность авифауны горно-лесного и тундрового поясов Северного Урала, вполне понятна если учесть, что в эпохи крупных трансгрессий, имевших место в Печорской и Западносибирской низменностях, горно-уральские леса и тундры являлись убежищем для целого ряда видов птиц и других животных (Портенко, 1937; Гуслицер, Канивец, 1965; Данилов, 1966; Кузьмина, 1967, 1971; Естафьев, 1977а; Потапова, 1990; Татаринцов, 1997). На это указывает и ряд других фактов: наличие на Северном Урале эндемического подвида *Prunella a.atrogularis* (Brandt); образование северного подвида *Tetrao urogallus obsoletus* Sneg. (Johansen, 1957; Потапов, 1971); географически локализованная популяция длинноклювой формы *Nucifraga caryocatactes macrorhynchus* (L.) и слабо выделившийся подвид *Cinclus cinclus uralensis* Ser.; переживание *Lagopus mutus* Mont., *Eudromias morinellus* L. и, возможно, *Eremophila alpestris* (L.), *Calcarius lapponicus* (L.), *Anthus pratensis* (L.) и др. видов, многочисленных в тундрах Урала (Портенко, 1937; Данилов, 1966; Естафьев, 1977б).

## Глава 6. Влияние антропогенных факторов на фауну и население птиц

Изменение границ ареалов и численности птиц в историческую эпоху тесно связаны с хозяйственным освоением территории. Основными факторами преобразования современной орнитофауны служат высокие темпы промышленного и сельскохозяйственного освоения природных ресурсов и спортивно-промысловая охота (Романов, 1956; Воронин, Естафьев, 1969; Естафьев, 1977а, 1981, 1982, 1984, 1997; Естафьев и др., 1998). Г.Сибом (Seebohm, 1880) достаточно образно выразил существующий в то время на европейском Северо-Востоке естественный географо-генетический состав фауны и населения птиц определением «Siberia in Europa». Однако уже в 40-ых годах нашего столетия вырубка темнохвойных лесов, создание и рост населенных пунктов, распашка земель вносили свои коррективы в население диких животных, вызывая расселение синантропных видов – *Columba livia* Gm., *Corvus monedula* L., *C. frugilegus* L., *C. cornix* L., *Passer domesticus* (L.), *P. montanus* (L.), *Delichon urbica* (L.), *Sturnus vulgaris* L. и др. В 60-е годы с развитием промышленных центров с высокой концентрацией населения процессы преобразования фауны обозначились очень резко. На значительных освоенных площадях существенно менялся фауно-генетический состав населения птиц, увеличивалось число видов птиц широколиственных лесов и широкораспространенных видов. Вблизи крупных населенных пунктов происходило обеднение видового состава с увеличением плотности населения сопутствующих человеку видов (Естафьев, 1984; Кочанов, 1992). Происходит существенная перестройка населения птиц в местах промышленных рубок леса (Естафьев, 1981, 1997). Так, на осушаемых вырубках площадью 21 га возрастом 1 год, на месте сфагнового сосняка, в северной тайге гнездились лишь 9 видов с плотностью населения около 250 особей на 1 км<sup>2</sup>: *Anas platyrhynchos* L., *Vanellus vanellus* L., *Gallinago gallinago* L., *Motacilla alba* L., *Fringilla montifringilla* L., *Saxicola torquata* (L.), *Phylloscopus trochilus* (L.), *Turdus pilaris* L., *Sturnus vulgaris* L., еще 12 видов использовали вырубку как кормовой биотоп. На начальных стадиях сукцессии количество и относительная плотность населения птиц сокращаются. На вырубке, на месте зеленомошного сосняка, зарастающего елью высотой 1-1.5 м, на площа-

ди 32 га гнездились 6 видов с плотностью около 70 особей на 1 км<sup>2</sup>: *Perisoreus infaustus* (L.), *Anthus trivialis* (L.), *Saxicola torquata* (L.), *Luscinia svecica* (L.), *Turdus iliacus* L., *Spinus spinus* (L.). Здесь отсутствовали виды, связанные с водоемами и заболоченными лесами. На вырубке, на месте зеленомошного ельника, зарастающей елью и березой высотой до 1.5 м на 25 га гнездились всего 2 вида с плотностью около 100 особей на 1 км<sup>2</sup>: *Luscinia svecica* (L.) и *Carpodacus erythrinus* (Pall.). Исследования возобновляемых темнохвойных лесов в северной, сосновых – в средней подзонах тайги показали, что разнообразие птиц в сукцессионных стадиях средней тайги заметно выше, чем в северной. В восстанавливающихся еловых лесах северной тайги основные количественные показатели сообществ птиц увеличиваются в ряду от вырубок к смешанным вторичным лесам (Ануфриев, 1987). Однако свежие осушаемые вырубки, используемые как кормовые биотопы в период пролета и гнездования птиц, по относительной плотности населения выше, чем зарастающие (Естафьев, 1997).

