

На правах рукописи

САЗОНОВ Сергей Владимирович

**ИСТОРИЧЕСКИЕ И ЗОНАЛЬНО-ЛАНДШАФТНЫЕ ФАКТОРЫ
ФОРМИРОВАНИЯ ОРНИТОФАУНЫ ТАЙГИ
ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

03.00.08 – зоология

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Петрозаводск – 2003

Научный консультант:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Зимин Владимир Борисович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Бианки Виталий Витальевич
доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Естафьев Алексей Александрович
доктор биологических наук, доцент
Коросов Андрей Викторович

Ведущая организация:

Карельский государственный педагогический университет

Защита состоится " " 2003 г. в 14 час. на заседании
диссертационного совета Д 212.190.01 в Петрозаводском государственном
университете, 185640, Республика Карелия, Петрозаводск, пр. Лени-
на, 33, эколого-биологический факультет, ауд. 117.

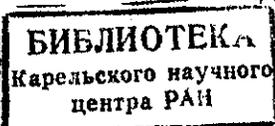
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозавод-
ского государственного университета.

153193K

Автореферат разослан " " 2002г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

С.Д. Узенбаев



Актуальность проблемы. Настоящая работа подводит итоги орнитогеографических и ландшафтно-орнитологических исследований в экосистемах запада евразийской тайги, проведенных на территории Карелии, с привлечением данных по смежным регионам Восточной Фенноскандии – Кольскому полуострову, Финляндии и западным районам Архангельской области, объединяемых принадлежностью к восточной части Балтийского щита. Ранее неоднократно подчеркивалась важность подготовки сводок по фундаментальным вопросам орнитогеографии и ландшафтной орнитологии крупных регионов России: по четвертичной истории формирования и особенностям современной структуры региональных авиафаун, по зоогеографическому анализу фауны и населения птиц в отдельных подзонах тайги, по направлениям динамики орнитофауны под влиянием естественных и антропогенных факторов, по проблемам охраны видового и ценотического разнообразия птиц в таежных экосистемах (Портенко, 1965; Исаков, Ильичев, 1992). Перечисленные направления исследований особенно актуальны в связи с глубокой антропогенной трансформацией таежных ландшафтов и значительными изменениями в составе фаунистических комплексов, происходящими с середины XIX в. на территории Восточной Фенноскандии.

За последние десятилетия издается целый ряд редакций региональных Красных книг – Карелии, Мурманской области, Финляндии и Восточной Фенноскандии (Красная книга Карелии, 1985, 1995; Редкие и нуждающиеся ..., 1990; Threatened ... 1987; Uhanalaisten ..., 1992; Red Data Book ..., 1998). Существенно обновлен список птиц, занесенных в Красную книгу России (Красная книга Российской Федерации, 2001). С учетом новейших тенденций динамики орнитофауны Карелии и Восточной Фенноскандии, списки угрожаемых видов нуждаются в уточнении, в особенности это касается уязвимых аборигенных таежных птиц, состояние популяций которых ухудшается вследствие сплошных рубок лесов и фрагментации коренных лесных массивов. В последние годы пристальное внимание общественности привлечено к вопросам сохранения старовозрастных древостоев в приграничной полосе лесов между Россией и Финляндией и в целом к проблеме охраны уцелевших фрагментов коренной тайги. Результатом становится выдвижение региональных концепций формирования системы охраняемых природных территорий (ОПТ) и предложения по созданию новых национальных парков и ландшафтных заказников (Уханов, 1989; Белоусова и др., 1992; Сазонов, 1992; Волков и др., 1995; Носков, 2001).

Наработанный объем орнитофаунистических и геоэкологических исследований позволяет вплотную подойти к составлению обобщающей региональной сводки с орнитогеографической и зонально-ландшафтной характеристикой территории Восточной Фенноскандии, включая оценки орнитологической значимости создаваемой сети ОПТ и проблемы охраны редких и уязвимых видов птиц.

Цель и задачи исследований. Цель исследований -- обобщение и зоогеографический анализ собранных на западе евразийской тайги фаунистических и зоологических материалов для выяснения четвертичной истории формирования орнитофауны и особенностей современной структуры региональных авиафаун Восточной Фенноскандии, выявления главных закономерностей зональной и ландшафтной изменчивости локальных фаун и орнитоноселения, определения тенденций пространственно-временной динамики орнитофауны под влиянием естественных и антропогенных факторов, разработки принципов охраны видового и ценотического разнообразия птиц в таежных экосистемах.

Для достижения цели были поставлены следующие основные задачи:

- проанализировать современное состояние изученности проблем происхождения и развития орнитофауны тайги, проследить вероятную историю формирования орнитофауны Восточной Фенноскандии за период голоцена на основе имеющихся палеогеографических и археологических данных;

- определить специфику видового состава фаунистических групп птиц для запада евразийской тайги, выявить главные зональные и меридиональные рубежи в распространении птиц и провести орнитогеографическое деление и зонально-ландшафтное районирование территории;

- выяснить закономерности зональных смен состава локальных фаун и орнитоноселения, а также ведущие факторы ландшафтной изменчивости фауны и населения птиц с выходом на создание схемы ландшафтно-орнитологических районов Карелии;

- изучить направления трансформации фаунистических комплексов под воздействием антропогенных факторов (сплошные рубки лесов, аграрное освоение и урбанизация), выявить тенденции вековой динамики орнитофауны на примере модельных блоков территорий;

- разработать принципы и критерии деятельности по охране видового и ценотического разнообразия птиц в рамках структурно-консервационного направления охраны природы.

Организация исследований. Исследования проводились в 1970-2001 гг. на территории Карелии и сопредельных районов Архангельской и Вологодской областей. С 1983 г. работы осуществлялись в Институте леса Карельского НЦ РАН, в рамках комплексных исследований лесных ландшафтов под руководством к.с.-х.н. А.Д.Волкова. В состав творческой группы входили специалисты по геоморфологии, лесоведению и лесоводству, почвоведению, болотоведению, геоботанике, зоологии, охране природы.

Большую методическую и консультационную помощь при проведении исследований постоянно оказывали главный научный сотрудник лаборатории зоологии Института биологии Карельского НЦ РАН д.б.н. В.Б.Зимин и член-корреспондент РАН, профессор Петрозаводского государственного госуниверситета д.б.н. Э.В.Ивантер, которым автор приносит глубокую благодарность.

Автор выражает искреннюю признательность к.с.-х.н. А.Д.Волкову за неоценимую организационную и методическую помощь в процессе подготовки диссертации, а также всем участникам большого творческого коллектива, принимавшим участие в совместных исследованиях.

Личный вклад автора. Автор принимал личное участие во всех без исключения полевых работах и на всех стадиях обработки экспериментальных данных. Приводимые материалы по размещению и плотности населения птиц, по гнездовой биологии птиц собраны по результатам исследований автора, проведенных во всех административных районах Республики Карелия. Анализ, обобщение и интерпретация представленных в диссертации материалов выполнены лично автором.

Обоснованность и достоверность. Собраны обширные инвентаризационные данные по составу локальных фаун (52 ключевых участка), по размещению и плотности населения птиц, по гнездовой биологии птиц (более 7 тыс. гнезд). Массовые цифровые данные по гнездовой биологии -- величина кладки, сроки и успешность размножения, обработаны при помощи общепринятых методов вариационной статистики. Общая протяженность маршрутных учетов птиц за 1970-2001 гг. составила свыше 10,8 тыс. км трансектов. В результате получен массовый и репрезентативный материал, характеризующий видовой состав и плотность населения птиц в основных типах лесных ландшафтов и антропогенных местобитаний Карелии.

Научная новизна работы. Впервые для Восточной Фенноскандии приводится обобщенная сводка по проблемам орнитогеографии и ландшафтной орнитологии. Теоретические вопросы происхождения и развития орнитофауны тайги, а также основные закономерности зонально-ландшафтного распределения фауны и населения птиц рассматриваются на обновленной методологической базе: точечное картирование ареалов, установление генерализованных границ ареалов и оптимумов ареалов, метод локальных фаун (впервые в зоогеографии), обновленная классификация фаунистических групп птиц для запада тайги, новая номенклатура таксонов зоогеографического районирования, секторный подход к разграничению таежного биома с учетом степени континентальности климата и наличия горных систем, внедрение принципов островной биогеографии, использование карты лесных ландшафтов на типологической основе, новая ценотическая классификация птиц по характеру реагирования на сплошные рубки лесов и т.д.

В исторической части исследования сформулировано представление о природной ритмичности в развитии таежного биома и его орнитофауны на основе чередования ледниковых и межледниковых условий. Обосновано выделение двух крупных филоценогенетических комплексов птиц -- виды гипоарктического и виды бореального пояса лесов (Сазонов, 2001), которые ранее были обозначены лишь предположительно (Брунов, 1978). Выявлено размещение зональных и меридиональных орнитогеографических рубежей на территории Восточной Фенноскандии, уточнено деление запада евразийской тайги на орнитогеографические

округа (Сазонов, 1996, 1997). Составлена обобщенная схема орнитологического зонально-ландшафтного районирования Восточной Фенноскандии, впервые осуществлено ландшафтно-орнитологическое районирование Карелии (Сазонов, 2001).

Выявлены основные направления изменений фауны и населения птиц таежных ландшафтов Карелии под воздействием сплошных рубок лесов, аграрного освоения и урбанизации территории, выявлена их географическая вариабельность (Сазонов, 1988 а, б, 1990; Сазонов и др., 2000). Для модельных территорий определены тенденции вековой динамики орнитофауны, в том числе масштабы ожождения фауны в количественном выражении.

На примере Карелии разработана и частично реализована оригинальная концепция формирования системы ОПТ таежного региона (Сазонов, 1992; Сазонов и др., 1996). Впервые определена орнитологическая значимость сети ОПТ Карелии, даны оценки численности редких и уязвимых птиц на территории республики. Выдвинуты предложения по обновлению списка птиц региональной Красной книги, разработаны рекомендации по организации фаунистического и геоэкологического мониторинга в Карелии.

Предмет защиты. К главным защищаемым положениям относятся следующие:

1. Исходная дихотомия происхождения и обособленность дальнейшего развития двух крупных филоценогенетических комплексов птиц – виды гипсарктического и виды бореального пояса лесов.

2. Представление о природной ритмичности в историческом развитии таежного биома и его орнитофауны, для объяснения которой привлекается гипотеза смены типов атмосферной циркуляции.

3. Обновленная классификация фаунистических групп птиц для запада евразийской тайги.

4. Метод локальных фаун в качестве новой методологической базы для проведения сравнительных зоогеографических исследований.

5. Схемы орнитогеографического деления и орнитологического зонально-ландшафтного районирования Восточной Фенноскандии.

6. Закономерности зональных смен состава локальных фаун и ведущие факторы ландшафтной изменчивости орнитонаселения, схема ландшафтно-орнитологического районирования территории Карелии.

7. Концепция формирования системы охраняемых природных территорий Карелии.

Теоретическая и практическая ценность работы. Результаты исследований вносят существенный вклад в решение теоретических вопросов происхождения и развития орнитофауны тайги, обновление методологической базы орнитогеографии и ландшафтной орнитологии, изучение основных закономерностей зонально-ландшафтного распределения фауны и населения птиц тайги, разработку практических основ охраны видового и ценотического разнообразия птиц в таежных

экосистемах.

Подробно обосновано выделение двух ведущих филоценогенетических комплексов птиц в составе лесной орнитофауны Палеарктики – видов гипсарктического и видов бореального пояса лесов. Ранее подобное разграничение произведено на примере флоры высших растений Евразии (Юрцев, 1966) и предположительно обозначено в орнитофаунистической литературе (Брунов, 1978). Указанное деление имеет принципиальное значение и проходит сквозной нитью через все главы и разделы работы. Впервые всесторонне рассмотрены принципы и критерии применения метода локальных фаун в орнитологических исследованиях, показаны широкие возможности его использования в сравнительной зоогеографии, ландшафтной орнитологии и для целей фаунистического мониторинга. Сформулированная на примере Карелии концепция формирования системы ОПТ и предложенная нормативная база для сети ОПТ региона, имеют как теоретическое, так и важное практическое значение. Результаты широкомасштабных количественных учетов птиц могут использоваться для составления кадастра животного мира Карелии.

Значительная часть результатов исследований реализована в практике природоохранных мероприятий на территории Карелии: развитие сети заповедников и национальных парков (Белоусова и др., 1992), формирование подсистем ОПТ для отдельных районов и региональных подразделений республики – приграничная полоса лесов, Северное Приладожье, Прибеломорье (Материалы инвентаризации ..., 1998 а, б, в; Сазонов, Медведев, 1997; Sazonov, Kravchenko, 1996), обоснование перспективной сети ботанических и зоологических заказников и памятников природы (Кравченко, Сазонов, 1999; Сазонов, Медведев, 1999), экспертиза крупных народнохозяйственных проектов, организация рекреационного природопользования на базе сети ОПТ региона и др. Материалы работ по инвентаризации фауны и населения птиц, результаты изучения воздействия на орнитофауну антропогенных факторов использовались для оценки экологической ситуации в Карелии (Экологическая ситуация ..., 1993), при создании Экологической карты Карелии (1992), для выделения ключевых биотопов на территории региона в рамках общеевропейской программы "Corine-biotopes" (Biotopes mapping ..., 1998), а также при подготовке очерков уязвимых видов птиц новой редакции региональной Красной книги (Красная книга Карелии, 1995) и составлении ежегодных Государственных докладов о состоянии окружающей природной среды Республики Карелия за 1996-2001 гг. (Государственный доклад ..., 1997-2002). Разработаны научные обоснования для организации 4 ландшафтных заказников; из них три – "Толвоярви", "Сорокский" и "Исо-Ийярви" учреждены за последние годы (Сазонов, Медведев, 1997; Sazonov, Kravchenko, 1996; Zimin et al., 1997).

Апробация работы. Результаты исследований докладывались или представлялись на трех региональных конференциях по проблемам охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов (Петрозаводск, 1975, 1987, 1993) и на юбилейной научной конференции "50 лет Карельскому научному

центру РАН" (Петрозаводск, 1996), на семи межрегиональных конференциях и семинарах, посвященных вопросам заповедного дела и формирования сети ОПТ, а также изучения и сохранения экосистем национальных парков "Паанаярви" и "Водлозерский" (Вологда, 1989; Петрозаводск, 1989, 1992, 1995, 2001; Кандадала, 1990; Архангельск, 1996), на трех Всесоюзных и Всероссийских конференциях и совещаниях – IX Всесоюзная орнитологическая конференция (Ленинград, 1986), Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира (Уфа, 1989), Первая республиканская научно-практическая конференция по эколого-экономическим аспектам организации национальных, природных и ландшафтных парков (Екатеринбург, 1992), на четырех международных конференциях по проблемам сохранения биоразнообразия и устойчивого развития регионов (Новгород, 1995; Петрозаводск, 1999, 2000; Апатиты, 2000), на международной конференции по современному состоянию и проблемам сохранения коренных лесов таежной зоны Европы (Петрозаводск, 1999), на XII Прибалтийской орнитологической конференции (Вильнюс, 1988), на российско-шведском совещании по проблемам ландшафтной экологии и охраны природы (Упсала, 1995), на пяти российско-финляндских семинарах по сохранению биоразнообразия в приграничных районах Карелии и Финляндии (Суоярви, 1994, 1998; Кухмо, 1995, 2000; Петрозаводск, 1997), на заседании Президиума КарНЦ РАН – с докладом по концепции формирования системы ОПТ таежного региона на примере Карелии (1999), на заседаниях Ученого совета Института леса КарНЦ РАН – с отчетами по трем госбюджетным и пяти хоздоговорным темам (1989 – 2001).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 79 научных работ, в том числе 6 монографий (пять в соавторстве), а также цикл из 12 статей и 17 тезисов в российских (центральных) и международных изданиях.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 604 страницах и состоит из введения, семи глав, заключения и выводов. Список литературных источников включает 536 наименований, из которых 104 на иностранных языках. Текст иллюстрирован 87 таблицами, 82 рисунками.

ГЛАВА I. МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОРНИТОГЕОГРАФИЧЕСКИХ И ЛАНДШАФТНО-ОРНИТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

В данной главе рассматриваются общие принципы орнитогеографических и ландшафтно-орнитологических исследований в тайге Евразии. В эволюции взглядов на проблемы происхождения и развития орнитофауны тайги главными этапами были труды П.П.Сушкина (1925) и П.В.Серебровского (1937), Б.К.Штегмана (1938, 1966) и Е.М.Воронцова (1954, 1955), В.В.Брунова (1978, 1980) и Е.Н.Матюшкина (1976, 1982). В настоящем исследовании теоретические построения упомянутых авторов развиваются на обновленной методологической основе, при этом сформулирован ряд базовых принципов для анализа проблем формирования таежной биоты и ее орнитофауны на региональном уровне: исход-

ная дихотомия генезиса равнинных и горных формаций тайги, самостоятельность происхождения и обособленность дальнейшего развития двух крупных фаунистических групп – северо-среднетаежных и южнотаежно-нетаежнолесных видов, необходимость секторного подхода к разграничению таежного биома в плане влияния океаничности – континентальности климата, учет локализации вероятных приледниковых и внеледниковых рефугиумов лесной фауны, расположение региона относительно источников пополнения орнитофауны извне и существование исторических мостов, соединяющих таежные регионы с важнейшими зоогеографическими подобластями и провинциями, а также представление о ритмичности в историческом развитии природной среды на основе чередования ледниковых и межледниковых условий.