Одним из наиболее существенных результатов хозяйственной деятельности человека для фауны региона явилось создание своеобразных экологических «каналов» (Бутьев, 1969) в сплошных естественных массивах темнохвойной тайги (поля, пашни, луга, вырубки, вторичные леса, крупные промышленные центры с парковыми насаждениями, техногенные ландшафты, прокладка линий ЛЭП, нефтегазотрубопроводов, пересекающих разные зоны растительности и др.), давших возможность довольно внушительному ряду птиц за последние 50-60 лет продвинуться к северу, расширяя свой ареал (Естафьев, 1981, 1984; Кочанов, 1992; The EBCC Atlas..., 1997; Естафьев и др., 1998): *Coturnix coturnix* L., *Crex crex* L., *Porzana porzana* L., *Fulica atra* L., *Vanellus vanellus* L., *Numenius arquata* L., *N. phaeopus* L., *Scolopax rusticola* L., *Limosa limosa* L., *Larus minutus* Pall., *Columba palumbus* L., *C. livia* Gm., *C. oenas* L., *Streptopelia turtur* L., *Dendrocopos leucotos* Bechst., *Picus canus* Gm., *Muscicapa striata* (Pall.), *Oriolus oriolus* (L.), *Corvus frugilegus* L., *Sylvia communis* Lath., *S. atricapilla* (L.), *S. borin* (Bodd.), *S. curruca* (L.), *Acrocephalus dumetorum* Blyth., *Locustella fluviatilis* (Wolf), *Hippolais icterina* (Vieill.), *Carduelis carduelis* (L.), *Fringilla coelebs* L., *Coccothraustes coccothraustes* (L.), *Chloris chloris* (L.) и др. Эти виды в начале столетия были редкими или отсутствовали в списках фауны региона (Андреев, Бианки, 1910; Дмоховский, 1933; Портенко, 1937). В

то же время наблюдается тенденция сокращения численности ряда видов птиц сибирского происхождения. Сокращают также свою численность и ареал крупные хищные птицы: *Aquila clanga* Pall., *A. chrysaetos* L., *Haliaeetus albicilla* L., совы: *Bubo bubo* L., *Strix nebulosa* Forst., *Strix uralensis* Pall.; а также *Grus grus* L. и *Cygnus cygnus* L. Исчезла из фауны птиц *Perdix perdix* L. (Красная книга Республики Коми, 1998). А.Н.Романов (1956), специально изучавший влияние выборочных промышленных лесных вырубок на состояние боровой дичи, считает их благоприятным фактором воздействия на численность птиц. Вырубки, по его мнению, создают большое разнообразие лесных насаждений, увеличивают площади опушек, кустарников и ягодников, чем значительно улучшают условия существования тетеревиных птиц. Однако наши данные показывают, что концентрированные лесозаготовки, практикуемые на европейском Севере, приносят урон их воспроизводству. На значительных территориях свежих вырубок уничтожаются токовища, сокращаются площади, пригодные для гнездования и кормежки. Косвенно на уменьшение общих запасов боровой дичи указывает значительное сокращение заготовок тетеревиных птиц на территории Республики Коми. Так, в начале столетия по данным охотустроительных экспедиций в Печорском крае за год заготавливали: глухарь – 80-100 тыс., тетерев 40-50 тыс., рябчик – до 1 млн., белая куропатка до 4 млн. В середине 60-х годов объем заготовок упал: белая куропатка – до 200 тыс.; тетерев, глухарь и рябчик – суммарно до 30-60 тыс. (Воронин, Естафьев, 1969). В 1986-1990-е годы тетеревиные птицы, за исключением белой куропатки, составляли ничтожную долю в заготовках охотничье-промысловых видов животных (Естафьев, 1997). К существенным изменениям состава фауны и структуры населения птиц на территории Республики Коми за 60-летний период привели в основном концентрированные рубки леса на больших площадях, создание крупных промышленных узлов по переработке древесины и сопутствующей инфраструктуры.

Основными факторами, воздействующими на фауну и население птиц зоны тундры являются разработка нефтегазовых и угольных месторождений, создание соответствующих инфраструктур (Естафьев и др., 1997), развитие домашнего оленеводства (Естафьев, Минеев, 1981), а также использование промысловой фауны (Успенский, 1969; Естафьев, 1997). По характеру и уровню техногенного воздействия выделяются два проблемных в эко-

логическом отношении района: Печорский угольный бассейн – г. Воркута и г. Инта и нефтегазозаготовки – Усинский район, где неуклонно расширяются площади нарушенных и загрязненных территорий. В процессе освоения нефтегазовых месторождений и развития транспортных систем около 1/3 территории Большеземельской тундры оказалось в сфере хозяйственной деятельности (Естафьев и др., 1997). На первоначальных этапах изъятия земель теряется почти 90% состава авифауны. Недавно застроенные территории за редкими исключениями привлекают синантропные виды птиц. В крупных городах Воркута и Инта отмечено по 44 вида, а в их пригородах, соответственно по 78 и 66 видов (Кочанов, 1992). Основу составляют птицы отрядов *Passeriformes* (27-30 видов), *Charadriiformes* (10-15). При общей плотности населения в Инте – 981, в Воркуте 628 особей на 1 км<sup>2</sup>, доминируют также синантропные виды. В бассейне р. Шапкиной и озер Комато, где антропогенные изменения выражены слабо плотность населения птиц составляла 336-350, а в окрестностях нефтегазового поселка Харьягинск – 222 особи на 1 км<sup>2</sup>, почти на 1/3 меньше, чем в естественных тундрах (Минеев, 1994).

Существенное влияние на экосистемы тундры оказывает выпас и переходы стад домашних оленей (Естафьев, Минеев, 1981). В конце позднеледниковой эпохи на севере Европы сложилась своеобразная кочевая форма первобытного хозяйства, связанного с одомашниванием оленей (Бороздин и др., 1979). В XVII-XVIII вв. шло формирование крупнотабунного содержания и выпаса оленей (Сыроечковский, 1975). Территория, охваченная оленеводством, занимает около 3 млн. км<sup>2</sup>, что составляет около 30% площади Крайнего Севера и приравненных к нему районов (Андреев, 1975). В результате интенсивного развития домашнего оленеводства в тундрах Европейского Севера сохранилось всего несколько районов обитания дикого северного оленя: Кольский п-ов, Новая Земля, Тиманский Кряж и северная часть Урала (Успенский, Шапочников, 1957; Полежаев, 1977). Дикие северные олени, из-за невысокой численности и в результате свободного перемещения стад, сменой пастбищ, не оказывают столь явно выраженного воздействия на растительность и животный мир, как интенсивный выпас домашних оленей (Александрова, 1956). Домашних оленей выпасают стадами до 3 тыс. голов (Дедов, 1937; Александрова, 1956; Полежаев, 1979; Савельев, 1979). Зимой за сутки стадо проходит 2-2.5 км, осваивая площадь 40-100 га; летом,



соответственно, 15-20 км и 200-350 га (Полежаев, 1979). В местах интенсивного выпаса происходит смена растительных формаций: лишайниковые – заменяются злаками, кустарничками, разнотравьем (Дедов, 1937), что естественно воздействует на состав, население и распределение птиц по биотопам. В весенний период на фауну воздействует в основном пресс охоты оленеводов; в летний – выпас оленей. Он оказывает как прямое (вытаптывание, поедание, сбор яиц и др.), так и опосредованное влияние – фактор беспокойства. Кружение стада в жаркие дни на вершинах холмов приводит к вытаптыванию лишайников на 90-100%, кустарничков на 60-95% (Полежаев, 1979) и полному уничтожению кладок (Естафьев, 1991). В местах ежегодного выпаса стад наблюдается биотопическое перераспределение населения птиц, которые занимают наименее посещаемые оленями местообитания: сфагновые болота, прибрежные участки и относительно густые ивняки и ерники (Естафьев, Минсв, 1981).

## Глава 7. Стратегия охраны фауны птиц

Возрастающее воздействие антропогенных и техногенных факторов на природные ландшафты Европейского Севера, приводят к существенной трансформации фауны и населения птиц. Остановить этот процесс практически не представляется возможным. Неизбежно возникают проблемы сохранения и восстановления разнообразия животного мира. Основными слагающими стратегии охраны фауны являются: 1. организация сети охраняемых территорий; 2. выработка и принятие законодательно-правовых норм на федеральном и региональном уровнях; 3. организация экологического образования. Первая – базируется на сохранении фауно-генетических эталонов в зональном и поясном (в горных ландшафтах) аспектах, в сохранении территорий массового размножения, основных миграционных путей, мест размножения редких видов. Вторая – в выработке норм, регламентирующих изъятие ресурсных видов, охраны и мониторинга заповедных территорий, а также издание региональной Красной Книги. Третья – в организации системы просвещения населения (Естафьев, 1981, 1986а, б; Естафьев и др., 1982, 1983, 1990, 1993, 1994, 1995, 1998).

Следует подчеркнуть, что на европейском Северо-Востоке, в связи с относительно недавней историей интенсивного промышленного освоения территории, совершенно оправданно преобладает комплексный подход к сохранению природных биологических ресурсов. Созданная система особо охраняемых природных территорий в Республике Коми и в Ненецком автономном округе Архангельской области частично или полностью изымает их из традиционного хозяйственного использования и закрепляет законодательную форму, решая по сути первые две составляющие стратегии охраны животного и растительного мира (Каталог ОПТ РК, 1993, 1995; Система ООПТ РК, 1996; Карта ОПТ НАО АО, 1995; Карта ОПТ РК, 1996).

В Республике Коми (на 1994 г.) существуют Печоро-Ильчский биосферный заповедник (721 322 га) с охранной зоной (497 500 га), Природный национальный парк (1 891 701 га), 37 комплексных (ландшафтных) заказников (1 289 259 га). Заповедник и Природный парк расположены в предгорье и горах северной части Урала и направлены на сохранение уникальных ландшафтов, включая животный и растительный мир, на границе Европы и Азии (Естафьев, 1977в). Заказники созданы в разных зонах (подзонах) растительности для сохранения своеобразных комплексов растительности и животных. На месте большинства ранее существовавших охотничьих заказников, где сохранились условия для воспроизводства промысловых животных, в настоящее время образованы ландшафтные заказники. Большое средостабилизирующее значение на европейском Северо-Востоке имеют болота. Наряду с охраной торфяного фонда, болота подлежат охране как водно-болотные угодья для сохранения комплекса водно-болотных птиц, а также ряда видов, включенных в Красные книги Российской Федерации и Республики Коми (1998). Всего в Республике Коми охраняется 114 болот, из них 16 – имеют научную ценность, как типичные, остальные – болота-ягодники. Площадь охраняемых болот – около 500 тыс. га (Система ООПТ РК, 1996).