Подробно анализируется современное состояние исследований в сравнительном ареаловедении, в частности возможности метода точечного картирования ареалов. Важное методологическое значение имеют результаты исследований структуры периферийной части ареала, полученные в орнитологии и энтомологии (Зимин, 1977, 1988; Городков, 1986). В них выявлена сложная и динамичная система границ, окружающих область географического оптимума ареала вида. При этом, внешние контуры зоны островного распространения и регулярного гнездования представляют наиболее приемлемую для картографии генерализованную границу ареала (Городков, 1986). Кроме того, в специальных методических целях нами выделяется также граница оптимума ареала вида. В ходе выявления основных зональных и меридиональных рубежей в распространении птиц широкое применение находит метод синперат, то есть определения линий сгущения границ ареалов (Кузнецов, 1950).

Особое внимание уделено вопросам обоснования метода локальных фаун – нового инструмента для проведения зоогеографических сравнений. Выделение, изучение и анализ локальных фаун (ЛФ) производится с учетом разработанных автором принципов и критериев (Сазонов, 2000). Исходным принципом является ландшафтный подход к выделению ЛФ. Площадь выявления ЛФ варьирует от 10-15 до 50-70 тыс. га в среднетаежной и от 40-50 до 100-150 тыс. га в северотаежной подзоне. Обособляются следующие группы птиц по их статусу в составе ЛФ: 1) постоянные резиденты гнездовой фауны; 2) гнездившиеся в прошлом; 3) случайно гнездящиеся (гнездование один раз в 10-15 лет и как правило без попыток повторения); 4) гнездящиеся вне ключевого участка (например вне границ ОПТ); 5) транзитные мигранты, инвазионные и случайно залетные виды. Виды первой группы образуют основное ядро локальной фауны и являются объектом для последующих зоогеографических сопоставлений.

В ходе ландшафтно-орнитологических исследований базовым служило понимание ландшафта, как единицы типологического районирования (Арманд, 1970). Используются классификация типов ландшафтов Карелии и ландшафтная карта региона на зонально-типологической основе, разработанные в Институте леса Карельского НЦ РАН (Волков, 1986; Волков и др., 1990, 1995). В Карелии и

Восточной Фенноскандии исследований фауны и населения птиц на ландшафтно-типологической основе с использованием карты лесных ландшафтов ранее не проводилось. Исключение составляет фауна промысловых птиц и млекопитающих; в изучении охотничьих животных ландшафтный подход успешно реализуется в последние десятилетия и достигнуты первые результаты в области охотничьей таксации и разработки типологии охотничьих угодий на ландшафтной основе (Кузякин, 1979, 1989, 1992; Курхинен, 1985, 1989, 2001; Волков и др., 1990, 1995).

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ РАБОТ, МЕТОДИКИ И ОБЪЕМ ИССЛЕДОВАНИЙ

Регионы Восточной Фенноскандии выделяются на фоне тайги Русской равнины относительной молодостью ландшафтов, преобладанием областей ледникового сноса, сильно расчлененным рельефом с частыми выходами кристаллических пород, выраженным влиянием океаничности климата, доминированием в составе насаждений сосновых формаций (56% в Карелии и Финляндии, 41% в Мурманской области, по сравнению с 26-28% сосны и 54-60% ели в Архангельской области и Коми республике – Зябченко, 1984). Характерной чертой является повышенная озерность и широкое распространение озерно-речных систем, порожистость и слабая развитость поймы в руслах рек.

Материал для настоящей работы собирался в 1970-2001 гг. на территории Карелии и сопредельных районов Архангельской и Вологодской областей. В ходе исследований применялся обширный арсенал методов зоогеографии и геоэкологии по следующим основным направлениям: инвентаризация орнитофауны региона, изучение и картирование ареалов птиц, выявление и анализ локальных фаун, количественные учеты орнитонаселения.

Работы по инвентаризации орнитофауны проводились во всех административных районах Карелии, включая многие ранее не изученные в авиафаунистическом отношении территории. Качественный состав орнитофауны выявлялся ежегодно в 2-3 пунктах на суммарной площади 200-400 км², методики фаунистического обследования общепринятые (Песенко, 1983). Исследования выполнялись на стационарах и в местах экспедиционных выездов. Стационарами в среднетаежной подзоне служили окрестности г. Петрозаводска (1970-2001 гг.) и заповедник "Кивач" (1976-1983); здесь исследования велись круглогодично. На северотаежном стационаре в районе Костомукши, охватывающем г. Костомукшу, зеленую зону и заповедник "Костомукшский", работы проводились с марта по октябрь (1987-1995 гг.). В остальных пунктах исследований работы велись в течение 1-2 и до 3-5 сезонов с мая по август.

Важное место в инвентаризационных работах отводилось сбору данных по гнездовой биологии птиц и особенно материалов, подтверждающих факты размножения видов на периферии ареала: поиск гнезд и выводков, регистрация других признаков гнездования, выявление регулярности размножения в конкретном пункте. Найдены более 7 тыс. гнезд 147 видов птиц, в том числе обнаружены

первые для Карелии гнезда и выводки 38 редких и расселяющихся видов. Статистическая обработка массовых цифровых по гнездовой биологии – сроки гнездования, величина кладки и успешность размножения, осуществлялась общепринятыми методами (Терентьев, Ростова, 1977; Ивантер, Коросов, 1992).

Собранные инвентаризационные материалы послужили базовыми для составления подробных карт распространения птиц. Для целей картирования ареалов привлечены также литературные данные по составу орнитофауны из более чем 100 пунктов Европейского Севера России, а также сведения из обзорных публикаций по региону России и данные Атласа птиц Финляндии (Паровщиков, 1941, 1954, 1959; Мальчевский, Пукинский, 1983 а, б; Данилов и др., 1984; Бианки и др.; Зимин и др., 1993; Фауна Европейского Северо-Востока России. Птицы, 1995; Huuhtia et al., 1983). При создании карт применялся метод точечного картирования ареалов. В ходе работ изучены особенности распространения на западе свразийской тайги 277 видов птиц, выявлены границы их ареалов и оптимумы ареалов. Данные картирования ареалов использовались в дальнейшем для выделения зональных и меридиональных рубежей в распространении птиц на основе метода синперат (Кузнецов, 1950).

Выявление и анализ локальных фаун (ЛФ) производились согласно методике, разработанной и апробированной на протяжении 5 последних лет исследований (Сазонов, 2000). Обобщены орнитофаунистические материалы, собранные автором в Карелии и смежных районах Архангельской и Вологодской областей (52 ключевых участка). Привлечены данные о составе ЛФ в различных местностях Карелии и на сопредельных территориях (около 20 участков), содержащиеся во многих публикациях (Носков и др., 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983 а, б; Михайлов, Фильчагов, 1984; Коханов, 1987; Семенов-Тянь-шанский, Гилизов, 1991; Бианки и др., 1993; Зимин и др., 1993; Михайлов, 1993; Хохлова, 1998; Huuhtia et al., 1983; и др.). Помимо регионов Восточной Фенноскандии, для целей сопоставления использованы авиафаунистические материалы из восточных секторов тайги Европейского Севера, всего дополнительно около 30 ключевых участков (Дмоховский, 1933; Портенко, 1937; Турьева, 1951; Естафьев, 1977, 1981; Деметриадес, 1981, 1983; и др.). Составленные видовые списки анализировались затем в отношении смен состава локальных фаун по широтным и долготным градиентам.

В количественных исследованиях орнитонаселения применялся преимущественно маршрутный метод с многократным учетом птиц в дифференцированных полосах обнаружения и с картированием гнездовых участков в сезон размножения (Сазонов, 1989, 1997). Данная методика представляет собой модификацию общепринятого в России и за рубежом метода учета птиц на маршрутах по раздельным дальностям обнаружения (Щеголев, 1977; Приедникс и др., 1986; Järvinen et al., 1991), приспособленную к задачам ландшафтно-орнитологических исследований. Учетные работы выполнялись на размеченных ландшафтных профилях и постоянных маршрутах с 3-5-кратной повторностью и в течение срока,

наиболее благоприятного для выявления плотности гнездового населения. Ландшафтные профили и постоянные маршруты протяженностью не менее 5 км закладывались в ядровой части ландшафта или типа местности. Учеты на профиле или постоянном маршруте дополнялись в ходе ландшафтной съемки населения птиц на сети одноразовых трансект (до 100-150 км для ключевого участка). Преимущественно в антропогенных местообитаниях – агроландшафт и селитебные территории, проводились учеты птиц на пробных площадках; на них осуществлялось картирование гнездовых участков птиц общепринятым методом (Приедникс и др., 1986; Berthold, 1976; Koskimies, Väisänen, 1991).

Общая протяженность маршрутных учетов за 1970-2001 гг. составила свыше 10800 км (из них 720 км водных маршрутов), учетные работы на пробных площадках выполнены на 181 территории суммарной площадью 4200 га.

ГЛАВА 3. ЧЕТВЕРТИЧНАЯ ИСТОРИЯ РЕГИОНАЛЬНОЙ БИОТЫ И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ОРНИТОФАУНЫ ТАЙГИ

3.1. Природный процесс в плейстоцене и тенденции формирования орниотофауны региона

Параллельно с изложением четвертичной истории региональной биоты, рассматриваются теоретические проблемы происхождения и развития орниотофауны тайги. Среди основных групп факторов, определяющих формирование орниотофауны в отдельных секторах запада евразийской тайги, выделяются исторические, зональные и ландшафтные. Из них исторические причины были ведущими в придании специфики региональным авиафаунам и возникновении долготной асимметрии ареалов таежных птиц. Плейстоценовая и голоценовая истории ландшафтов и их орниотофауны в регионах тайги Фенноскандии, севера Русской равнины и Урала протекала по разному, в зависимости от степени занятия территории покровными ледниками, наличия рефугиумов лесной флоры и фауны, источников пополнения фауны извне, из соседних орниотогеографических подобластей и провинций. На основании имеющихся реконструкций климата и биоты региона по палеогеографическим и археологическим данным, изложена вероятная история формирования орниотофауны Карелии за период голоцена.

В исторической части исследования сформулировано представление о природной ритмичности в развитии флоры и фауны на основе чередования ледниковых и межледниковых условий. Выявлена определенная повторяемость событий в сменах климата и биоты региона, аналогичная циклу "малое межледниковье – малый ледниковый период". При этом в масштабе геологического времени повторяются главные тенденции в изменениях климатических условий, растительного покрова и фаунистических комплексов: от микулинского межледниковья и эпохи валдайского оледенения, до атлантического оптимума голоцена и современности. Наиболее подробно проблема ритмичности в развитии природной среды освещается на примере динамики растительного покрова и орниотофауны Вос-

точной Фенноскандии за последний ритм "малое межледниковье – малый ледниковый период – современность".

Для объяснения изменений, происходящих в таежной биоте и орниотофауне на протяжении плейстоцена и голоцена, привлекается гипотеза смены типов атмосферной циркуляции, то есть периодов преобладания восточного или западного переноса воздушных масс. В ледниковые эпохи (и фазы похолоданий) синоптическая обстановка с преобладанием восточного переноса и антициклонического типа погоды приводит к нарастанию континентальности климата и усилению позиций северо-среднетаежных, гипоарктических и арктических элементов в составе орниотофауны. Складывающаяся в эпохи межледниковий (и фазы потеплений) ситуация господства западного переноса и циклонической деятельности влечет за собой формирование приатлантических условий климата, что обуславливает широкую экспансию в таежные регионы представителей фауны европейских широколиственных лесов и западных палеарктических видов. Одновременно в фазы потеплений, особенно в случае возникновения весной и летом мощных теплых фронтов восточного-юго-восточного генезиса, может происходить также расселение ряда южнотаежных птиц азиатского происхождения и видов с юго-восточными связями, вплоть до представителей орниотокомплекса дальневосточных хвойно-широколиственных лесов (маньчжурская фауна). По результатам исторического анализа, имеются веские основания предполагать, что современная экспансия в высокие широты многих южно-европейских птиц и западных видов, а также ряда южнотаежных-подтаежных азиатских птиц и некоторых представителей маньчжурской фауны, отражает в большинстве случаев процесс восстановления больших частей их ареалов, утраченных в предыдущую малую ледниковую эпоху.

Фауна птиц тайги формировалась в историческом плане двумя основными путями: в лесном поясе гор юга Палеарктики и достаточно независимо – на равнинах высоких широт, в том числе на северо-востоке Азии и в приполярных регионах Северной Америки. В происхождении и дальнейшем развитии таежной авиафауны существует, таким образом, резко выраженная дихотомия между равнинной и горной тайгой. В частности, орниотофауна равнинной тайги формировалась сравнительно независимо – на равнинах, в условиях высоких широт и при непосредственном контакте с ледником и перигляциальной зоной тундростепей и редколесий, протянувшихся широкой полосой вдоль края ледника через всю территорию Евразии. В дальнейшем она развивалась также на равнинах со слабо расчлененным рельефом, сильной заозеренностью и большой заболоченностью территории, обособившись затем в группу северо-среднетаежных видов. Фауна горной тайги и нетаежных лесов складывалась в условиях низких широт, сильно расчлененного рельефа и вне непосредственного влияния ледника. Дальнейшее развитие ее происходило в обстановке горного рельефа, слабой озерности и заболоченности территории, обогащения элементами фауны широколиственных лесов вследствие длительного контакта различных высотных поясов с хвойными и не-

моральными ценозами. Со временем эта прафауна оформилась в группу южнотаежных и нетаежно-лесных видов. Для равнинной тайги известно гораздо меньше ледниковых рефугиумов фауны по сравнению с горной тайгой, где они имелись практически в каждом из регионов Евразии. Указанная дихотомия находит свое отражение и в современной географии фауны: преобладание широких ареалов и редкость дизъюнкций среди северо-среднетаежных видов равнинной тайги; дискретное распределение географических элементов и повышенная частота разрывов ареалов, вплоть до обособления групп видов и родов, среди южнотаежных и нетаежнолесных птиц, связанных первоначально с горной тайгой и широколиственными лесами или интразональными стациями низких широт (пойменные и гидрофильные виды).

3.2. Общие подходы к разграничению таежного биота и его орнитофауны

Обосновывается самостоятельность генезиса и обособленность дальнейшего развития двух крупных филоценогенетических групп птиц – северо-среднетаежных видов, главным образом выходцев из высокоширотной равнинной тайги, с одной стороны, и южнотаежных и подтаежных видов, ведущих свое происхождение преимущественно из низкоширотных горных темнохвойных лесов, с другой. Обе эти группы тесно связаны между собой, поэтому проблема разграничения и соотношения горных и равнинных форм в составе орнитофауны тайги подчас трудно поддается решению (Бёме, 1984). В современных условиях наблюдается почти непрерывный переход от одних к другим, нередок также непосредственный обмен особями между равнинами высоких широт и горами юга Палеарктики, осуществляемый ежегодно, как например у ближних мигрантов (снегирь, пухляк, чечетки, поползни, клесты) или аperiodически, как у инвазионных птиц (большой пестрый и трехпалый дятлы, кедровка, московка, ополовник). Таким образом, в составе лесной орнитофауны тайги Палеарктики обособляются прежде всего два крупных филоценогенетических комплекса:

- виды гипоарктического пояса лесов или осветленных и редкостойных формаций тайги с пониженной эдафической ролью древостоев;
- виды бореального пояса лесов или древостоев нормальных и повышенных полнот с высокой степенью выполненности кронового и подкронового пространства.

Кроме того обособляется филоценогенетическая группа видов птиц неморальных ценозов, населяющих богатые вторичные леса с усложненной ярусной структурой, плодородными почвами и большой примесью лиственных, включая широколиственные породы. Дополнительно выделяются виды-эксперименты, приуроченные к ранним стадиям сукцессии лесных экосистем, и виды-генералисты широкой стациальной принадлежности, включая эвритопных нелесных птиц.

В развитие представлений Б.К.Штегмана (1938) и В.В.Брунова (1980), разработана обновленная классификация фаунистических групп и подгрупп птиц запада евразийской тайги (Сазонов, 1997). Применительно к таежным областям

Европейского Севера выделены следующие группы и подгруппы видов: северо-среднетаежные, гипоарктические, североатлантические и арктические, приокеанических бореальных формаций, лесной палеарктической фауны, европейских широколиственных и дальневосточных хвойно-широколиственных лесов, средиземноморские и азональные. В отличие от классификации В.В.Брунова (1980), в предлагаемой схеме окончательно закреплён тот факт, что группа южнотаежных и подтаежных видов, по существу, таежной не является. В подавляющем большинстве они отнесены к лесной палеарктической фауне. Новым является выделение птиц приокеанических бореальных формаций, включаемых на правах особой подгруппы в состав таежного комплекса. Ранг фаунистической группы придан представителям орнитокомплекса дальневосточных хвойно-широколиственных лесов, крайне редким или малочисленным на западе тайги; ранее они были относимы к китайской (маньчжурской) фауне (Штегман, 1938). Впервые выделен азональный комплекс фауны, это виды, экологически не связанные с лесом и заселяющие экстразональные для равнинной тайги местообитания; к данному комплексу принадлежат птицы морей, крупных континентальных водоемов, поймы, гор, степи и аридных территорий. Подгруппа североатлантических видов, благодаря их приуроченности к акваториям северо-западной Арктики и многочисленности популяций в высоких широтах, причислена к арктической фауне.