На основе наших предложений (Естафьев, 1981) создан ряд комплексных и специализированный орнитологический заказник в северном Приуралье «Большесынинский» (20 тыс. га) — для охраны хищных птиц, включенных в Красные книги Российской Федерации и Республики Коми (Алексеева, Естафьев и др., 1993). На 1 июля 1994 г. общая площадь особо охраняемых природных

территорий в Республике Коми составила 14.57% (Кадастр ОПТ РК, 1993). Особого внимания заслуживает выделение и сохранение авифауны первичных лесов, оставшихся в подзонах средней и южной тайги и наиболее перспективных территорий в подзоне типичных восточноевропейских тундр.

### Заключение

1. Европейский Северо-Восток является своеобразной моделью природного полигона, где на протяжении XX века происходит существенная трансформация естественных ландшафтов. Исследование закономерностей распространения и распределения авифауны позволяют выявить глубину и тенденции происходящих изменений для выработки стратегии сохранения и восстановления биоразнообразия. Это особенно важно при разработке ТЭО крупных народнохозяйственных объектов в условиях Севера.

2. Работа является, по существу, первым обобщением оригинальных и ранее опубликованных сведений по фауне и населению птиц равнин и горных систем европейского Северо-Востока. В 1965-1998 гг. стационарно и на маршрутах были обследованы слабо- и совсем не исследованные в орнитологическом отношении территории. Особое внимание уделялось естественным и малотрансформированным ландшафтам, что имеет принципиальное значение для выявления закономерностей формирования фаун в условиях все возрастающего антропогенного воздействия.

3. Анализ собственных и всех доступных материалов показал, что европейский Северо-Восток населяют 279 видов птиц 18 отрядов. Из них 238 (85.3%) имеют статус гнездящихся, 22 (7.9%) — залетных, 16 (5.7%) — с не выясненным характером пребывания, 3 (1.1%) — пролетных. Регулярно зимуют 46 видов птиц. Количество залетных, пролетных и зимующих видов уменьшается от зоны тайги до полярных пустынь.

4. В анализе зональности видового состава и распределения птиц в регионе дискуссионными оставались положения о выделении полярно-пустынной авифауны, о взаимоотношениях элементов фауны арктической и узкой северной полосы типичных тундр, о самостоятельности авифаун лесотундры и средней тайги.

5. Общих для средней и северной тайги насчитывается 143 вида 92-х родов 13-ти отрядов, что указывает на сходство формирования

авифаун этих подзон. Большое количество видов птиц южной тайги и широколиственных лесов расширяют свои ареалы под влиянием вырубки темнохвойных лесов, проникая в среднюю и северную тайгу Северо-Востока Европы. Для ряда видов характерны пульсирующие границы на северном пределе распространения, их продвижение на север сдерживается, в основном, климатическими факторами.

6. Авифауна узкой северной полосы крайне-северной подзоны тайги, собственно лесотундры и южной полосы крупно-ерниковых тундр имеют большое сходство состава, населения и истории формирования. Нами она выделяется как самостоятельная в границах зоны предтундровых редколесий, что не противоречит геоботаническому районированию севера Европы.

7. Авифауна лесной зоны Северо-Востока Европы не однородна в широтном и долготном направлениях. Ядро таежной фауны формировалось в пределах средней и северной тайги, в процессе трансформации ландшафтов и в условиях пульсирующего потока вселенцев с южной тайги и широколиственных лесов, особенно на протяжении последних 100 лет.

8. Анализ состава и плотности населения птиц показал существенные отличия на подзональном уровне авифаун кустарниковой, типичной, арктической тундр и зоны полярных пустынь. В своем формировании они имеют много общих черт, связанных с историей развития ландшафтов.

9. Соотношение арктического и бореального комплекса птиц выделяют авифауну кустарниковых тундр как переходную (бореально-типоарктическую) на подзональном уровне. Именно в кустарниковых тундрах происходит качественная смена фаун и соотношение их фауно-генетических комплексов. По существу авифауна узкой северной полосы Югорского п-ова и северной части хребта Пай-Хой не отличима от фауны птиц арктической тундры и отнесена нами к этой подзоне. Авифауна полярных пустынь северного и, покрытой ледником, части южного о-вов Новой Земли представлена обедненным вариантом фауны арктических тундр.

Проведенный нами корреляционный анализ качественного зонального (подзонального) распределения авифауны европейского Северо-Востока подтверждает наши выводы.

10. Для европейского Северо-Востока характерно смешение разных по происхождению гнездящихся видов птиц, представляющих шесть фаунистических комплексов. Принципиально важно, что фау-

на региона сформировалась из видов, прошедших относительно длительный этап эволюции в Сибири, Европе и Арктике, и имеет «встречный» характер формирования на севере Восточной Европы.

11. На основе анализа современного состава фауны, плейстоцен-голоценовых костных остатков птиц из пещер северного Приуралья и споро-пыльцевого состава доказано, что формирование северо-таежной фауны птиц шло, как минимум, с конца плиоцена. Распространенные в плиоцене таежные леса на севере Восточной Европы были заселены, главным образом, представителями сибирского таежного комплекса, частично сохранившихся в рефугиумах северной тайги в период четвертичных похолоданий и морских трансгрессий на Северном Урале и в перигляциальной зоне Печорской равнины вместе с немногочисленными видами птиц арктического комплекса и птиц южной тайги.

12. Со времени Вюрмского (Валдайского) похолодания, окончания периода морских трансгрессий и до наших дней фауна птиц тайги и тундры постепенно обогащалась видами, расселяющимися сюда из Восточной и Западной Сибири, а также с каждой волной длительных потеплений более теплолюбивыми видами – с юго-запада. Анализ современного распространения птиц на подвидовом уровне показал, что в зоне тайги между Тиманским кряжем и северной части Урала находится ряд (более 20) переходных форм между европейскими и сибирскими подвидами, что также указывает на встречный характер заселения территории.

13. Изменение границ ареалов и численности птиц в историческую эпоху тесно связаны с хозяйственным освоением территории. Одним из существенных результатов явилось создание своеобразных экологических «каналов» в сплошных массивах темнохвойной тайги, давших возможность большому числу видов южной тайги и широколиственных лесов за последние 50-60 лет продвинуться к северу и северо-востоку, расширяя свой ареал.

14. В связи с относительно недавней историей интенсивного промышленного освоения территории, совершенно оправданно принят комплексный подход к сохранению природных биологических ресурсов европейского Северо-Востока. Созданная научно-обоснованная система особо охраняемых территорий в Республике Коми и Ненецком АО Архангельской области частично или полностью на законодательной основе изымает их из традиционного хозяйственного использования и решает по сути три основных составляющих стратегии охраны животного и растительного мира:

- сохранение фауно-генетических эталонов в зональном и поясном (в горных ландшафтах) аспектах, территорий массового размножения, основных миграционных путей, мест размножения редких видов;
- выработка норм, регламентирующих изъятие из природы ресурсных видов, мониторинга заповедных территорий;
- организация системы просвещения и экологического образования. Издание Красной книги Республики Коми и Архангельской области.

#### Список опубликованных работ по теме диссертации:

1. Естафьев А.А. Орнитогеографическая характеристика бассейна верхней Печоры // Тр. Коми филиала АН СССР, № 21. Сыктывкар, 1969. - С. 101-108.
2. Воронин Р.Н., Естафьев А.А. Товарный выход боровой дичи с единицы площади в Коми АССР // Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. - Киров, 1969. - С. 253-255.
3. Естафьев А.А. Численная характеристика распределения орнитофауны по горным и предгорным ландшафтам западного склона Приполярного Урала // Мат. науч. конф. Ин-та биологии Коми филиала АН СССР. - Сыктывкар, 1971. - С. 74-75.
4. Естафьев А.А. Новые данные о прохождении границы между Мезенским и Северо-Уральским орнитогеографическими округами // Тез. V Коми респ. научн. конф. - Сыктывкар, 1972. - С. 255.
5. Естафьев А.А., Полежаев Н.М., Беляев С.С. Ежегодные осенние кочевки глухарей на Приполярный Урал из граничащих районов Печорской низменности // Охрана живой природы в Коми АССР. - Сыктывкар, 1973. - С. 19-22.
6. Естафьев А.А. Географическая изменчивость северо-европейской, уральской и кавказской популяций обыкновенной оляпки // Биологические исследования на Северо-Востоке Европейской части СССР. - Сыктывкар, 1974. - С. 195-200.
7. Естафьев А.А. Весенний пролет водоплавающих птиц в таежной зоне бассейна Печоры // Матер. Всес. конф. по миграциям птиц. - Москва, 1975. - С. 202-204.

8. Естафьев А.А. Прилет и размножение птиц на западном склоне Приполярного Урала // Сезонное развитие природы. - Москва, 1976. - С. 48-50.

9. Естафьев А.А. Адаптивные черты размножения птиц в условиях западного склона Приполярного Урала // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VII симпозиума. - Петрозаводск, 1976. - С. 119-121.

10. Естафьев А.А. Гнездование обыкновенной пищухи на северных отрогах хребта Сабли // Орнитология. - М.: Изд-во МГУ, 1976. - Вып. 12. - С. 227-228.

11. Естафьев А.А. Гнездование чибисов в бассейне р.Печоры // Орнитология. - М.: Изд-во МГУ, 1977. - Вып. 13. - С. 13-14.

12. Естафьев А.А. Колониальное гнездование средних крошкешнепов в бассейне р.Печоры // Орнитология. - М.: Изд-во МГУ, 1977. - Вып. 13. - С. 189.

13. Естафьев А.А. Орнитогеографическая характеристика и районирование таежной зоны Европейского Северо-Востока СССР: Тез. докл. VII Всесоюз. орнитологической конф. - Ч. 1. - Киев, 1977. - С. 59-60.

14. Естафьев А.А. Птицы // Природный парк Коми АССР. - Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1977. - С. 72-75.

15. Естафьев А.А. Птицы западного склона Приполярного Урала // Животный мир западного склона Приполярного Урала. - Сыктывкар, 1977. - С. 44-101. - (Тр. Коми филиала АН СССР, № 34).

16. Естафьев А.А. Размещение и численность водоплавающих птиц в таежной зоне бассейна р.Печоры // Ресурсы водоплавающих птиц, их воспроизводство и использование: Тез. докл. - М.: Наука, 1977. - С. 15-18.

17. Естафьев А.А., Нейфельд Н.Д. Адаптивная особенность гнездования беркута в таежной зоне Европейского Северо-Востока СССР // Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте: Тез. докл. - Фрунзе, 1977. - С. 25-27.