ГЛАВА 4. ЗОНАЛЬНЫЕ И РЕГИОНАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ОРНИТОФАУНЫ ЗАПАДА ЕВРАЗИЙСКОЙ ТАЙГИ

4.1. Общие особенности современного распространения птиц на западе тайги

В составе орнитофауны Карелии зарегистрировано 287 видов птиц, из них 210 гнездятся в настоящее время, еще 9 видов – возможно гнездящиеся или гнездились в прошлом (Зимин и др., 1993; Сазонов и др., 2000). В тайге Кольского полуострова и на смежных акваториях Белого моря насчитывается 210 гнездящихся видов, в Финляндии – 240, в Ленинградской области и сопредельных районах – около 220, в тайге Архангельской области – 197, в таежной зоне бассейна р. Печоры и Вычегды – 178 видов птиц (Дмоховский, 1933; Портенко, 1937; Паровщиков, 1941, 1959; Турьева, 1951; Спангенберг, Леонович, 1960; Естафьев, 1977, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983а, б; Коханов, 1987; Бианки и др., 1993; Фауна Европейского Северо-Востока России. Птицы, 1995; Нууттӓ et al., 1983; Koskimies, 1993; и др.).

На основании ареалогического анализа даны содержание, объем и характеристика фаунистических групп птиц применительно к регионам Восточной Фенноскандии (Сазонов, 1997, 2000; табл. 1). Специфическое зональное лицо орнитофауны тайги определяет северо-среднетаежная фаунистическая группа. К таежному комплексу отнесены 5 видов из подгруппы приокеанических бореальных формаций – весничка, белобровик, рябинник, клуша и средний крохаль. Группа гипоарктических видов имеет оптимальные ареалы в южной кустарниковой тундре

и лесотундре, широко заходя также в северную и отчасти среднюю тайгу. Комплекс арктических видов представлен прежде всего обитателями равнинных арктических и типичных (зональных) тундр. Особую подгруппу арктической фауны образуют несколько горно-тундровых птиц (8 видов). К арктической фауне причислены и ряд птиц, североатлантических по происхождению (8 видов).

К лесной палеарктической фауне относятся виды, широко расселяющиеся по лесной зоне Евразии – от гор юга Палеарктики и до северного предела сомкнутых лесов. Состав фауны европейских широколиственных лесов приводится в традиционном объеме, согласно публикации Б. К. Штегмана (1938). Наряду с европейскими птицами, имеется несколько видов азиатского происхождения, относящихся к орнитофауне дальневосточных хвойно-широколиственных лесов. Пять видов принадлежат к средиземноморской фауне. Азональный комплекс

Таблица 1

Фауногенетическая структура региональных авиафаун тайги Восточной Фенноскандии

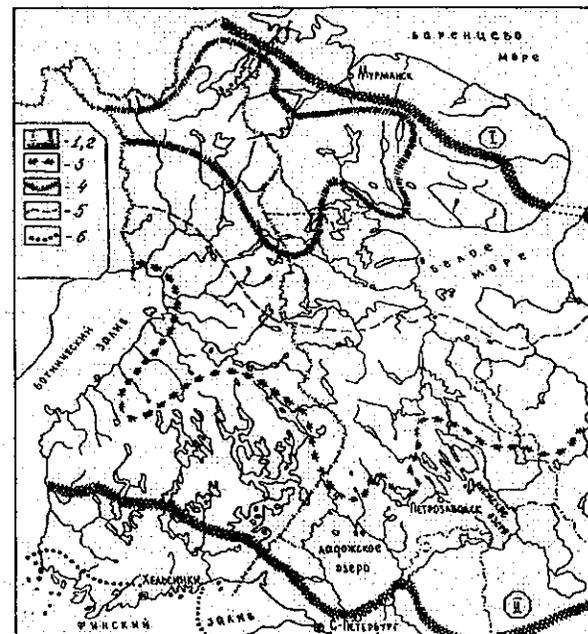
Фаунистические группы и подгруппы птиц	Карелия		Кольско-Карельский тазжный регион		Тайга Восточной Фенноскандии	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1. Арктические	16	7,6	33	14,4	35	14,1
2. Североатлантические	7	3,3	7	3,0	8	3,2
3. Гипоарктические	13	6,2	14	6,1	14	5,6
4. Северо-среднетаежные	29	13,8	29	12,7	29	11,6
5. Приокенических бореальных формаций	5	2,4	5	2,2	5	2,0
6. Лесной палеарктической фауны	38	18,1	38	16,6	39	15,6
7. Европейских широколиственных лесов	47	22,4	47	20,5	53	21,3
8. Дальневосточных хвойно-широколиственных лесов	9	4,3	9	3,9	9	3,7
9. Средиземноморские	4	1,9	4	1,8	5	2,0
10. Азональные	42	20,0	43	18,8	52	20,9
Всего: северных видов (группы 1-5)	70	33,3	88	38,4	91	36,5
широкораспространенных видов (группы 6 и 10)	80	38,1	81	35,4	91	36,5
южных видов (группы 7-9)	60	28,6	60	26,2	67	27,0
Итого гнездящихся видов	210	100	229	100	249	100

представляет собой сборную группу видов, которые объединяет приуроченность к экстразональным для северных равнин местообитаниям – крупные континентальные водоемы и моря (27 видов), обширные открытые пространства (17) и

горные ландшафты, включая скалы и осыпи альпийского пояса (10 видов).

4.2. Зональные рубежи в распространении птиц

По результатам ареалогического анализа (метод синперат), на территории Восточной Фенноскандии выделены 3 зональных и 3 подзональных орнитогеографических рубежа, показывающих удовлетворительное совпадение с линиями сумм активных температур за вегетационный период выше 10° С (рис. 1).



153193k

Рис. 1. Размещение основных зональных и подзональных орнитогеографических рубежей на территории Восточной Фенноскандии

1 – северная орнитогеографическая граница равнинной тайги (I); 2 – граница между зонами распространения южных азональных видов и северо-среднетаежных элементов фауны (II); 3 – граница между освоенной и неосвоенной частями тайги; 4 – граница низкогорной тайги; 5 – граница переходного и северного зоогеографических регионов; 6 – граница преобладания южных азональных видов и западных лесных палеарктов

Прежде всего выделяются два важных зональных рубежа в распространении птиц, ограничивающих с севера и с юга область тайги в узком ее понимании (северо- и среднетаежная подзоны). Индикаторами северного рубежа равнинной

тайги выступают границы ареалов 47 видов птиц из различных фаунистических групп – таежной и лесной палеарктической фауны, европейских широколиственных лесов, арктической и гипоарктической фауны. Еще 14 видов имеют на данном рубеже северные и южные границы оптимумов ареалов. Данный рубеж определяется прежде всего размещением видов птиц сомкнутых лесов. На преобладающем протяжении северная орнитогеографическая граница равнинной тайги совпадает с линией сумм активных температур 700°C.

Следующий по значимости орнитогеографический рубеж, самый южный, лежит примерно под 60° с.ш. Он идентифицируется по распространению южных азональных видов и западных лесных палеарктов, с одной стороны, северо-среднетаежных элементов фауны, с другой. Индикаторами его служат границы ареалов и оптимумов ареалов 42 видов птиц, северных и южных. Данный рубеж показывает удовлетворительное совпадение с линиями сумм активных температур 1600°C. На крайнем юго-западе Восточной Фенноскандии он имеет дополнительную ветвь подзонального (регионального) уровня, совпадающую с линией сумм активных температур 1800°C. Эта ветвь проходит через юго-западную и южную оконечность Финляндии (береговой и шхерный районы, Аландские острова), а затем уходит на южное побережье Финского залива и материк между Чудским озером и оз. Ильмень. В регионах северной Прибалтики, включая Эстонию и Латвию, уже явно выражено преобладание южных азональных видов и западных палеарктов. Из них 10 видов птиц имеют на данном отрезке границы ареалов и 8 – границы оптимумов ареалов.

В системе зональных и подзональных рубежей в распространении птиц особо выделяется по своей значимости орнитогеографический рубеж 3, названный границей между освоенной и неосвоенной частями таежных регионов (Сазонов, 1997). Это северный предел распространения в таежной зоне почвенно-климатических условий, наиболее благоприятных для ведения земледелия, что обуславливает максимальную аграрную освоенность и высокую исходную плотность сельского населения в районах к югу от него. В биоклиматическом отношении данный рубеж совпадает с линией сумм активных температур 1400°C. К северу от него значительно снижается потенциальное плодородие почв, уменьшается продукция биомассы растений, падает производительность и полнота древостоев, возрастает заболоченность территории. В биоценотическом плане рубеж является линией раздела филоценогенетических комплексов птиц, присущих бореальному и гипоарктическому поясу лесов. Всего насчитывается 25 видов птиц – северных и южных, имеющих на данном рубеже границы ареалов. Еще у 20 видов в освоенной части таежных регионов расположены границы оптимумов их ареалов.

Следующий подзональный рубеж дислоцируется на границе между равнинной и приполярной низкогорной тайгой. Он совпадает с линией сумм активных температур 1000°C. Данный рубеж квалифицирует 20 видов птиц с границами ареалов и 20 – с границами оптимумов ареалов. В западной части Кольского по-

луострова и в заполярной Финляндии многие виды птиц с южными и западными связями характеризуются повышенной встречаемостью, благодаря наличию скандинавского коридора, по которому южные виды распространяются необычным путем – с севера и северо-запада. Скандинавский коридор распространения птиц имеет корни в послеледниковой истории формирования фауны. Следуя вдоль подножия Скандинавских гор, а затем по коридору Куусамо и местностям с плодородными почвами Хибинских гор (южный берег оз. Имандра), в Лапландию и северную Карелию проникает целый ряд южных видов (всего около 30).

Между двумя упомянутыми выше орнитогеографическими рубежами располагается еще один подзональный рубеж, менее значимый в ареалогическом плане, но важный в геоэкологическом отношении. Он определяет границу между переходным и северным зоогеографическим регионом таежной зоны и совпадает с линией сумм активных температур 1200°C. Среди птиц, имеющих здесь северные и южные границы ареалов, насчитывается 10 видов, еще у 8 видов расположены границы оптимумов ареалов. К северу от данного рубежа наблюдается тотальное обеднение в составе орнитокомплекса европейских широколиственных лесов, которое выражается прежде всего в резком сокращении плотности населения большинства южных птиц (Сазонов, 1997). Такой обычный вид, как зяблик, может отсутствовать на гнездовье в ряде водораздельных и приморских местностей: некоторые местности между озерами Куйто и Паанаярви, архипелаги островов Белого моря, начиная с Шуйостровского.

4.3. Орнитогеографическое деление таежной зоны Восточной Фенноскандии и Севера Русской равнины

В соответствии с проведенным орнитогеографическим делением, на западе евразийской тайги, в пределах Скандинаво-Обской провинции, предложенной еще П.П.Сушкиным (1925), выделены 8 меридиональных секторов: шесть по преимуществу равнинных и два горных – Скандинавский и Уральский (рис. 2). Территория тайги Восточной Фенноскандии и севера Русской равнины делится на 3 сектора, которые в свою очередь подразделяются на 12 орнитогеографических округов (Бианки, 1922; Портенко, 1937, 1965; Естафьев, 1977, 1981; Сазонов, 1996, 1997). В северо-западном секторе обособляются Лапландский лесной, Поморский, Озерно-Финляндский, Ладожско-Онежский, Прибалтийский северный и Валдайско-Волжский округи. В срединный сектор входят Двинско-Мезенский, Важско-Вычегодский и Волжско-Вятский округи. Северо-восточный сектор включает Тимано-Печорский, Сысоло-Камский и Волжско-Камский округи. Из них 4 округа – Прибалтийский северный, Валдайско-Волжский, Волжско-Вятский и Волжско-Камский, лежат южнее 60° с.ш. и не входят в область собственно тайги, определяемую по орнитогеографическим критериям (северо- и среднетаежная подзоны). Скандинавскому горному сектору соответствует одноименный округ, Уральскому сектору – Рипейский округ. Даны описания таежных округов, особенно подробно характеризуется авиафаунистическая специфика

округов, выделяемых для территории Восточной Фенноскандии. Различия между ними обосновываются данными по асимметрии ареалов птиц, характеристиками

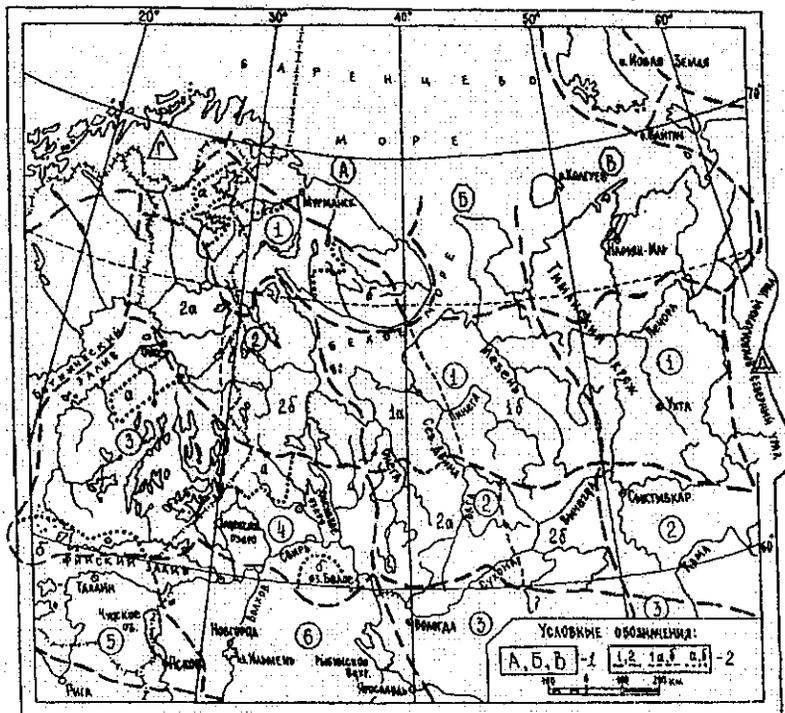


Рис. 2. Схема орнитогеографических округов таежной зоны Восточной Фенноскандии и Севера Русской равнины

1. Обозначение секторов А – Северо-западный, Б – Средний, В – Северо-восточный, Г – Скандинавский (Норвежская провинция), Д – Уральский (Рипейская провинция) 2. Границы и номера округов, подокругов и участков.

Сектор А, округа 1 Лапландский лесной (а, б – западный и восточный равнинные участки); 2) Поморский (2а, 2б – Северофинляндский и Северокарельский подокруга); 3) Озерно-Финляндский (а, б – участки Суоменселькя и береговой-шхерный крайнего юго-запада страны); 4) Ладожско-Онежский (а, б – участки Внутренняя Карелия и Южно-Вепский); 5) Прибалтийский Северный; 6) Валдайско-Волжский. Сектор Б, округа 1 Двинско-Мезенский (1а, 1б – Онего-Двинский и Мезено-Пинежский подокруга); 2) Важско-Вычегодский (2а, 2б – Важский и Вычегодский подокруга); 3) Волжско-Вятский. Сектор В, округа 1) Тимано-Печорский; 2) Сысоло-Камский; 3) Волжско-Камский

набора квалифицирующих видов, сведениями по сменам состава локальных фаун: в зональном аспекте – от южной тайги до приморской тундры и лесотундры, на региональном уровне – по градиентам от Карелии до Урала.

4.4. Предложения по обновлению номенклатуры единиц орнитогеографического районирования

По результатам исследований произведена систематизация критериев и принципов орнитогеографического (зоогеографического) деления тайги. Одновременно они сопоставляются с критериями и принципами, применяемыми в зонально-ландшафтном (геозоологическом) районировании таежных территорий. В качестве основных орнитогеографических таксонов предлагаются царство, область (подобласть), провинция, округ и фаунистический участок (таксон классической зоогеографии). Желательно доводить орнитогеографическое деление тайги до уровня округа, служащего базисной единицей зоогеографического районирования. В отдельных случаях правомочно вычленение фаунистических участков, резко отличающихся в авиафаунистическом отношении и имеющих двойное зоогеографическое подчинение. Для широкого использования в орнитогеографии такого таксона, как район, на наш взгляд, не имеется достаточных зоогеографических оснований. Ранг фаунистического участка выше, чем ландшафтно-орнитологического района. Подавляющее большинство критериев выделения района относится к числу геозоологических и ландшафтно-экологических.

В качестве основных таксонов зонально-ландшафтного (геозоологического) районирования выступают зоогеографический регион и ландшафтно-орнитологический район. Зоогеографическому региону соответствует в физико-географическом районировании ландшафтная подзона или переходная между подзонами полоса тайги. Ландшафтно-орнитологический район занимает крупный территориальный контур ландшафта в индивидуальном его понимании (Исаченко, 1980).