18. Естафьев А.А., Минеев Ю.Н., Воронин Р.Н. Материалы по распространению и экологии большого пестрого дятла в гундре Европейского Северо-Востока СССР: Тез. докл. VII Всесоюз. орнитологической конф., ч. 1. - Киев, 1977. - С. 240-241.

19. Турьева В.В., Воронин Р.Н., Естафьев А.А., Новожилова Э.Н., Полежаев Н.М., Юшков В.Ф. Распределение и численность жи-

вотных Тиманской тайги // Экологические исследования природных ресурсов севера нечерноземной зоны. - Сыктывкар, 1977. - С. 85-97.

20. Естафьев А.А. Гнездование сибирской завирушки на Европейском Северо-Востоке СССР // Миграции и экология птиц Сибири. - Якутск, 1979. - С. 142-143.

21. Естафьев А.А. Анализ фауны птиц тайги Европейского Северо-Востока СССР // Тез. докл. VII Всесоюз. зоогеографич. конф. - М.: Наука, 1980. - С. 156-157.

22. Естафьев А.А. Сведения о распространении, численности и размножении редких хищных птиц в таежной зоне Европейского Северо-Востока СССР // Сезонная ритмика редких и исчезающих видов растений и животных. - М., 1980. - С.129-130.

23. Естафьев А.А. Распространение и численность озерной чайки на Европейском Северо-Востоке СССР // Распространение и численность озерной чайки: Сб. статей. - М.: Наука, 1981. - С. 3-5.

24. Естафьев А.А. Современное состояние, распределение и охрана авифауны таежной зоны бассейна р.Печоры. - Сыктывкар, 1981. - 54 с. - (Сер. препринтов «Науч. докл.» / АН СССР. Коми фил.; Вып. 68).

25. Естафьев А.А., Минеев Ю.Н. Распределение и численность птиц на местах выпаса оленей в Большеземельской тундре // Влияние антропогенных факторов на природу тундр: Сб. науч. тр. - М., 1981. - С. 55-65.

26. Естафьев А.А. Распространение серого журавля на северо-востоке Европейской части СССР // Журавли в СССР. - Л., 1982. - С. 41-44.

27. Естафьев А.А. Сроки прилета, размножения и отлета гнездящихся птиц таежной зоны бассейна реки Печоры // Фауна Урала и прилежащих территорий: Межвуз. сб. науч. тр. - Свердловск, 1982. - Вып. 10. - С. 25-34.

28. Естафьев А.А. Экология размножения куликов Большеземельской тундры // Фауна и экология птиц и млекопитающих Европейского Северо-Востока СССР. - Сыктывкар, 1982. - С. 21-28. - (Тр. / АН СССР. Коми фил.; № 51).

29. Изменчивость размера кладки белой куропатки в тундрах северо-востока европейской части СССР / Р.Н.Воронин, Ю.Н.Минеев, А.А.Естафьев, А.А.Ермаков // XVIII Междунар. орнитол. конгресс. - М., 1982. - С. 248.



30. Ожидаемые изменения биологических ресурсов при переброске части стока р.Печоры на юг / Р.Н.Алексеева, К.С.Бобкова, Г.М.Вторин, А.А.Естафьев, И.В.Забоева, Н.С.Котелина, В.Г.Мартынов, Н.И.Непомилуева, Э.Н.Новожилова, А.И.Патов, С.Н.Сенькина. В.В.Турьева. - Сыктывкар, 1982. - 62 с. - (Сер. препринтов «Науч. докл.» / АН СССР. Коми фил.; Вып. 82).

31. Редкие и нуждающиеся в охране животные и растения Коми АССР / В.В.Турьева, Р.Н.Воронин, А.А.Естафьев, Ю.Н.Минеев, А.К.Рубан, Г.П.Сидоров, А.Н.Лашенкова, Г.В.Железнова; Редкол.: М.П.Рошевский (отв. ред.), А.Н.Лашенкова, В.В.Турьева. - Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1982. - 152 с.

32. Естафьев А.А. Биотопическое размещение и численность куликов на Северо-Востоке Европейской части СССР // Структура населения птиц Европейского Северо-Востока СССР - Сыктывкар, 1983. - С. 30-38. - (Тр. Коми фил. АН СССР; № 62).

33. Естафьев А.А. Межвидовые отношения хищных птиц в период размножения в бассейне р.Море-Ю (Большеземельская тундра) // Поведение животных в сообществах. Т. II. - М.: Наука, 1983. - С. 166-169.

34. Естафьев А.А., Минеев Ю.Н. Орнитологическая характеристика лесного «острова» на реке Море-Ю в Большеземельской тундре // Структура населения птиц Европейского Северо-Востока СССР - Сыктывкар, 1983. - С. 39-49. - (Тр. Коми фил. АН СССР; № 62).

35. Воронин Р.Н., Естафьев А.А., Минеев Ю.Н. Материалы по биологии беркута, сапсана и кречета на Европейском Северо-Востоке СССР // Охрана хищных птиц. - М., 1983. - С. 108-114.

36. Естафьев А.А. Население птиц - индикатор этапов промышленного освоения Европейского Северо-Востока СССР // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. - Пушино, 1984. - С. 70-72.

37. Естафьев А.А. Распространение вяхиря и обыкновенной горлицы на Европейском Северо-Востоке СССР // Отражение достижений орнитологической науки в учебном процессе средних школ и вузов и народном хозяйстве: Тез. 4-го совещ. орнитологов. - Пермь, 1984. - С. 135-136.

38. Естафьев А.А., Минеев Ю.Н. Сезонное распределение белой куропатки в тундре Европейского Северо-Востока СССР // Жи-

вотные - компоненты экосистем Европейского Севера и Урала. - Сыктывкар, 1984. - С. 73-80.

39. Естафьев А.А. Основные факторы, регулирующие эффективность размножения куликов в экосистемах Крайнего Севера // Тез. докл. IX Всесоюз. орнитол. конф. и I-го съезда Всесоюз. орнитол. общ-ва, Ч. I. - Л., 1986. - С. 224-225.

40. Естафьев А.А. Проблема охраны птиц в Коми АССР // Развитие производительных сил Тимано-Печорского ТПК и задачи ускорения научно-технического прогресса. - Сыктывкар, 1986. - С. 53-56.

41. Естафьев А.А. Проблема охраны фауны птиц северной части Урала и Предуралья // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования: Информ. матер. - Свердловск, 1986. - С. 16-18.

42. Естафьев А.А. Распространение, биотопическое распределение и численность куликов на Югорском п-ове // Размещение и численность животных на Европейском Севере. - Сыктывкар, 1986. - С. 10-22. - (Тр. Коми филиала АН СССР, № 74).

43. Естафьев А.А. Сроки осенней миграции и районы концентрации куликов в тундрах Европейского Северо-Востока СССР // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. - Свердловск, 1986. - С. 72-85.

44. Естафьев А.А. Механизмы повышения эффективности размножения куликов в северных экосистемах // Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах Европейского Северо-Востока СССР. - Сыктывкар, 1987. - С. 15-27.

45. Естафьев А.А., Минеев Ю.Н. Распределение, численность и особенности размножения зимняка на Европейском Севере СССР // Экология животных Европейского Северо-Востока СССР. - Сыктывкар, 1987. - С. 22-41. - (Тр. Коми филиала АН СССР, № 86).

46. Естафьев А.А. Результаты авиаучета серого журавля в бассейне Печоры // Журавли Палеарктики (биология, морфология, распространение). - Владивосток, 1988. - С. 132-136.

47. Естафьев А.А. Биология камнешарки на Европейском Северо-Востоке СССР // Экология редких малоизученных и хозяйственно важных животных Европейского Северо-Востока СССР. - Сыктывкар, 1989. - С. 29-38.

48. Ларин В.Б., Таскаев А.И., Естафьев А.А., Бобкова К.С. и др. Целевая комплексная программа «Экология-2005» Республики Коми. Т. I-II. - Сыктывкар, 1990. - 196 с., 232 с.

49. Естафьев А.А. Кулик-сорока на Европейском Северо-Востоке СССР // 11 Всесоюз. орнитол. конф. - Минск, 1991. - С. 12-14.

50. Естафьев А.А. Фауна и экология куликов Большеземельской тундры и Югорского полуострова. - Л.: Наука, 1991. - 146 с.

51. Естафьев А.А., Ермаков А.А., Попов А.И. Животный мир // Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Коми в 1992 г. - Сыктывкар, 1993. - С.50-52.

52. Афанасьев Г.Н., Естафьев А.А., Естафьев Г.А. Направления комплексного освоения Сереговского месторождения каменной соли // Природные ресурсы и производительные силы Республики Коми. - Сыктывкар, 1993. - 18 с.

53. Кадастр охраняемых природных территорий Республики Коми. Ч. I. / Р.Н.Алексеева, Т.М.Безносова, В.П.Гладков, А.А.Естафьев, Н.С.Котелина, А.Н.Лашенкова, Н.И.Непомилуева, Г.П.Сидоров и др.; отв. редакторы: А.И.Таскаев, Н.И.Тимонин. - Сыктывкар, 1993. - 190 с.

54. Естафьев Г.А., Естафьев А.А. Проблемы развития новых отраслевых и межотраслевых комплексов на базе освоения минерального сырья как фактор стабилизации экономического развития северных регионов Европейского Северо-Востока России // Тез. докл. межд. конф. «Город в Заполярье и окружающая среда» (11-16 сентября 1994, Воркута). - Сыктывкар, 1994. - С. 27.

55. Естафьев А.А. Распределение в период размножения и места осенней концентрации серого журавля на Европейском Северо-Востоке России // Экология животных в естественных и антропогенных ландшафтах Европейского Северо-Востока России. - Сыктывкар, 1994. - С. 9-20. - (Тр. Коми науч. центра Урал. отд. РАН, № 136).

56. Птицы. Т. I, ч. 1. Неворобьиные. / Естафьев А.А., Воронин Р.Н., Минеев Ю.Н., Кочанов С.К., Бешкарев А.Б. - СПб: Наука, 1995. - 320 с. - (Фауна европейского Северо-Востока России).

57. Птицы. Т. I, ч. 2. Неворобьиные. / Естафьев А.А., Минеев Ю.Н., Ануфриев В.М., Кочанов С.К., Деметриадис К.К., Нейфельд Н.Д. - СПб: Наука, 1999. - 300 с. - (Фауна европейского Северо-Востока России) (в печати).