Высказанные соображения по обновлению номенклатуры единиц зоогеографического районирования и повышению статуса отдельных таксонов, позволили по-новому определить место регионов Восточной Фенноскандии в общей системе деления Палеарктики и запада евразийской тайги. За основу взята схема биогеографического деления Палеарктики, разработанная А.Ф.Емельяновым (1974). Для территории Восточной Фенноскандии и севера Русской равнины она дополнена и уточнена с привлечением орнитогеографических материалов. Повышен статус таксонов районирования: Скандинаво-Обской провинции – до подобласти, Уральского и Скандинавского округов – до провинции. В результате осуществлено подразделение Скандинаво-Обской орнитогеографической подобласти на следующие провинции: Ботнийско-Беломорская (Восточная Фенноскандия), Двинско-Печорская (север Русской равнины), Уральская, Обская, Скандинавская (Западная Фенноскандия) (Сазонов, 2001). При этом районирование территории Восточной Фенноскандии и севера Русской равнины детализировано до

уровня округов; выделено также 6 фаунистических участков – территорий с островным или полуостровным расположением, характеризующихся наиболее контрастной фауной и двойным зоогеографическим подчинением.

ГЛАВА 5. ЗОНАЛЬНО-ЛАНДШАФТНЫЕ ФАКТОРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ЗАПАДА ЕВРАЗИЙСКОЙ ТАЙГИ

5.1. Общая географическая изменчивость основных параметров фауны и орнитонаселения

Зональные смены состава локальных фаун и географическая изменчивость орнитонаселения подчинены вполне отчетливым и ярко выраженным закономерностям, что было проиллюстрировано ранее на примере плотности населения птиц в разных частях лесной зоны Европы (Новиков, 1960). Наблюдаемые тенденции изменений фауны и населения птиц по широтным градиентам тайги (от 61° до 68 с.ш. для анализируемых районов) обусловлены двумя группами ведущих факторов – орнитогеографических и биоклиматических. Воздействие первой группы факторов заключается в зональном перераспределении преферендумов (оптимумов) ареалов птиц, когда в каждой из подзон и полос тайги формируются свои специфичные наборы видов орнитофауны из вполне определенного числа представителей различных фаунистических групп птиц. Влияние второй группы факторов выражается в уменьшении с широтой сумм активных температур за вегетационный период (с 1600° до 800°С для исследуемой территории), что определяет изменение зонального облика растительных формаций, падение производительности (бонитета) древостоев и сокращение суммарной плотности населения птиц.

Сопоставление трендов географической изменчивости анализируемых фаунистических и геоэкологических параметров – видовое разнообразие и состав локальных фаун, суммарная плотность и фауногенетическая структура населения птиц, показывает, что между ними нет полного совпадения, но имеется отчетливый параллелизм. Каждая из этих групп параметров по-своему, исходя из принципа дополнительности, характеризует зональные изменения фауны и населения птиц. Зональные смены разнообразия и состава локальных фаун более "сглажены" и менее вариативны, они с большей репрезентативностью отражают географическую изменчивость орнитофауны в целом. Устойчивость трендов локальных фаун вызвана тем обстоятельством, что они служат представительной фаунистической выборкой для обширных территорий тайги: площади выявления локальных фаун исчисляются 10-50 тыс. га в средней подзоне и 100-150 тыс. га в северной подзоне тайги.

Геоэкологические параметры – суммарная плотность населения и его фауногенетическая структура, обнаруживают более широкий размах географической изменчивости. К проявлениям собственно зональных трендов здесь добавляются локальные вариации плотности и структуры орнитонаселения, обусловленные особенностями фоновых ландшафтов ключевого участка (господствующая ко-

ренная лесная формация, заболоченность территории, продуктивность местообитаний), а также степенью антропогенной трансформации таежных экосистем. Так в условиях сильной заболоченности повсеместно возрастает участие в составе орнитонаселения арктических и гипоарктических видов. Вследствие трансформаций лесов сплошными рубками и подсечным хозяйством отмечается всплеск численности птиц из группы приокеанических бореальных формаций – веснички, белобровика и рябинника. Плотность населения двух видов этой группы – веснички и белобровика, значительно повышается также в низкогорных и среднегорных ландшафтах с их урочищами горных тундр и поясами березово-еловых криволесий.

5.2. Ландшафтная изменчивость орнитонаселения

Существование тесной корреляции между производительностью (бонитетом) древостоев и плотностью населения птиц выявлено и обсуждалось в самом общем виде в ряде отечественных и зарубежных публикаций (Владышевский, 1980; Soveri, 1940; Merikallio, 1946, 1955). Вместе с тем, проблема "бонитет и птицы" не анализировалась ранее в ландшафтном и биоценологическом аспектах. На примере сосновых лесов в разных типах ландшафта средней и северной тайги Карелии, выявляются отчетливые связи суммарной плотности населения птиц с бонитетом древостоев (рис. 3).

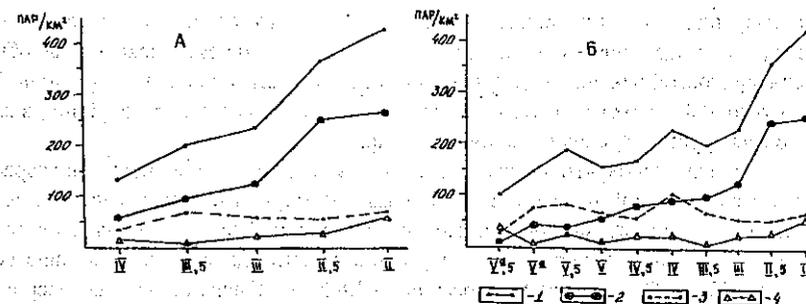


Рис. 3. Изменение суммарной плотности и участия основных филогенетических групп птиц в зависимости от бонитета сосновых древостоев

А – участки южного зоогеографического региона, Б – участки южного и переходного регионов. По оси ординат – плотность (пар/км²): 1 – суммарная плотность, 2 – бореально-неморальные виды-индикаторы бонитета древостоев, 3 – виды гипоарктического пояса лесов, 4 – эксплерентные виды.

По оси абсцисс – бонитет древостоев

По результатам анализа направлений ландшафтной изменчивости орнито-

населения, в составе таежной орнитофауны выделено 5 групп птиц, по-разному реагирующих на изменения производительности насаждений. Виды бореального пояса лесов и птицы неморальных ценозов положительно реагируют на повышение бонитета древостоев. Они демонстрируют положительную реакцию на рост производительности насаждений вследствие увеличения поверхностей питания (виды-кронники, древолазы) или усложнения ярусной структуры лесов, повышения плодородия почв, появления выходов грунтовых вод (подлесочники и наземные собиратели). Птицы-генералисты в целом нейтрально реагируют на изменения бонитета древостоев, это пластичные лесные виды (например канюк, ястреб-тетеревятник, вяхирь, желна, большой пестрый дятел, мохноногий сыч, ворон, серая ворона, пухляк, снегирь) и большинство нелесных птиц – болотные, водные и околородные, открытых стадий, синантропные. Виды-эксплеренты, тяготеющие к ранним стадиям сукцессии лесных экосистем, избегают сомкнутых лесов. Они реагируют на иные, чем бонитет, факторы среды и заметно увеличивают свою численность в случае появления обширных массивов вырубок, гарей, лиственно-хвойных молодняков. Виды гипоарктического пояса лесов, предпочитающие редкостойные и осветленные формации тайги с пониженной эдафической ролью древостоев, в целом негативно реагируют на повышение производительности и увеличение сомкнутости полога насаждений. Это такие таежные виды, как вьюрок, клест-сосновик, овсянка-ремез, свиристель, таловка, сероголовая гайка, кукушка, ястребиная сова, трехпалый дятел, глухарь, большой улит и др. Из лесных палеарктических птиц сюда относятся лесной конек, деряба, горихвостка-лысушка, серая мухоловка, хохлатая синица, обыкновенная кукушка. Крайний вариант представляют собственно гипоарктические и арктические виды, обитатели редкостойных насаждений березово-еловых криволесий и тундроподобных пустошей – чечетка, щур, овсянка-крошка, серый сорокопуд, дербник, зимняк, белая куропатка, средний кроншнеп и др.

Роль птиц гипоарктического пояса лесов в структуре орнитоценозов возрастает в северотаежной подзоне, поэтому связь суммарной плотности населения с бонитетом древостоев становится все менее очевидной по мере продвижения к северу. В южном зоогеографическом регионе участие данной группы чаще составляет 15 - 25%, в переходном регионе – 30-40% общего обилия. В северном зоогеографическом регионе показатели суммарной плотности населения птиц уже слабо коррелируют с бонитетом древостоев, так как виды гипоарктического пояса лесов занимают здесь господствующее положение (50 – 60% всего населения). Наиболее адекватно отражают связи бонитета с численностью птиц индикаторные группы орнитофауны (виды бореального пояса и виды неморальных ценозов), именно они позволяют наиболее точно диагностировать изменения производительности насаждений – для всех классов бонитета и во всех зоогеографических регионах.

5.3. Зонально-ландшафтное деление тайги и характеристика ландшафтно-орнитологических районов Карелии

Проведенные геоэкологические исследования позволили обосновать общую схему зонально-ландшафтного районирования территории Карелии и Восточной Финноскандии (рис. 4). В пределах таежной зоны выделены следующие зоогеографические регионы – южный, переходный, северный и низкогорно-среднегорный регион Лапландии. В таежных районах, примыкающих к Белому

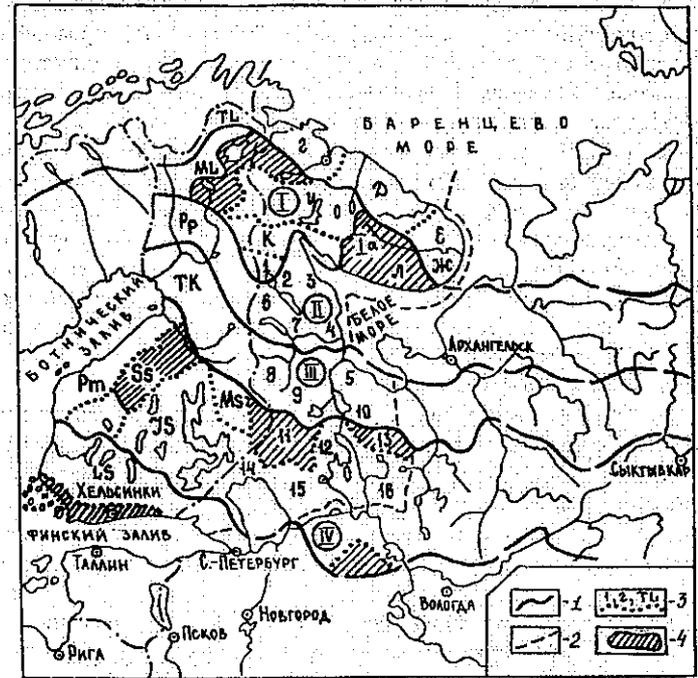


Рис. 4. Общая схема орнитологического зонально-ландшафтного районирования Восточной Финноскандии

I – границы зоогеографических (геоэкологических) регионов; 2 – восточная граница Финноскандии; 3 – границы и номера ландшафтно-орнитологических районов; 4 – наиболее контрастные участки островного и полуостровного типа с двойным зоогеографическим подчинением.

Обозначения зоогеографических регионов тайги: I – низкогорный и среднегорный регион Лапландии (Ia – Лапландский предгорно-равнинный подрегион); II – северный регион; III – переходный регион; IV – южный регион.

мюрю и Ботническому заливу, обособляется приморский подрегион, находящийся

под влиянием морских условий климата и характеризующийся широким распространением сильнозаболоченных приморских ландшафтов и островных экосистем архипелагов. В западных и восточных частях Русской и Финской Лапландии, помимо господствующей области низкогорий и среднегорий, выделен предгорно-равнинный Лапландский подрегион. В ходе составления общей схемы зонально-ландшафтного деления Восточной Фенноскандии, произведена состыковка ее с зоогеографическим зонированием Финляндии (Merikallio, 1958; Järvinen, Väisänen, 1980), а также с ландшафтно-орнитологическим районированием Кольского полуострова (Бианки и др., 1993). С позиций принципов островной биогеографии рассмотрено положение наиболее контрастных в авиафаунистическом и геоэкологическом отношении участков островного и полуостровного типа, имеющих двойное зоогеографическое подчинение. В качестве "таежных полуостровов" выделены район Суоменселькя в Финляндии, районы Внутренняя Карелия и Северное Водлозерье в Республике Карелия. Они имеют двойственную зоогеографическую природу, принадлежат одновременно и к южному, и к переходному зоогеографическим регионам. Ведущая роль в сложении локальных фаун принадлежит северо-среднетаежным, гипоарктическим и арктическим видам. Но по геоэкологическим критериям, на первое место по участию в суммарной плотности населения птиц выходят, хотя и с незначительным отрывом, виды южного происхождения. На этом основании перечисленные выше таежные полуострова отнесены к южному зоогеографическому региону.

Для каждого из зоогеографических регионов разработана шкала показателей обилия по трем категориям суммарной плотности населения птиц: низкая, средняя и высокая (табл. 2). Исходя из предложенной градации и по материалам широкомасштабных количественных учетов орнитофауны, проведено районирование территории Карелии по средней суммарной плотности населения птиц с использованием карты лесных ландшафтов республики (Волков и др., 1990, 1995).

Таблица 2

Категории суммарной плотности населения птиц для основных зоогеографических регионов на территории Карелии

Зоогеографические регионы	Категории суммарной плотности и соответствующие показатели обилия птиц (пар/км ²)		
	низкая	средняя	высокая
Северный	75-125	130-175	180-235
Переходный	100-150	155-200	205-310
Южный	100-225	230-315	320-550

Обобщение обширного объема фаунистических и геоэкологических материалов, собранных в Карелии и сопредельных регионах, позволило разработать детальную схему ландшафтно-орнитологического районирования территории республики (рис. 5). В результате выделены следующие ландшафтно-орнитологические районы: 1) Южнолапландский, 2) Приполярный озерный, 3) Приполяр-

ный беломорский, 4) Северный беломорский, 5) Южный беломорский, 6) Куйто-

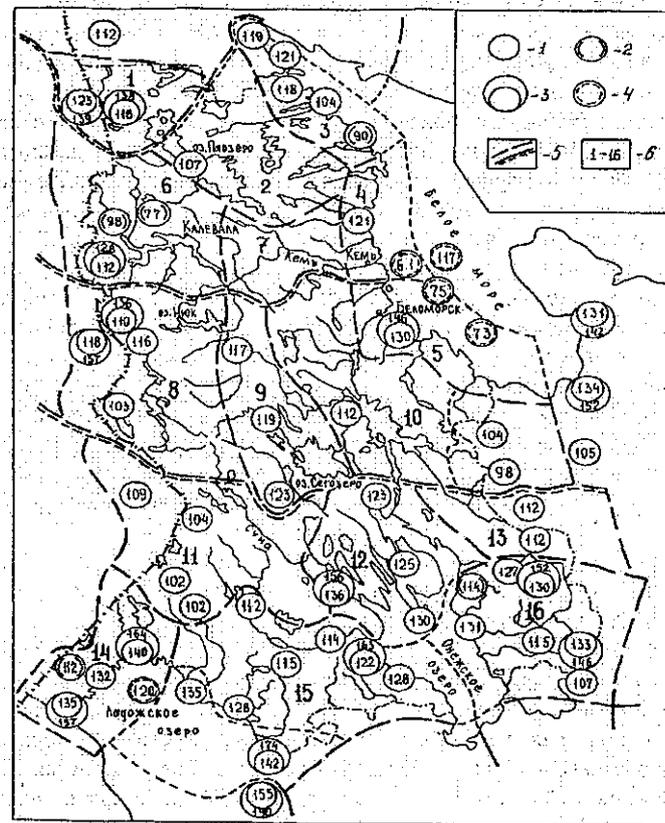


Рис. 5. Ландшафтно-орнитологические районы Карелии и видовое разнообразие их локальных фаун

1 – локальные фауны (ЛФ) с высокой и средней степенью изученности; 2 – ЛФ с низкой степенью изученности; 3 – конгломераты природных ЛФ, природных и антропогенных ЛФ; 4 – локальные фауны архипелагов; 5 – границы ландшафтно-орнитологических районов и зоогеографических регионов; 6 – номера районов.

Цифры в кружках обозначают число гнездящихся видов.

зерский, 7) Северный аапа, 8) Ребольский, 9) Сегозерский сельговый, 10) Выгозерский, 11) Внутренняя Карелия, 12) Заонежский, 13) Северное Водлозерье и

верховья р. Выг, 14) Северо-западное Приладожье, 15) Ладожско-Онежский перешеек, 16) Водлинский (Сазонов, 1996, 2001). Определены основные зоогеографические параметры фауны и населения птиц, свойственные конкретным районам. Составлены краткие зоогеографические очерки выделенных районов. В них раскрыта ландшафтно-экологическая специфика территории и дана характеристика фоновых ландшафтов, приведены списки квалифицирующих и характерных видов орнитофауны, выявлены наборы доминантов и фоновых видов орнитофауны, показаны вариации состава локальных фаун под влиянием антропогенных факторов, охарактеризована встречаемость редких и уязвимых видов, определено размещение важных для фауны водно-болотных угодий и ценных лесных объектов.

По итогам ландшафтно-орнитологических исследований обоснована следующая иерархия ведущих факторов географической и ландшафтной изменчивости фауны и населения птиц таежных территорий: генетический тип ландшафта и его положение в системе зональных и подзональных координат, общая продуктивность местообитаний и структурная неоднородность (мозаичность) ландшафта, производительность (бонитет) древостоев и ярусное строение насаждений, степень заболоченности территории и развитие гидрографической сети, уровень антропогенной трансформации экосистем и особенности пожарного режима древостоев.

Генетический тип ландшафта и широта местности. От генетического типа ландшафта и его положения в системе зональных и подзональных координат зависят основные параметры макро- и мезоклимата, характер преобладающих растительных формаций, а также биоклиматические характеристики данного района или местности, что определяет соответствующие изменения состава локальных фаун и показателей суммарной плотности населения птиц. В качестве главных зональных и подзональных рубежей на территории Восточной Фенноскандии выступают обозначенные выше биоклиматические линии с суммами активных температур выше 10° С за вегетационный период: 1600° С генерализованная южная орнитогеографическая граница тайги, 1400° С граница между освоенной и неосвоенной частями тайги, 1200° С граница переходного и северного зоогеографического регионов, 1000° С граница низкогорной тайги, 700° С северная орнитогеографическая граница тайги. В каждом из зоогеографических регионов и ландшафтно-орнитологических районов, на уровне типа ландшафта или его сочетаний, формируются специфические наборы локальных фаун и складываются свои зональные соотношения основных фаунистических групп птиц в составе орнитонаселения.

Продуктивность и структура местообитаний, бонитет древостоев. Видовое разнообразие локальных фаун птиц больше зависит от общей продуктивности местообитаний (включая нелесные станции), от структурной неоднородности ландшафта, то есть исходной степени его мозаичности: разнообразие типов лесных местностей, мозаика сочетания типов урочищ, выраженность господства

фоновых и присутствие редких типов местообитаний. С бонитетом лесов напрямую связаны показатели суммарной плотности населения птиц и участие основных филоценогенетических групп орнитофауны. Связи бонитета древостоев с плотностью населения птиц наиболее отчетливо отражают индикаторные группы – виды бореального пояса лесов и виды неморальных ценозов. Показатели видового разнообразия и численности бореальных и в особенности неморальных видов зависят, помимо бонитета, от сложности ярусного строения насаждений – выполненности кронового и подкронового пространства, развитости подроста, подлеска и травяно-кустарничкового покрова, наличия плодородных почв и выходов грунтовых вод. Виды гипоарктического пояса лесов, предпочитающие таежные местообитания с пониженной эдафической ролью древостоев, в целом негативно реагируют на повышение бонитета насаждений. В переходном и северном зоогеографическом регионах их участие возрастает до 30-40 и 50-60% всего населения, что коррелирует с широким распространением в северотаежной подзоне редкостойных и осветленных формаций тайги.

Степень заболоченности территории и развитие гидрографической сети. Высокая степень заболоченности территории и наличие крупных открытых болот, рассекающих лесные массивы, формируют особый микроклимат и облик ценозов ландшафта, заключающийся во взаимопроникновении и увеличении зон контакта лесных и болотных биотопов. От дренажа территории зависит развитие проточных и застойных типов экосистем, соотношение различных типов болот и заболоченных лесов. Указанные факторы влияют на птиц как опосредованно (через бонитет древостоев), так и напрямую, через предоставление специфических стадий для гидрофильных и болотных птиц. В распределении последних важную роль имеет принадлежность водных и болотных экосистем к олиго-, мезо- или эвтрофному типу, что в свою очередь определяется параметрами общей продуктивности ландшафта.

В условиях монотонной плакорной тайги, наличие болот и заболоченных лесов становится фактором, способствующим повышению видового разнообразия орнитофауны. Важное значение в биотопическом размещении птиц приобретают сосняки кустарничково-сфагновые и чернично-сфагновые, но в особенности – ельники логовые, сосняки корбовые, березняки и черноольшаники корбовые с проточным увлажнением. В сильно освоенных человеком регионах южной и средней тайги, крупные естественные болотные массивы выполняют роль локальных и региональных убежищ (рефугиумов) для целого ряда редких и уязвимых видов птиц – болотных, водных и лесных, включая редкие виды дневных хищников, сов и дятлов (Николаев, 2000).

Уровень антропогенной трансформации экосистем. Воздействие ведущих для тайги антропогенных факторов – сплошные рубки лесов и аграрное освоение местности, во многом сходно по своим последствиям для лесных экосистем и орнитофауны. Различия касаются длительности воздействия – единовременный эффект в случае рубок лесов (прекращение эксплуатации лесных массивов на

оборот рубки древостоев), перманентное влияние в случае аграрного освоения; длительное в течение веков возделывание постоянной пашни, периодическое возобновление подсеки с оборотом в 30-40-лет в эпоху патриархального сельского хозяйства. С рубками тесно связано размещение видов-эксплерентов, тяготеющих к ранним стадиям сукцессии лесных экосистем. Их доля в составе населения птиц заметно возрастает в ландшафтах с максимальной сменой пород и образованием обширного фонда лиственных и лиственно-хвойных молодняков. Для ведения подсечного хозяйства выбирались насаждения самых высоких бонитетов, здесь эффект роста группы птиц-эксплерентов был наибольшим. Наследием предшествующего подсечного хозяйства в современных лесах являются фрагменты сельхозугодий, пастбищные перелески и богатые вторичные леса (устойчиво производные насаждения), что и сегодня ощутимо влияет на соотношение главных филогенетических групп птиц - таежных, бореальных, неморальных и эксплерентных, в районах южной и средней Карелии, для которых в прошлом был характерен высокий и очень уровень аграрного развития (сельское хозяйство, Заонежье, Пудожье, северо-западное Приладожье).

В процессах формирования фауны и населения птиц на вырубках, образующихся в результате сплошных концентрированных рубок, и на гарях, возникающих после крупных пожаров, имеется своя отчетливо выраженная специфика (Кулешова, 1976; Козленко, 1987; Ahlen, 1975). Последствия умеренных низовых пожаров в сомкнутых лесах благоприятны для видов гипоарктического пояса лесов и некоторых эксплерентных видов. Вековые циклы пожарных режимов в спелых древостоях в ситуациях, приводящих к накоплению запасов отмершей и сухостойной древесины, способствуют поддержанию численности ряда древесоловов и лесных дуплогнездящих - трехпалый дятел, обыкновенная пищуха, мухоловка-пеструшка, пухляк, хохлатая синица и другие.

ГЛАВА 6. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ ДИНАМИКИ ОРНИТОФАУНЫ РЕГИОНА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ЕСТЕСТВЕННЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Подробно анализируется воздействие на фауну и население птиц таежной зоны ведущих антропогенных факторов - сплошные рубки лесов, аграрное освоение местности, урбанизация территории. Тенденции многолетней и вековой динамики орниотофауны прослежены для четырех крупных блоков модельных территорий - Северо-западная Карелия, Прибеломорье, Внутренняя Карелия, Западное Прионежье, за периоды 50 и 100-120 лет (1950-2000, 1880-2000). Обобщение полученных сравнительных исторических материалов производилось путем составления таблиц оборота видов, с разделением их на категории - вселение, увеличение численности, сокращение численности, исчезновение за указанные временные отрезки. Подобные диахронные срезы орниотофауны получены в общей сложности для 11 модельных территорий, которые репрезентативно представляют основные зоогеографические регионы и ландшафтные районы респу-

блики.

6.1. Основные тенденции изменений фауны и населения птиц под влиянием антропогенных факторов

Сплошные рубки лесов. В пик развития лесозаготовок - середина 60-ых годов, на территории Карелии сплошными рубками проходило до 200 тыс. га лесных площадей в год. В результате, за исторически короткий период времени коренные хвойные леса сменились лиственно-хвойными молодняками и вторичными насаждениями, которые заняли положение господствующих растительных формаций. В районах интенсивной лесозаготовки происходит ликвидация - полная или частичная, элементов среды обитания, свойственных представителям аборигенной таежной орниотофауны. Особенно резко ухудшаются экологические условия для видов, связанных в питании с мертвой древесиной и фауными деревьями, для птиц, предпочитающих спелые древостои с развитым кроновым и подкroновым пространством (прежде всего хвойные, но также и лиственные), для большинства видов-дуплогнездящих и для ряда птиц, нуждающихся при гнездовании в крупномерных деревьях (дневные хищники и совы, лесные нырки).

Среди видов с негативной реакцией на сплошные рубки лесов выделяются три основные ценоцические группы (Сазонов, 1999 а,б).

1. *Виды-индикаторы коренных хвойных древостоев.* Данная группа объединяет птиц, связанных с коренными хвойными лесами на протяжении всего годового цикла (зимующие виды) или все время пребывания в гнездовом ареале (мигрирующие виды): глухарь, трехпалый дятел, кукушка, обыкновенная пищуха, малая мухоловка, деляба, зеленая пеночка, сероголовая гаичка, синехвостка, щур. Большинство из них имеют древние, плейстоценового возраста связи с тайгой, часть узко специализированы в отношении поверхностей питания (трехпалый дятел, пищуха, малая мухоловка, синехвостка, зеленая пеночка).

2. *Виды-кронники спелых хвойных лесов.* Для птиц данной группы старые хвойные леса важны прежде всего как стадия гнездования и зимовки (зимующие виды). Это московка, желтоголовый королек, теньковка, виды клестов - еловик, сосновик и белокрылый, свиристель, хохлатая синица. Вне гнездового периода и особенно в сезоны миграций указанные виды могут быть встречены в лесах самого разного состава и возраста, а клесты в годы обильного плодоношения ели и сосны могут гнездиться также и на зарастающих вырубках и гарях с сохранным подростом, тонкомером и семенными куртинами хвойных пород.

3. *Виды высокоствольных лесных массивов.* В данную группу входят разные по биологии птицы, часть видов экологически не связаны с лесом. Важный лимитирующий фактор в их размещении - необходимость при гнездовании высокоствольных лесных массивов с крупномерными и фауными (дуплистыми) деревьями. Это многие дневные хищники и совы, утки-дуплогнездящие, крупные дятлы и некоторые другие птицы: бородастая и уральская неясыть, мохноногий и воробьиный сычи, скопа, орлан-белохвост, беркут, большой подорлик, ястреб-

тетеревинок, чеглок, ворон, лугок, большой крохаль, гоголь, клинтух, седой дятел, желна, белоспинный дятел.

Высокие и стабильные показатели плотности населения птиц-индикаторов коренных древостоев и близких к ним ценоотических групп орнитофауны (группы 1-3) отмечаются в коренных и условно-коренных хвойных лесах: в старых ельниках 70-90 пар/км² или в среднем 76 пар/км² (24% всего населения), в коренных сосняках 35-40, в среднем 38 пар/км² (12% населения – данные для среднетаежной подзоны). Во вторичных приспевающих ельниках участие ценоотических групп 1-3 составляет 41 пар/км² (9%), в производных приспевающих сосняках – 23 пар/км² (7%), в спелых и перестойных березняках и осинниках – 19 пар/км² (6% населения). В лиственных лесах показатели обилия видов групп 1-3 находятся в прямой зависимости от встречаемости уцелевших фрагментов хвойных пород – ельников логовых, сосняков кустарничково-сфагновых по окрайкам болот. Особенно резко падает численность индикаторных ценоотических групп в лиственно-хвойных молодняках – до 6 пар/км² для сосновых и еловых местообитаний (2% суммарного населения); гнездование этих птиц на вырубленных площадях ограничено куртинами хвойных недорубов.

В ходе посткатастрофического развития лесной растительности на вырубках и гарях происходит последовательная смена нескольких ценоотических групп птиц. Основными среди них являются следующие (Сазонов, 1999 б).

1. *Пионерные виды.* Данная группа включает птиц, заселяющих свежие вырубки и несомкнувшиеся молодняки. Изначально это виды открытых стадий и некоторые птицы водно-болотных местообитаний; по мере зарастания лесосек они выбывают из состава гнездовой орнитофауны открытых лесом площадей. Из видов открытых стадий сюда относятся тетерев, полевой лунь, пустельга, козодой, луговой чекан, обыкновенная каменка, белая трясогузка, обыкновенная овсянка, серая славка, садовая камышевка, бормотушка. Повсеместно для свежих лесосек характерны такие гидрофильные и болотные птицы, как чирок-свистунок, черныш, бекас, большой улит, фифи, желтая трясогузка, луговой конек и др.

2. *Виды ранних стадий сукцессии лесных экосистем.* В данную ценоотическую группу входят дендрофильные птицы, предпочитающие лиственно-хвойные молодняки. Указанная группа видов начинает заметно преобладать в составе фауны и населения птиц со стадии сомкнутых молодняков, то есть в древостоях возраста 10 лет и более. Основной ее костяк образуют птицы двух фаунистических комплексов – южного и северного, роль которых заметно изменяется в зависимости от широты местности. Во-первых это виды орнитокомплекса европейских широколиственных лесов и южные палеарктические виды: кустарниковые, опушечные и предпочитающие сукцессионно омоложенные насаждения с развитым травостоем и подлеском (вальдшнеп, горлица, вертишейка, черный стриж, славки, сверчки, камышевки, соловей, жулан, чечевичка, зеленушка и др.). Их доминирование явно выражено в молодняках среднетаежной подзоны Карелии (южный зоогеографический регион), но в северотаежной подзоне их участие в

составе орнитокомплекса резко уменьшается и более или менее существенно только в пределах южной ее части (переходный зоогеографический регион). С другой стороны, очень важное место в биоценозах лиственно-хвойных молодняков занимает связка из трех северобореальных видов – весничка, белобровик и рябинник. К видам северной тайги, лесотундры и южной кустарниковой тундры относятся чечетка, таловка, серый сорокопуд, овсянка-крошка, белая куропатка, дербник и ястребина сова. С продвижением в высокие широты, участие видов южного происхождения в составе локальных фаун значительно снижается и одновременно в сукцессионно омоложенных древостоях резко возрастает роль птиц северного комплекса. В лиственно-хвойных молодняках северного зоогеографического региона таежные, северобореальные и гипоарктические виды становятся группами, явно доминирующими по численности.

3. *Экологически пластичные виды.* К данной группе относятся остальные дендрофильные птицы, населяющие леса самого разного состава и возраста. С наибольшей плотностью они гнездятся все же в средневозрастных, приспевающих и спелых древостоях. Среди птиц этой группы выделяется несколько эврибионтных видов, раньше всего заселяющих вырубки – со стадии сомкнутых молодняков (6-10 лет), хотя наиболее массовое заселение ими молодняков начинается с возраста древостоев 15-20 лет: лесная завирушка, зарянка, горихвостка-лысушка, певчий дрозд, зяблик, чиж, снегирь, пухляк, сорока, большой пестрый дятел, вяхирь, рябчик и др.

В процессах формирования орнитофауны лиственно-хвойных молодняков прослеживаются отчетливо выраженные тренды географической изменчивости орнитокомплекса. В южном зоогеографическом регионе, то есть на большинстве территорий среднетаежной подзоны, ведущее положение в молодняках занимают птицы фауны европейских широколиственных лесов и лесные палеарктические виды с южными связями. Заметная роль принадлежит также видам приокеанических бореальных формаций (особенно весничке и белобровику), широко представленным в орнитофауне молодняков по всей таежной зоне – от южной тайги до северного предела сомкнутых лесов. И все же виды южного комплекса преобладают в структуре фауны и населения птиц на зарастающих вырубках и в сомкнутых молодняках, что объясняется значительной долей их участия в составе локальных фаун среднетаежной подзоны в целом (30-40% общего видового разнообразия). Таким образом, развитие орнитофауны на вырубках и молодняках среднетаежной подзоны совершается преимущественно по "южному" варианту сукцессий птичьего населения.

В северном зоогеографическом регионе на первое место по численности среди птиц вырубков, гарей и молодняков выходят северо-среднетаежные, приокеанические бореальные и гипоарктические лесные виды. Здесь сукцессии фауны и населения птиц после сплошных рубок и пожаров происходят по "северному" варианту. Масштабы ожужения орнитофауны молодняков минимальны, как и в целом по локальным фаунам региона (15-20% южных видов в общем видо-

вом разнообразии). Имеется и более общее объяснение причин обеднения состава птиц южного комплекса, наблюдаемого на вырубках и в молодняках на Севере. Это логика ареалов птиц, когда границы распространения многих видов-южан сюда попросту не доходят. Местности севернее 64° с.ш. неблагоприятны для них по преобладающему фону климатических и эдафических условий. Формирующиеся на Севере плакорные лиственно-хвойные молодняки не удовлетворяют и основным биоценотическим требованиям южных видов, прежде всего по габитусу насаждений и качеству кормовой базы: слабая смена хвойных пород лиственными, пониженные полноты молодняков, низкое плодородие здешних оподзоленных, торфянистых и каменистых почв, а также обедненный состав фауны беспозвоночных (Чернов, 1978). Немногие встречающиеся на Севере южане имеют поэтому крайне незначительные показатели плотности гнездования в плакорных северотаежных молодняках.