58. Естафьев А.А. Распространение, биология и подвидовая систематика сибирской завирушки *Prunella montanella* (Pall.) на Европейском Севере // Экологические аспекты сохранения видо-вого разнообразия на европейском Северо-Востоке России. - Сыктывкар, 1996. - С. 34-45. (Труды Коми научного центра УрО Российской АН; № 148).

59. Безносова Т.М., Естафьев А.А. и др. Карта охраняемых природных территорий Республики Коми. - Сыктывкар, 1996.

60. Естафьев А.А. Влияние лесозаготовок на фауну птиц таежной зоны Республики Коми // Трансформация экосистем Севера в зоне интенсивной заготовки древесины. - Сыктывкар, 1997. - С. 138-146. (Тр. Коми научного центра УрО Российской АН, № 154).

61. А.А.Естафьев, С.К.Кочанов, Ю.В.Лешко, В.А.Мартыненко, Г.П.Сидоров. Растительность и животный мир озера Донты и его окрестностей // Эколого-фаунистические исследования на Европейском Северо-Востоке России. - Сыктывкар, 1998. - С. 4-24. (Тр. Коми научного центра УрО РАН, № 157).

62. Аминов Л.З., Бернштейн А.Е., Богацкий В.И., Бурцева И.Г., Гайдеек В.И., Грунис Е.Б., Дроздов А.В., Естафьев А.А. и др. Топливо-энергетический комплекс Республики Коми: состояние, проблемы и перспективы развития. - Сыктывкар, 1997. - 221 с. (Коми научный центр УрО РАН).

63. Историко-культурный Атлас Республики Коми. М., 1997. - 384 с. Природные условия и ресурсы. Естафьев А.А. Животный мир. - С. 172-174.

64. Республика Коми: Энциклопедия. Т. 1. - Сыктывкар. - 1997. - 472 с. Естафьев А.А. Животный мир. - с. 52-56.

65. Estafiev A.A., Estafiev G.A. Ecology-economics assessment of damage to environment in the course of mineral resources development in the European North-East of Russia // Cold region development: Extend. Abstr. IV Intrn. Symp. (Espoo, June 13-16, 1994). - Helsinki: Cosmoprint Oy (Finland), 1994. - P. 289.

66. Estafiev A. Problems of the ecology and preservation of wild animals in the European north-east of Russia // Research in Eastern Europe to solve nature conservation problems in the Nordic countries: Proc. symp. (Grimso, November 16-18, 1993). - Uppsala (Sweden), 1995. - P. 27-28. - (Inst. Viltteologi; Rapport 28).

67. Estafiev A. Status and conservation of the common crane in the northeastern european part of the USSR // Crane research and protection in Europe. - Halle-Wittenberg (Germany), 1995. - P. 214-219.

68. Estafiev A.A., Estafiev G.A. Protection problems of the common crane population during the opening-up of mineral resources in the European North-East of Russia // 3rd Europ. Crane Workshop: Program and abstract (October 11-14, 1996). - Hansestadt Stralsund (Germany), 1996. - P. 25. .

69. Estafiev A., Estafiev G., Kokovkin A. The concept of transition of the Russian Federation to the model of stable development and strategy of development of resource-extracting and resource-processing regions of the North // Proc. Abstr. Intrn. Ecol. Congr. Sections: Environ. Social Movements... (Voronezh, 22-28 September 1996). - Kansas (USA), 1996. - P. 10-11.

70. The EBCC Atlas of European Breeding Birds. London, 1997: J.A.Keles, A.A.Estafiev, S.K.Kotchanov. *Gallinago media* (Дупель). - P. 290. A.A.Estafiev, S.K.Kotchanov, V.V.Morozov. *Gallinago stenura* (Азиатский бекас). - P. 291. V.M.Anufriev, A.A.Estafiev, S.K.Kotchanov. *Cuculus saturatus* (Глухая кукушка). - P. 395. H.Mikkola, A.A.Estafiev, S.K.Kotchanov. *Strix nebulosa* (Бородатая неясыть). - P. 414-415. V.M.Anufriev, A.A.Estafiev, S.K.Kotchanov. *Anthus hodgsoni* (Пятнистый конек). - P. 484. A.A.Estafiev, S.K.Kotchanov, V.V.Morozov. *Prunella montanella* (Сибирская завирушка). - P.508. A.A.Estafiev, V.M.Anufriev. *Prunella atrogularis* (Черноголовая завирушка). - P. 509. A.A.Estafiev. *Luscinia calliope* (Соловей-красношейка). - P. 518. A.A.Estafiev, V.M.Anufriev, S.K.Kotchanov. *Turdus ruficollis* (Темнозобый дрозд). - P.554. J.Tiainen, S.K.Kotchanov, A.A.Estafiev. *Phylloscopus borealis* (Пеночка-галовка). - P. 604. V.M.Anufriev, A.A.Estafiev. *Phylloscopus inornatus* (Пеночка-зарничка). - P. 605. A.A.Estafiev, S.K.Kotchanov. *Emberiza leucoserphalos* (Седоголовая овсянка). - P. 745.

71. Красная книга Республики Коми. Позвоночные животные. (Под ред. А.А.Естафьева). - М.: Изд-во ДИК, 1998. - С. 353-427.