Сукцессии птичьего населения на вырубках и гарях в переходном зоогеографическом регионе, а также на некоторых территориях среднетаежной подзоны (Внутренняя Карелия, Северное Водлозерье) идут, с точки зрения трендов географической изменчивости, по "промежуточному" варианту. В соответствии со спецификой локальных фаун региона (30-35% северных и 21-28% южных видов), соотношение птиц северного и южного комплекса в структуре орнитонаселения вырубок и молодняков оказывается сравнительно уравновешенным. Случаи преобладания птиц-южан регистрируются в ряде уклоняющихся по параметрам продуктивности типов ландшафта или как исключение – в южной трети целого крупного ландшафтного района (сельговое Сегозерье), который выделяется наиболее производительными древостоями и повышенным плодородием почв на фоне типичного северотаежного окружения.

Аграрное освоение местности. В ходе аграрного развития, на территории таежных регионов Европейского Севера сформировались два крайних типа аграрных местностей – угодья мозаичного и современного агроландшафта, различающиеся по давности освоения и размерам контуров сельхозугодий (Сазонов, 1988). Отличительными чертами мозаичного агроландшафта, типичного для эпохи патриархального сельского хозяйства, были малодворность деревень, мелкоконтурность и разбросанность возделываемых угодий и устойчивость подсечной системы земледелия, воздействию которой подверглось не менее четверти площади лесов южной и частично средней Карелии.

Современные методы ведения сельского хозяйства, ориентированные на преимущественное использование мелиорированных угодий (75% площади пашни) и создание укрупненных земельных контуров, имеют своим следствием резкое уменьшение степени мозаичности агроландшафта. В местностях с интенсивным земледелием почти полностью исчезают виды, для которых необходимо наличие элементов древесно-кустарниковой растительности, завалуненных или заболоченных стадий. Суммарная численность птиц, предпочитающих местообитания мозаичного агроландшафта, снижается на обширных массивах возделываемых

земель до 25 пар/км², по сравнению с 63 пар/км² на мелкоконтурной пашне (то есть в 2,5 раза). Во внутренних частях крупных массивов сельхозугодий имеют сравнительно высокую численность только 6-8 видов: полевой жаворонок, чибис, большой крошней, желтая трясогузка, луговой конек, болотная сова, сизая чайка. Суммарная плотность населения птиц, тяготеющих к обширным открытым пространствам, увеличивается в современном агроландшафте до 77 пар/км², по сравнению с 30,5 пар/км² в мозаичных агроландшафтах (рост в 2,5 раза). Общая плотность населения птиц уменьшается со 159 пар/км² для мозаичных агроландшафтов до 128 пар/км² на угодьях современного агроландшафта; наиболее выражен эффект снижения численности и видового разнообразия пернатых на осушенных торфяниках (104 пар/км²).

Урбанизированные территории. В урбанизированных экосистемах на первое место по численности выходят немногие представители синантропной фауны, прежде всего зерноядные птицы и виды со смешанным питанием, тесно связанные в своем происхождении с засушливыми стациями и богарным земледелием, способные наиболее эффективно использовать массовые утечки кормов антропогенного происхождения. Общая плотность населения птиц увеличивается в ряду от малодворной деревни через современное село к селитебным территориям большого города (254, 576 и 693 пар/км²), целиком за счет прироста популяций синантропных птиц (67, 86 и 92% суммарной плотности). Из них 5 видов – домовый и полевой воробьи, сизый голубь, галка и серая ворона, составляют более 80% населения птиц городов.

Выявлены новейшие тенденции динамики орнитофауны на урбанизированных территориях Карелии за последние 20-30 лет. Главные изменения в составе фауны и населения птиц городов обусловлены последствиями современного экономического кризиса (начиная с 1991-1992 гг.): сокращение количества пищевых отходов, уменьшение потерь сельхозпродукции, снижение уровня зимней подкормки пернатых. Общее ухудшение кормовой базы для синантропных птиц вызвало упадок популяций наиболее специализированных видов – сизого голубя, домового воробья и галки, численность которых на урбанизированных территориях сократилась в 2-3 раза (а у галки зимой даже в 5 раз). У двух видов – серой вороны и большой синицы, отмечен 2-3 кратный рост городских популяций. Они оказались лучше других приспособленными к изменению экологической ситуации в городах. Дополнительный приток особей серой вороны и большой синицы зимой в города обусловлен еще и резким сокращением утечек кормов антропогенного происхождения в сельской местности. Упадок популяций синантропных дуплогнездников (воробьи, скворец) стал одной из причин увеличения численности в городских парках и скверах лазоревки и мухоловки-пеструшки. Среди сезонных посетителей отмечается значительный рост численности кормящихся в городах чаек – сизой, озерной, серебристой и клуши. Он сопровождался поэтапным изменением их поведения и переходом к кормодобыванию преимущественно в жилых кварталах.

За последние два десятилетия в Карелии отмечается углубление процессов урбанизации среди целого ряда наземных, водных и околоводных птиц: кряква, лысуха, серая ворона, большая синица, лазоревка, рябинник, белая трясогузка, зеленушка и др. Из врановых второй волны урбанизации заметно увеличилась численность в городах у сороки, кроме того появились на гнездовой ворон и сойка. Освоение территорий городов сопровождается изменениями различных сторон биологии и поведения пернатых:

На современном этапе урбанизации, специфические приспособления птиц к городскому ландшафту приобретают микроэволюционное значение, поскольку получают повсеместное распространение и закрепляются сравнительно жестко — на постоянной основе и среди большинства городских особей. Это прежде всего такие черты биологии и поведения у видов-новопоселенцев большого города, как привыкание к фактору беспокойства и выработка нулевой дистанции спугивания; преимущественное гнездование в жилых кварталах и увеличение плотности населения по сравнению с естественными биотопами (вплоть до образования полуколониальных поселений), широкое использование зданий и технических сооружений для размещения гнезд, образование концентраций в местах постоянной подкормки и активное выпрашивающее поведение, пластичная смена мест кормежки и рационов питания в зависимости от лабильности городских источников корма, возрастание степени оседлости и зимовка большей части местной гнездовой группировки в городах и т.п. Как результат, отмечается формирование достаточно замкнутого городского населения или обособление оседлых урбанистических популяций отдельных видов (кряква, серая ворона, сорока, большая синица, лазоревка, зеленушка и др.).

6.2. Оценка тенденций вековой динамики орнитофауны

региона под влиянием естественных и антропогенных факторов

Максимальные сдвиги в составе локальных фаун, размещения и численности птиц отмечены за истекшее столетие в южном зоогеографическом регионе: расположение в пределах освоенной части таежной зоны с наиболее благоприятными почвенно-климатическими условиями и исходно высокой плотностью расселения человека, повышенные уровни аграрного освоения, мелиорации земель, урбанизации территории и эвтрофирования водоемов, развитие сукцессий птичьего населения на вырубках и молодняках по южному варианту и т.д. Здесь регистрируются наиболее впечатляющие темпы оборота видов за последние 50-100 лет; максимальные масштабы оожнения орнитофауны и вместе с тем — прогрессирующего обеднения фауны и населения аборигенных обитателей тайги.

Возрастание степени хозяйственной освоенности территории способствует улучшению экологической ситуации для популяций синантропных птиц и видов эвтрофных водоемов (особенно врановых и чайковых), для птиц обширных массивов возделываемых угодий и дендрофильных птиц, населяющих вырубки, листовенно-хвойные молодняки и сукцессионно омоложенные древостой. Обычные

и широкораспространенные виды с присущей им экологической пластичностью приходят на смену аборигенам тайги, исчезающим вследствие трофической специализации, консервативности черт поведения и выбора местообитаний, особой уязвимости в условиях преобразованных человеком ландшафтов. Таким образом, интенсивная антропогенная трансформация среднетаежных ландшафтов, помимо оожнения, имеет своим следствием также процессы "тривиализации фауны", которые уже сегодня отчетливо проявляются в сильно освоенных районах Ладожско-Онежского перешейка. Наиболее значительные масштабы оожнения орнитофауны за последние 50 лет наблюдаются среди изученных территорий в местностях Западного Прионежья (17-20% видов-южан с позитивными трендами изменений) и в Северо-западном Приладожье (22%). Причем большинство из вновь расселившихся или увеличивших численность птиц-южан и широкораспространенных видов переходят в разряд фоновых или даже доминантов населения.

В северном зоогеографическом регионе отмечаются минимальные, по сравнению со среднетаежной подзоной, масштабы изменений фауны и населения птиц в XX столетии. Суровые почвенно-климатические условия создают в целом неблагоприятный ландшафтно-экологический фон для расселения видов южного происхождения. Низкий уровень аграрного освоения (зона рискованного земледелия) и расположение на периферии системы расселения человека обуславливают ограниченность распространения и незначительность площадей сельскохозяйственных и селитебных земель. Формирование орнитофауны на вырубках, гарях и в листовенно-хвойных молодняках здесь совершается по северному варианту, при низком участии птиц-южан в составе орнитонаселения. В районах северо-западной Карелии число видов южного происхождения, расселившихся или увеличивших численность за последние 50-100 лет, вдвое меньше, чем в среднетаежной подзоне (11-12% видов-южан с позитивными трендами изменений); и только в южном Прибеломорье, относящемся к переходному региону, оно возрастает до почти сходного уровня (18%). Однако подавляющее большинство из расселяющихся птиц-южан имеют на Севере крайне низкие показатели встречаемости и обилия. Среди типичных южан можно назвать только 5-6 видов, демонстрирующих устойчивые позитивные тенденции изменений ареалов и численности в северной Карелии: зарянка, садовая славка, трещотка, камышечка-барсучок, чиж, зяблик. Из лесных палеарктических птиц с южными связями к ним добавляются большая синица, крапивник, лесная завирушка, отчасти сойка, вяхирь и вальдшнеп (локально в освоенных местностях), а также озерная и малая чайки. У скворца и чибиса наблюдается почти полный цикл расселения и обратного отступления ареалов на территории края. Местности переходного зоогеографического региона занимают промежуточное между севером и югом Карелии положение в отношении направлений и масштабов вековой динамики фаунистических комплексов.

Несмотря на впечатляющие масштабы оборота видов за XIX-XX вв., на-

блюдаемые изменения в составе фауны и населения птиц не создают принципиально новой фазы в фаунистическом процессе на таежных территориях Европейского Севера. На фоне голоценовой истории фауны они происходят с большой скоростью и в принципе обратимы. Кроме того, сохраняются неизменными главные пропорции участия фаунистических групп в структуре локальных фаун для отдельных регионов тайги (северный, переходный, южный); следовательно их зональный зоогеографический статус не претерпевает кардинальных перемен.

Гораздо более важными представляются биоценотические аспекты изменений в составе фауны и населения птиц, произошедших на таежных территориях в истекшем столетии. Они затрагивают, позитивным или негативным образом, как плакорные лесные ландшафты, так и интразональные сильно освоенные в хозяйственном отношении местности. Положительная сторона динамических процессов заключается в биомелиорации природной среды под влиянием смягчения климата и антропогенного преобразования таежных ландшафтов. Современная направленность изменений климата и ландшафтов благоприятствует расселению типично южных птиц и широко распространенных палеарктических видов. Потепление климата приводит к удлинению вегетационного периода, улучшению теплообеспеченности почв и вековым сменам растительного покрова: экспансия ели под полог древостоев на равнинах, продвижение древесной растительности в верхние пояса гор, повышение урожайности семян и плодов основных лесобразующих пород и т.п. Положительная составляющая антропогенной трансформации ландшафтов — это появление обширного фонда вырубок и лиственно-хвойных молодняков (рост численности эксплерентных видов), увеличение полноты в сукцессионно омоложенных насаждениях и повышение степени лесистости на пройденных лесогидромелиорацией площадях (возрастание плотности населения видов boreального пояса лесов), расширение контуров сельхозугодий, разрастание селитебных территорий и усиление эвтрофирования водоемов (рост популяций синантропных, полусинантропных и экологически пластичных видов).

Весомая роль вновь расселившихся птиц южного происхождения в таежных биоценозах обнаруживается к настоящему времени только в пределах освоенной части тайги, то есть в наиболее благоприятных по почвенно-климатическим и эдафическим условиям районах среднетаежной подзоны. В северном зоогеографическом регионе виды южного комплекса перестают занимать сколько-нибудь заметное место в биоценозах, вследствие суровости климата и малопригодности преобладающих эдафических условий, а также в силу общих особенностей их ареалогии. Районы переходного зоогеографического региона и среднетаежные территории полуостровного типа (Внутренняя Карелия, Северное Водлозерье) занимают в этом отношении промежуточное положение. В ряде местностей с плодородными почвами и древостоями повышенной производительности (например сельговое Сегозерье), виды-новопоселенцы южного происхождения могут иметь сравнительно высокую долю участия в составе фауны и в структуре орнитоценозов.

ГЛАВА 7. ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ВИДОВОГО И ЦЕНОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПТИЦ В ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

В качестве наиболее важных для сохранения биоразнообразия выделяются два вида научно-практической деятельности — развитие сети охраняемых природных территорий (ОПТ) и создание эффективной системы мониторинга и охраны видов Красной книги. Указанные виды деятельности лежат в русле структурно-консервационного направления охраны природы и образуют основное ядро междисциплинарного предмета по изучению и сохранению биоразнообразия. Вместе с тем, достижение целей сохранения биоразнообразия и устойчивого развития региона невозможно без общетерриториальной оптимизации народного хозяйства применительно к уязвимым видам биоты и особо ценным (уязвимым) экосистемам и местообитаниям. Последнее находится уже в русле эколого-функционального направления охраны природы, оперирующего терминами оптимальное использование природных ресурсов, безотходное производство, ландшафтно-экологическое планирование.

7.1. Концепция формирования системы охраняемых природных территорий таежного региона (на примере Карелии)

В Карелии наибольшие успехи в области структурно-консервационного направления охраны природы достигнуты в деятельности по созданию сети ОПТ. Исходя из анализа отечественного и зарубежного опыта заповедного дела и последующей формулировки основных требований к современной сети ОПТ (свыше 15 критериев), на примере Карелии разработана оригинальная концепция формирования системы охраняемых природных территорий таежного региона (Сазонов, 1992). Предложена нормативная база для сети ОПТ и оптимальный вариант пропорций структуры охраняемого природного фонда: 5-6% заповедники, 1-2% специализированные заказники и местные памятники природы; всего около 15% площади региона. Спроектирована перспективная сеть ОПТ Карелии, предусматривающая создание 37 новых крупных охраняемых объектов с доведением общей площади охраняемого фонда к 2015 г. до 2,2 млн. га, или 12% территории республики. За последние 10 лет созданы ряд крупных ОПТ, включая 2 национальных парка и 7 ландшафтных заказников; еще 4 национальных парка находятся на разных стадиях учреждения.

7.2. Состояние орнитофауны на охраняемых природных территориях Карелии

Подведены итоги инвентаризации орнитофауны на охраняемых природных территориях Карелии, приводятся очерки современного состояния фауны и населения птиц для 27 существующих и перспективных охраняемых объектов, составляющих ядро охраняемого природного фонда республики. Произведена оценка орнитологической значимости ОПТ по комплексу критериев, с выделением объектов международного, федерального (национального) и регионального

(республиканского) значения. При отнесении охраняемых территорий к числу объектов международного значения использовались методические указания, согласно программы "Ключевые орнитологические территории России" (КОТР) (Свиридова и др., 1996; Ключевые орнитологические территории России, 2000).

Важнейшие критерии и параметры оценки состояния экосистем, фауны и населения птиц на охраняемых природных территориях объединены в три основные группы – ландшафтно-экологические (топографические), орнитологические и общие природоохранные (согласно концепции формирования сети ОПТ региона). К орнитологическим критериям и оценкам относятся: видовое разнообразие локальной фауны и ее фауногенетическая и экологическая структура, видовое разнообразие и численность видов Красной книги, видовое разнообразие и численность птиц-индикаторов коренных древостоев и близких к ним ценотических групп орнитофауны, специализированные орнитологические критерии для КОТР международного значения (критерии В2, В3, А4) с оценкой численности уязвимых в Европе видов гнездящихся и мигрирующих птиц, специализированные орнитологические критерии для таежных КОТР национального и регионального значения с оценкой численности крупных (применительно к тайге Европейского Севера и Карелии) гнездовых группировок фоновых и уязвимых видов, принадлежность к типу КОТР – ценная охраняемая лесная территория (ОЛТ), важное водно-болотное угодье (ВБУ), смешанный тип (ОЛТ+ВБУ) или ценная аграрная территория (АТ), место объекта в системе орнитогеографического деления тайги и зонально-ландшафтного районирования региона, степень изученности орнитофауны и наличие данных по многолетним изменениям состава локальной фауны и численности птиц.

Изученные охраняемые территории распределяются по орнитологической значимости следующим образом: 20 объектов международного значения, 3 – национального и 4 – регионального значения. К последней группе могут быть причислены еще около 30 участков, выделенных в рамках европейского проекта "Corine-biotopes" и требующих дополнительного обследования. Очень размытой оказывается грань, разделяющая КОТР международного и федерального (национального) значения. В качестве ведущих, для отнесения к КОТР международного или национального значения, выступали критерии А1, В2 и В3 – это места сосредоточения на гнездовье видов Красной книги и территории с высоким уровнем численности фоновых и уязвимых видов, гнездящихся или образующих скопления на миграционных стоянках. В роли "диагностиков" чаще всего оказываются редкие дневные хищные птицы (А1) и гидрофильные виды, в особенности клуша и малая чайка (В2, В3); в южной Карелии к ним присоединяется коростель (А1). Для ОПТ северотаежной подзоны очень характерна связка из трех видов-диагностиков – чернозобая гагара, лебедь-кликун и гуменник. Повсеместно, в условиях сильнозаболоченных ландшафтов, сюда добавляются большой улит, фифи, средний кроншнеп, золотистая ржанка, серый журавль. Среди уязвимых лесных таежников наибольший вклад в придание ОПТ международного или фе-

дерального статуса вносят птицы-индикаторы коренных хвойных древостоев и близкие к ним ценотические группы орнитофауны: кукушка, сероголовая гаичка, малая мухоловка, деряба, свистель, клест-сосновик, дятлы трехпалый и желна, совы – бородачатая и уральская неясыть, мохноногий и воробьиный сычи, а также глухарь, гоголь и луток (критерии В2, В3).

Анализ распределения изученных участков по типам КОТР дает следующие результаты: 4 объекта относятся к ценным ОЛТ, 6 – к важным ВБУ, 15 – к смешанному типу (ОЛТ+ВБУ), 2 – к аграрным территориям с крупными миграционными стоянками птиц (АТ). Специфика территории Карелии и Восточной Финляндии в целом – это широкое распространение смешанного типа КОТР и преобладание его среди охраняемых природных территорий (50% и более). Подобная черта обусловлена повышенной озерностью и заболоченностью территории края, а также расположением его на трассах массовых миграций птиц; она резко отличает Восточную Финляндию от таежных регионов Севера Русской равнины и расположенных южнее областей лесной зоны.

7.3. Обзор видов птиц, занесенных в Красные книги России и регионов

Проанализированы в фауногенетическом отношении материалы новых редакций Красных книг Карелии, Кольско-Карельского региона и Восточной Финляндии. В повышенных пропорциях в них представлены арктические и гипоарктические виды. Между тем, участие северо-среднетаежных птиц оказывается несколько меньшим, по сравнению с исходным составом орнитофауны тайги Кольско-Карельского региона и Восточной Финляндии, хотя состояние популяций целого ряда лесных таежников ухудшилось за последние десятилетия. Доля птиц южного комплекса и широко распространенных видов в списках Красных книг пропорциональна их участию в структуре региональных авиафаун.

Рассмотрение видов Красной книги по принадлежности к различным экологическим группам выявляет заметное увеличение представленности в них водных и околоводных птиц (42 и 34%), что указывает на чрезмерно возросший уровень антропогенных нагрузок на водные и прибрежные экосистемы, как в районах гнездования, так и на путях пролета и местах зимовок гидрофильных пернатых. Другая группа, обнаруживающая повышенные пропорции – это горные и горно-тундровые виды: пискунья, кречет, хрустан, белая сова, рогатый жаворонок, белозобый дрозд и др. (9 и 3%). Гнездовые биотопы горных и горно-тундровых птиц на Севере изменяются мало, охранный статус видов комплекса больше связан с общей редкостью в пределах Восточной Финляндии или обусловлен ухудшением экологической ситуации на миграционных путях и в зимовочных ареалах. Виды дендрофильной фауны, наоборот, характеризуются значительным (вдвое) снижением доли в списках Красной книги, по сравнению с их участием в составе региональных авиафаун (16 и 32%). Обоснованность и репрезентативность списка угрожаемых лесных таежников явно недостаточны. Насчитывается около 40 видов, резко негативно реагирующих на сплошные рубки лесов; в наи-

большой степени страдают от рубок птицы-индикаторы коренных хвойных древостоев – трехпалый дятел, кукушка, сероголовая гаичка, малая мухоловка, синехвостка, щур и другие.

Охарактеризовано состояние популяций 58 видов птиц, занесенных в Красные книги России и регионов Восточной Фенноскандии и гнездящихся на территории Карелии. Дополнительно рассматриваются еще 7 видов, находящихся в угрожаемом положении или нуждающихся в постоянном контроле популяций – большой веретенник, кулик-сорока (материковая популяция), трехпалый дятел, кукушка, сероголовая гаичка, синехвостка, щур. Всего таким образом приводятся оценки численности для 65 редких и уязвимых видов, базирующиеся на материалах широкомасштабных количественных учетов птиц, выполненных в Карелии и на сопредельных территориях.

В размещении большинства редких и уязвимых видов отмечается тяготение к охраняемым природным территориям. Прежде всего это такие урбофобные виды птиц, как крупные водоплавающие, крупные дневные хищники и совы. Сюда входят также виды-индикаторы коренных хвойных древостоев и близкие к ним ценотические группы орнитофауны: сероголовая гаичка, синехвостка, щур, малая мухоловка, кукушка, трехпалый дятел, белоспинный дятел, воробьиный сыч, луток и другие. Отмечается концентрация населения многих уязвимых птиц в приграничной полосе лесов между Россией и Финляндией, в максимальной степени сохраняющих черты первобытных таежных ландшафтов. Одновременно у нескольких видов наблюдается отчетливо выраженная приуроченность к горно-лесным местностям Западно-Карельской возвышенности и хребта Маанселькя – сероголовая гаичка, синехвостка, щур и малая мухоловка (кроме того московка и зеленая пеночка), а из неворобьиных – беркут, луток и отчасти черный коршун. В противоположность таежным абригенам, целый ряд редких видов птиц южного происхождения гнездится преимущественно в антропогенно трансформированных местообитаниях – эвтрофные водосмы, сельхозугодья, вырубки и молодняки, богатые вторичные леса: красношейная поганка, большая выпь, травник, коростель, пустельга, козодой, обыкновенная неясеть, лесной жаворонок, ястребиная славка, овсянка-дубровник, садовая овсянка и другие.

С учетом новейших тенденций динамики орнитофауны Карелии и на основании произведенных оценок численности редких и уязвимых птиц, предлагается включение в очередное издание Красной книги Карелии следующего перечня из 11 новых видов: чернозобая гагара, пеганка, морская чернеть, большой веретенник, кулик-сорока (материковая популяция), седой дятел, малая мухоловка, сероголовая гаичка, синехвостка, овсянка-дубровник, садовая овсянка.

По степени представленности населения редких и уязвимых видов на существующих и перспективных ОПТ Карелии выделены следующие группы птиц: очень слабо представленные (1-5% карельской популяции), слабо представленные (6-10), минимально защищенные (15-20), удовлетворительно защищенные (25-40), сравнительно хорошо защищенные на местах гнездования в Карелии

(50% и более от общей популяции). В группы очень слабо и слабо представленных на ОПТ, а также минимально защищенных входят 22 вида птиц, в том числе три вида – перепел, дупель и большой подорлик гнездятся случайно или имеют численность менее 10 пар. К группам, удовлетворительно защищенным и сравнительно хорошо представленным на сети ОПТ региона, относятся 20 видов птиц. Это как правило виды с малочисленными гнездовыми группировками (50-200 пар), концентрирующиеся на ОПТ с их высокоствольными лесными массивами (крупные хищники) или поселяющиеся на труднодоступных морских и озерных архипелагах (колонияльные птицы), а также в специфических горных биотопах. Благодаря малочисленности популяций и специфики выбора местообитаний, охрана указанных видов в гнездовых ареалах, на основе выделения необходимого количества охраняемых территорий, не вызывает особых затруднений.

Таким образом, из 39 уязвимых видов, стабильно гнездящихся в Карелии и характеризующихся численностью более 10 пар, примерно половина (19 видов) слабо представлены на существующих и перспективных ОПТ или защищены в минимальной степени. В отношении данных групп угрожаемых видов, формируемая система ОПТ, даже в усовершенствованном виде, недостаточна для налаживания эффективной их охраны и поддержания устойчивости популяций. В целом можно констатировать, что для птиц с высокими абсолютными показателями численности на территории Карелии (3-5 тыс. пар и более – для крупных неворобьиных, 30-50 тыс. пар и более – для дятловых и воробьиных), одно только консервационное направление охраны природы не может обеспечить должного уровня их защиты. Применительно к таким видам, даже для достижения минимального критического порога представленности населения (15-20% региональной популяции) потребовалось бы создание охраняемых территорий и резервирование лесных массивов на огромных площадях. В подобной ситуации, акценты должны смещаться на усиление общетерриториальных форм охраны экосистем и уязвимых видов, включая проведение мероприятий по рациональному природопользованию и оптимизацию в интересах защиты птиц лесного хозяйства и лесозаготовительной деятельности, а также сельского хозяйства, коммунальных служб и других отраслей народного хозяйства, в том числе в рамках подходов ландшафтно-экологического планирования.

7.4. Рекомендации по фаунистическому и геозоологическому мониторингу в Карелии

Территория Карелии представляет особый интерес для работ по мониторингу фауны и населения животных, поскольку очень многие виды позвоночных имеют здесь границы распространения. На данном обстоятельстве основан метод ранней диагностики неблагополучия вида в ареале, разработанный на примере представителей карельской орнитофауны (Зимин, 1988). При наличии негативных трендов динамики численности, лучше всего регистрируемых в периферийных популяциях (в частности на территории Карелии), удается своевременно и на-

можно определять круг неблагоприятных видов среди птиц, имеющих оптимальные ареалы, с одной стороны, в Средней Европе, с другой – в Заполярье.

В качестве основы для проведения работ по фаунистическому мониторингу рекомендуется метод локальных фаун с его принципами и критериями, разработанными ранее (Сазонов, 2000). В условиях обширных таежных пространств Европейского Севера и с учетом ограниченности сил орнитологов-профессионалов, данный метод представляется наиболее приемлемым, он может служить адекватной заменой Атласов птиц, составляемых в странах Западной и Средней Европы. Применительно к территории Карелии разработана схема размещения базовых локальных фаун. По результатам фаунистических исследований составляется паспорт локальной фауны. В нем приводятся основные сведения о локальной фауне – географические координаты, список видов птиц с указанием их статуса в составе локальной фауны, годы и авторы обследования, описание границ и площади выявления локальной фауны и т. п. Паспорт ведется постоянно и обновляется с периодичностью 5-10 лет, в зависимости от поступления новой фаунистической информации.

Принципы и методы геоэкологического мониторинга, связанного с организацией и проведением количественных учетов птиц, подробно разработаны в отечественной и зарубежной орнитологии (Щеголев, 1977; Приедникс и др., 1986; Berthold, 1976; Koskimies, Väisänen, 1991). В качестве основного метода для целей геоэкологического мониторинга рекомендуется методика маршрутного учета птиц, разработанная и апробированная в ходе многолетних ландшафтно-орнитологических исследований (Сазонов, 1985, 1988, 1997). Данная методика предусматривает картирование гнездовых участков птиц в дифференцированных полосах учета и дает вполне удовлетворительные результаты при определении плотности воробьиных и ряда неворобьиных птиц. В отношении большинства неворобьиных она должна быть дополнена специализированными методами учетов. Для целей геоэкологического мониторинга предложена репрезентативная сеть ключевых участков, охватывающая естественные таежные ландшафты региона. Перспективная программа мониторинговых исследований предусматривает также проведение необходимого объема учетных работ в агроландшафтах и на урбанизированных территориях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе на обновленной методологической базе рассмотрены теоретические вопросы происхождения и развития орнитофауны тайги, а также основные закономерности современного зонально-ландшафтного распределения фауны и населения птиц таежных территорий на примере регионов Восточной Финляндии. Для решения различных орнитогеографических и ландшафтно-орнитологических проблем, возникающих в ходе исследования, привлекается обширный арсенал методов зоогеографии и геоэкологии: точечное картирование ареалов, метод синперат, установление генерализованных границ ареалов и оп-

тимумов ареалов в периферийных зонах распространения птиц, метод локальных фаун (впервые в зоогеографии), обновленная классификация фаунистических групп птиц тайги, анализ таблиц плотности населения птиц по главным зоогеографическим параметрам, ценоэкологическая классификация птиц по характеру реагирования на сплошные рубки лесов и т. д.

Анализ истории формирования орнитофауны тайги позволил обосновать выделение двух крупных филоценогенетических комплексов – виды гипоарктического пояса и виды бореального пояса лесов. К первому комплексу принадлежат большинство северо-среднетаежных видов и гипоарктические лесные птицы, ведущие свое происхождение из высокоширотной (севернее 60° с. ш.) равнинной тайги и полосы перигляциальных редколесий. Второй комплекс включает виды лесной палеарктической (южнотаежные и подтаежные), преимущественно выходцев из горных темнохвойных лесов низких широт (южнее 50° с. ш.).

По данным ареалогического анализа выделены наиболее важные зональные и меридиональные рубежи в распространении птиц, что позволило разработать в дальнейшем схему деления тайги Восточной Финляндии и севера Русской равнины на орнитогеографические округа, а также осуществить общее зонально-ландшафтное районирование территории Восточной Финляндии по геоэкологическим критериям. Предложенные схемы деления Восточной Финляндии на орнитогеографические округа и зоогеографические регионы иллюстрируются обширными сравнительными материалами по зональным сменам состава локальных фаун, по географической изменчивости суммарной плотности и фауногенетической структуры населения птиц.

По итогам 20-летних ландшафтно-орнитологических исследований с использованием типологической карты лесных ландшафтов, обоснована иерархия ведущих факторов ландшафтной изменчивости фауны и населения птиц таежных территорий. Особое внимание уделено связи параметров орнитофауны с изменениями производительности насаждений, что позволило выделить среди лесных птиц группы видов-индикаторов бонитета древостоев. Выявлены основные тенденции динамики орнитофауны в ходе посткатастрофических смен растительности в районах сплошных рубок, установлены главные географические варианты сукцессии птичьего населения на вырубках и в лиственно-хвойных молодняках. В результате обобщения собранных фаунистических и геоэкологических материалов создана схема ландшафтно-орнитологических районов Карелии.

На примере модельных блоков территорий проанализированы тенденции многолетней и вековой динамики орнитофауны региона под воздействием естественных и антропогенных факторов. Наблюдаемые вековые изменения состава фауны и населения птиц не создают принципиально новой фазы в фаунистическом процессе на таежных территориях. Гораздо более существенными оказываются биоэкологические последствия многолетних изменений орнитофауны. Биомелиорация природной среды под совместным влиянием смягчения климата и антропогенного преобразования таежных ландшафтов благоприятствует расселе-

нию типично южных видов и широкораспространенных палеарктических видов, их вхождению сначала в число фоновых птиц, а затем и доминантов орнитонаселения. Весомая роль вновь расселившихся птиц-южан в таежных биоценозах обнаруживается на сегодня в пределах освоенной части тайги (южный регион). Тогда как в северном зоогеографическом регионе виды южного комплекса перестают занимать сколько-нибудь заметное место даже в трансформированных биоценозах — вследствие суровости климата и малопригодности преобладающих эдафических условий, в силу общих особенностей их ареалогии.

Интенсивная антропогенная трансформация таежных ландшафтов имеет своим следствием еще и процессы «тривиализации фауны», отчетливо проявляющиеся в сильно освоенных районах южного зоогеографического региона тайги. Обычные и широкораспространенные виды с присущей им экологической пластичностью приходят на смену аборигенным таежным птицам, исчезающим по причине ценотической и трофической специализации, консервативности черт поведения, сокращения площадей коренных экосистем — сведение и фрагментация старовозрастных лесов, осушение болот и заболоченных земель, эвтрофирование водоемов и т. п.

Исходя из отечественного и зарубежного опыта заповедного дела разработана концепция формирования системы ОПТ таежного региона на примере Карелии. Применительно к тайге Европейского Севера обоснована зональная система оценок орнитологической значимости ОПТ, включающая комплекс ландшафтно-экологических, геозоологических и природоохранных критериев. Произведена оценка орнитологической значимости для 27 существующих и перспективных охраняемых объектов Карелии. Выяснено размещение и даны оценки численности 65 редких и уязвимых видов, занесенных в Красные книги России и регионов Восточной Фенноскандии. Охарактеризована представленность населения редких и уязвимых видов на сети ОПТ Карелии, сделаны предложения по включению в очередное издание Красной книги республики ряда видов, демонстрирующих устойчивые тенденции сокращения ареалов и снижения численности под влиянием антропогенных факторов. Разработаны рекомендации по фаунистическому и геозоологическому мониторингу с закладкой репрезентативной сети базовых локальных фаун и ключевых участков для проведения количественных учетов птиц.

ВЫВОДЫ

1. По результатам анализа динамики природной среды и фаунистических комплексов запада евразийской тайги на протяжении плейстоцена и голоцена, сформулировано представление о ритмичности в развитии таежного биома и его орнитофауны на основе чередования ледниковых и межледниковых условий. Изменения, происходящие в таежной биоте и фаунистических комплексах, связываются со сменами типов атмосферной циркуляции, эпох господства восточного или западного переноса воздушных масс. Имеются веские основания предполагать, что современная экспансия в высокие широты многих южно-европейских

птиц и западных видов, а также ряда южнотаежных и подтаежных азиатских птиц (вплоть до представителей маньчжурской фауны), отражает в большинстве случаев процессы восстановления бывших частей их ареалов, утраченных в предыдущую малую ледниковую эпоху.

2. Фауна птиц тайги формировалась, в историческом плане, двумя основными путями — в горах юга Палеарктики и достаточно независимо — на равнинах высоких широт. В происхождении и дальнейшем развитии таежной орнитофауны существует, таким образом, резко выраженная дихотомия между равнинной и горной тайгой. Обосновано выделение двух крупных филоценогенетических комплексов птиц — виды гипоарктического пояса лесов или редкостойных и осветленных формаций тайги с пониженной эдафической ролью древостоев, с одной стороны, и виды бореального пояса лесов или насаждений нормальных и повышенных полнот с высокой степенью выполненности кронового и подкронового пространства, с другой.

3. Исторические причины были ведущими в придании специфики региональным авиафаунам и возникновении асимметрии ареалов птиц по отдельным секторам тайги, наибольшее влияние в этом плане оказывали: соотношение равнинных и горных формаций тайги, степень выраженности покровных оледенений, наличие приледниковых и внеледниковых рефугиумов лесной фауны, размещение относительно источников пополнения фауны извне и существование исторических мостов, соединяющих таежные регионы с важнейшими зоогеографическими подобластями и провинциями.

4. По данным ареалогического анализа, для территории запада евразийской тайги предложена следующая обновленная классификация фаунистических групп и подгрупп птиц: северо-среднетаежные, гипоарктические, североатлантические, арктические, приокеанические бореальных формаций, лесной палеарктической фауны, европейских широколиственных и дальневосточных хвойно-широколиственных лесов, средиземноморские, аazonальные. Птицы приокеанических бореальных формаций включены на правах особой подгруппы в состав таежного комплекса. Подгруппа североатлантических видов причислена к арктической фауне.

5. В пределах Восточной Фенноскандии и Севера Русской равнины выделены 6 основных зональных и подзональных орнитогеографических рубежей, идентифицируемых по размещению линий сгущения границ ареалов и оптимумов ареалов птиц. Выявленные рубежи показывают удовлетворительное совпадение с линиями сумм активных температур выше 10°C за вегетационный период (с интервалом 200-300°C). Два зональных рубежа ограничивают с севера и юга область тайги в орнитогеографическом ее понимании (северо- и среднетаежная подзоны). Особое значение придается рубежу между освоенной и неосвоенной частями тайги, который одновременно служит линией раздела филоценогенетических комплексов птиц, присущих бореальному и гипоарктическому поясу лесов. Наиболее важные меридиональные рубежи в распространении птиц приурочены

к границам Скандинавских гор, Восточной Фенноскандии, Тимано-Печорского округа и Уральских гор.

6. Зональные смены состава локальных фаун и географическая изменчивость плотности населения птиц подчинены отчетливо выраженным закономерностям и обусловлены двумя группами ведущих факторов – орнитогеографических и биоклиматических. Воздействие первой группы факторов заключается в зональном перераспределении преферендумов ареалов птиц, когда в каждой из подзон и полос тайги формируются свои специфические наборы видов орнитофауны из вполне определенного числа представителей различных фаунистических групп птиц. Влияние второй группы факторов выражается в уменьшении с широтой сумм активных температур (с 1600° до 800°С для анализируемого градиента 61-68° с.ш.), что обуславливает изменение зонального облика растительных формаций, падение производительности (бонитета) древостоев и постепенное снижение суммарной плотности населения птиц по направлению к северу.

7. По итогам ландшафтно-орнитологических исследований обоснована следующая иерархия факторов географической и ландшафтной изменчивости фауны и населения птиц таежных территорий: генетический тип ландшафта и его положение в системе зональных и подзональных координат, общая продуктивность местообитаний и структурная неоднородность (мозаичность) ландшафта, производительность (бонитет) древостоев и ярусное строение насаждений, степень заболоченности территории и развитие гидрографической сети, уровень антропогенной трансформации экосистем и специфика пожарного режима древостоев.

8. Среди птиц с негативной реакцией на сплошные рубки лесов выделяются три основные ценотические группы – птицы-индикаторы коренных древостоев, виды-кронники хвойных лесов, виды высокоствольных лесных массивов. В ходе постапокарического развития растительности на вырубках и гарях происходит последовательная смена нескольких основных ценотических групп птиц – пионерные виды, виды ранних стадий сукцессии лесных экосистем и экологически пластичные лесные виды, заселяющие вырубку с фазы сомкнутых молодняков (6-10 лет). Эксплерентные виды доминируют на зарастающих вырубках и в молодняках (53% всего населения), значительная роль принадлежит также экологически пластичным видам (45%).

9. В ходе аграрного развития на Европейском Севере сформировались два крайних типа аграрных местностей – угодья мозаичного и современного агроландшафта, различающиеся по давности освоения и способам ведения хозяйства. Современные методы сельскохозяйственного производства, ориентированные на преимущественное использование мелиорированных угодий и создание укрупненных земельных контуров, имеют своим следствием резкое сокращение мозаичности агроландшафта. В местностях с интенсивным земледелием почти полностью исчезают виды, связанные с древесно-кустарниковой растительностью, завалунными или заболоченными стациями; суммарная их численность снижается до 25 пар/км² по сравнению с 63 пар/км² в мозаичных агроландшафтах (в 2,5

раза). Повышенные показатели обилия на крупных массивах сельхозугодий имеют только 6-8 видов открытых стадий, их суммарная плотность увеличивается до 77 пар/км² по сравнению с 30,5 пар/км² в мозаичных агроландшафтах (рост в 2,5 раза).

10. Новейшие тенденции динамики орнитофауны на урбанизированных территориях в Карелии тесно связаны с последствиями современного экономического кризиса (начиная с 1991-1992 гг.): сокращение количества пищевых отходов, уменьшение потерь сельхозпродукции, снижение уровня зимней подкормки птиц. Общее ухудшение кормовой базы вызвало упадок популяций наиболее специализированных видов – сизого голубя, домового воробья и галки, численность которых сократилась в 2-3 раза. У серой вороны и большой синицы отмечен 2-3 кратный рост городских популяций. Оба вида оказались лучше других приспособленными к изменению экологической ситуации в городах.

11. Направления и масштабы вековой динамики орнитофауны под воздействием естественных и антропогенных факторов сильно варьируют по различным зоогеографическим регионам Карелии. В южном зоогеографическом регионе за истекшее столетие отмечены наиболее высокие темпы оборота видов, максимальные масштабы ожождения фауны (20-22% видов с позитивными трендами изменений), самые значительные размеры обеднения в составе фауны и населения северотаежных и гипоарктических птиц. Большинство из вновь расселившихся или увеличивших численность птиц-южан и пластичных широкораспространенных видов переходят в разряд фоновых или даже доминантов орнитонаселения. В северном зоогеографическом регионе наблюдаются минимальные, по сравнению со среднетаежной подзоной, масштабы изменений фауны и населения птиц в XX столетии. Параметры ожождения фауны здесь вдвое меньше (11-12%), причем подавляющее большинство расселяющихся птиц-южан имеют на Севере крайне низкие показатели встречаемости и обилия.

12. Исходя из разработанной концепции формирования системы охраняемых природных территорий Карелии, предложен оптимальный вариант пропорций структуры охраняемого природного фонда: 5-6% заповедники и национальные (природные) парки, 8% ландшафтные (комплексные) заказники, 1-2% специализированные заказники и местные памятники природы; всего около 15% площади региона.

13. Анализ экологической принадлежности видов птиц, занесенных в российскую и региональные Красные книги и гнездящихся на территории Восточной Фенноскандии, выявил повышенные пропорции представленности водных и околоводных птиц, а также горных и горно-тундровых видов. Дендрофильные птицы, наоборот, характеризуются значительным снижением доли в списках Красных книг, по сравнению с их участием в структуре региональных авиафаун (16 и 32%). Обоснованность и репрезентативность списка угрозам лесных таежников явно недостаточны, в особенности это касается птиц-индикаторов коренных хвойных древостоев, демонстрирующих за последние десятилетия негативные

тенденции изменений ареалов и численности в результате интенсивных сплошных рубок лесов.

14. По степени представленности населения редких и уязвимых птиц на существующих и перспективных ОПТ Карелии, к удовлетворительно и сравнительно хорошо защищенным на местах гнездования относятся 20 видов орнитофауны республики. В группы слабо представленных на ОПТ, а также минимально защищенных входят 19 видов, то есть примерно половина из 39 уязвимых видов, стабильно гнездящихся в регионе. В отношении этих групп угрожаемых видов, формируемая система ОПТ недостаточна для налаживания эффективной их охраны. Поэтому, наряду с консервационным направлением охраны природы, следует усиливать общетерриториальные формы охраны экосистем и уязвимых видов, включая оптимизацию в интересах защиты птиц лесного хозяйства, лесозаготовительной деятельности и других отраслей народного хозяйства, в том числе в рамках подходов ландшафтно-экологического планирования.

СПИСОК НАИБОЛЕЕ ЗНАЧИМЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии:

1. Экосистемы ландшафтов запада средней тайги (структура, динамика). Петрозаводск, 1990. 284 с. (соавторы А.Д. Волков, А.Н. Громцев, Г.В. Еруков и др.).
2. Орнитофауна Карелии. Петрозаводск, 1993. 220 с. (соавторы В.Б. Зимин, Н.В. Лапшин, Т.Ю. Хохлова и др.).
3. Экологическая ситуация в Карелии. Петрозаводск, 1993. 208 с. (соавторы А.А. Кучко, В.А. Коломьцев, А.В. Кравченко и др.).
4. Экосистемы ландшафтов запада северной тайги (структура, динамика). Петрозаводск, 1995. 194 с. (соавторы А.Д. Волков, А.Н. Громцев, Г.В. Еруков и др.).
5. Орнитофауна заповедников и национальных парков северной тайги Восточной Финноскандии и ее зоогеографический анализ. Петрозаводск, 1997. 116 с.
6. Фактор биоразнообразия и комплексная продуктивность лесных экосистем северо-запада таежной зоны европейской части России. Петрозаводск, 2002. 223 с. (соавторы А.Д. Волков, Т.В. Белоногова, Ю.П. Курхинен и др.).

Статьи:

1. Летняя орнитофауна г. Петрозаводска и его окрестностей // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 48-53.
2. Ночная миграция птиц в 6 пунктах "Беломоро-Балтийского пролетного пути" в сентябре 1975 года // Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. Рига, 1979. С. 50-73. (соавторы Я.А. Бауманис, К.В.

Большаков, Н.В. Лапшин и др.).

3. Опыт сравнительного изучения орнитофауны природного и трансформированного ландшафта южной Карелии на примере населения птиц ельников заповедника "Кивач" и окрестностей г. Петрозаводска // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 107-124.
4. Изменения в составе орнитофауны лесопарков окрестностей г. Петрозаводска // Фауна и экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1988. С. 71-85.
5. Птицы садово-парковых насаждений в городах южной Карелии // Озеленение и садоводство в Карелии. Петрозаводск, 1990. С. 75-88.
6. Национальный парк "Паанаярви". Препринт доклада. Петрозаводск, 1991. 58 с. (соавторы В.В. Белкин, В.А. Ильин, А.В. Кравченко и др.).
7. Состояние и перспективы развития системы охраняемых природных территорий Карелии // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск, 1992. С. 6-17. (соавторы Н.А. Белоусова, А.А. Кучко, А.В. Кравченко и др.).
8. Музеи-заповедники "Валаам" и "Киж" // Там же. С.32-44. (соавтор А.В. Кравченко).
9. Охотничьи и республиканские зоологические заказники // Там же. С. 65-71.
10. Водные и околоводные птицы Валаамского и Западного архипелагов Ладожского озера // Русский орнитол. журнал. 1994. Т. 3. Вып. 1. С. 71-78. (соавтор Н.В. Медведев).
11. Морской природный парк "Сорокский". Препринт доклада. Петрозаводск, 1994. 76 с. (соавторы О.И. Володичев, Г.А. Елина, В.А. Ильин и др.).
12. The concept of a biosphere reserve in the Republic of Karelia, Russia // Karelian biosphere reserve studies. Joensuu, 1995. P. 57-59. (with A.V. Kravchenko).
13. The terrestrial vertebrate fauna of the area of Lake Tolvojärvi, Suojärvi district (Republic of Karelia, Russia) // Ibid. P. 227-233. (with V.B. Zimin, A.V. Artemjev, V.G. Annenkov et al.).
14. Общая характеристика орнитофауны национального парка "Водлозерский" // Природное и культурное наследие Водлозерского национального парка. Петрозаводск, 1995. С. 163-174.
15. Птицы // Красная книга Карелии. Петрозаводск, 1995. С. 151-181. (соавторы В.Б. Зимин, А.В. Артемьев, Н.В. Лапшин и др.).
16. Establishment of a network of protected nature territories in the border zone of Karelia and Finland // Oulanka Reports, 16. 1996. P. 115-120. (with A.V. Kravchenko).
17. Принципы сохранения природного наследия региона // Культурное и природное наследие России. М., 1996. Вып. 1. С. 213-218. (соавторы А.В. Кравченко, А.А. Кучко).
18. Орнитологическая характеристика планируемого заказника "Поморский" в Онежском заливе Белого моря // Флора и фауна охраняемых природных

территорий Карелии. Петрозаводск, 1997. Вып. 1. С. 82-101. (соавтор Н.В. Медведев).

19. Birds of Kostomuksha // Ecosystems, fauna and flora of the Finnish-Russian Nature Reserve Friendship. Helsinki, 1997. P. 157-186. (with V.B. Zimin).

20. Птицы // Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка "Калевальский". Препринт доклада. Петрозаводск, 1998. С. 22-26. (соавторы А.В. Артемьев, Н.В. Лапшин, Т.Ю. Хохлова).

21. Птицы // Материалы инвентаризации природных комплексов и экологическое обоснование национального парка "Тулос". Препринт доклада. Петрозаводск, 1998. С. 33-34.

22. Орнитофауна охраняемых и перспективных для охраны приграничных территорий Республики Карелия // Инвентаризация и изучение биол. разнообразия в приграничных с Финляндией районах Республики Карелия. Петрозаводск, 1998. С. 116-131. (соавторы В.Б. Зимин, А.В. Артемьев, Н.В. Лапшин и др.).

23. Зоогеографический анализ фауны и населения птиц северной части Водлозерского национального парка // Итоги инвентаризации и мониторинга разнообразия природного наследия Водлозерского национального парка. Петрозаводск, 1999. С. 40-48.

24. Некоторые итоги изучения орнитофауны Карельского Поморья и предложения по формированию сети охраняемых природных территорий региона // Инвентаризация и изучение биол. разнообразия на Карельском побережье Белого моря. Петрозаводск, 1999. С. 81-88. (соавтор Н.В. Медведев).

25. Характеристика локальных фаун птиц Заонежья // Инвентаризация и изучение биол. разнообразия на территории Заонежского полуострова и Северного Приладожья. Петрозаводск, 2000. С. 149-156.

26. Экологическая устойчивость // Проект Тайга-модельный лес: заключительный отчет. Ученые зап. ун-та г. Йенсуу. 2000. Т. 115. С. 35-59. (соавторы П. Ниемеля, Е. Яковлев, А. Кравченко).

27. Новые и редкие виды птиц в составе орнитофауны Водлозерского национального парка // Национальный парк "Водлозерский": природное разнообразие и культурное наследие. Петрозаводск, 2001. С. 194-210. (соавторы В.Б. Зимин, Й. Хегмандер, Э. Ламми и др.).

28. Характеристика локальных фаун птиц // Инвентаризация и изучение биол. разнообразия на территории центральной Карелии. Петрозаводск, 2001. С. 134-149.

Тезисы докладов:

1. О гнездовании овсянки-дубровника в южной Карелии // Молодые ученые девятой пятилетки. Тезисы докл. научно-практ. конф. молодых ученых и специалистов Карелии. Петрозаводск, 1975. Ч. 1. С. 90-91.

2. Ландшафтно-географические особенности летнего населения птиц сосновых лесов среднетаежной подзоны Карелии // Изучение птиц СССР, их охрана и

рац. использование. Тезисы докл. I-го съезда ВОО и IX Всесоюз. орнитол. конф. Л., 1986. Ч. 2. С. 219-220.

3. Методические и организационные проблемы количественных исследований фауны и населения птиц в таежной зоне Европейского Севера СССР // Всесоюз. совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. Тезисы докл. Уфа, 1989 Ч. 3. С. 199-201.

4. О региональной концепции формирования системы охраняемых природных территорий // Эколого-экономические аспекты организации национальных, природных и ландшафтных парков. Тезисы докл. первой респ. научно-практ. конф. Екатеринбург, 1992. С. 5-7.

5. Орнитогеографическое деление Восточной Фенноскандии и Севера Русской Равнины // 50 лет Карельскому НЦ РАН. Тез. докл. Петрозаводск, 1996. С. 185-186.

6. Птицы-индикаторы коренных лесов и близкие к ним ценотические группы орнитофауны // Биол. основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1999. С. 100.

7. Создание сети специализированных ботанических и зоологических заказников и памятников природы в Республике Карелия // Там же. С. 31-32. (соавтор А.В. Кравченко).

8. Использование ценотической классификации птиц для сравнительного анализа орнитофауны коренных и трансформированных ельников южной Карелии // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения (материалы междунар. научно-практ. конф.). Петрозаводск, 1999. С. 104-107.