

ЭКОЛОГИЯ. БИОЦЕНОЛОГИЯ. БИОГЕОГРАФИЯ

УДК 574.36

DOI: 10.20758/0555-2648-2018-64-1-71-83

АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СЕЗОННЫХ МИГРАЦИЙ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ НА ТАЙМЫРЕ

К.В. МАКЛАКОВ¹*, Н.В. МАЛЫГИНА²

¹ — Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

² — Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

*kvm@ipae.uran.ru

ADAPTIVE CHANGE IN WILD REINDEER SEASONAL MIGRATIONS IN THE TAIMYR PENINSULA

K.V. MAKLAKOV¹*, N.V. MALYGINA²

¹ — Institute of Plant and Animal Ecology of Urals Dep. of RAS, Yekaterinburg, Russia

² — Ural State University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia

*kvm@ipae.uran.ru

Received November, 13, 2017

Accepted March, 11, 2018

Keywords: ambient temperature, bioenergetics, climate change, energy expenditures, grazing, local populations, population, *Rangifer tarandus L.*, reindeer, Taimyr.

Summary

As the largest in the world the Taimyr population of wild reindeer displays pronounced seasonal migrations from forest zone to tundra for fawning in spring and return motion in fall. These motions are characterized with dynamics varying from year to year. Evidences of experience suggest that migration course cannot yet be interrupted or curtailed with artificial constructions or anthropogenic disturbance. By results of long-term observations carried out by one of the authors during 20 years, migration timing and speed were related to current ambient temperature and varied from year to year. As foreseen temperature rise happens more intensively in Arctic than upon an average through the Planet and is higher overland than it is over ocean it must apparently exert influence on the pattern of reindeer migrations. We hold that this phenomenon consists with changes in migration activity for recent decades and manifests increasing all-year-round separate reindeer groups presence in tundra. Some of these groups are registered and presented on the skeleton map. In the light of current climatic trend the ecological mechanism of migrations decrease should be grounded on reindeer bioenergetics and derived from ecological function of their migrations. Energy expenditures for far movements are getting less appropriate and the proportion of total heads staying in tundra zone all-year-round will increase. Available bioenergetics parameters and the simple model let to make a prediction. In the end we propose some preventive conservation arrangements to secure the mass heads of wild reindeer staying in tundra against adverse factors, mainly pending anthropogenic.

Citation: K.V. Maklakov, N.V. Malygina. Adaptive Change in Wild Reindeer Seasonal Migrations in the Taimyr Peninsula. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. Arctic and Antarctic Research. 2018, 64 (1): 71–83. [In Russian]. doi: 10.20758/0555-2648-2018-64-1-71-83

Ключевые слова: корм, локальные популяции, миграция, популяция, потепление климата, *Rangifer tarandus L.*, температура среды, энергозатраты.

Обитающая на Таймыре популяция диких северных оленей характеризуется четко выраженными сезонными миграциями, динамика которых варьирует от года к году. На основе многолетних полевых наблюдений показана зависимость начального времени и скорости сезонных миграций от текущей приземной температуры воздуха. Рассмотрено влияние на миграции прогнозируемых климатических изменений, приводится картосхема отмечаемых изменений в миграционной активности популяции за последние десятилетия. В свете наблюдаемой тенденции обоснованы экологические причины сокращения миграций оленей с позиций биоэнергетики. Предлагаются превентивные природоохранные меры, призванные обезопасить поголовье оленей в тундровой зоне от неблагоприятных, прежде всего антропогенных факторов.

ВВЕДЕНИЕ

Ввиду возрастающего промышленного освоения региона Таймыра таймырская популяция дикого северного оленя (*Rangifer tarandus L.*), будучи крупнейшей в мире и ключевой для тундровой экосистемы, оказывается весьма уязвимой [1] и нуждающейся в пристальном внимании специалистов при построении программ ее охраны и управления. На эту ситуацию накладывается фактор климатических изменений. По индексу тренда арктических видов (Arctic Species Trend Index (ASTI)), который приводится комиссией по оценке климатического воздействия на Арктику (Arctic Climate Impact Assessment (ACIA)), спад обилия в популяциях позвоночных наземных экосистем Крайнего Севера на -28% с 1970 по 2004 г. произошел главным образом за счет травоядных (северных оленей и леммингов) [2]. При этом там же отмечается, что срок в 34 года недостаточен для оценки вклада климата в общий тренд позвоночных, так как популяции оленей обладают собственной циклической динамикой с длинным периодом, что отмечается другими авторами [3], в том числе и для Таймыра [4]. Поэтому динамика численности не является четким показателем влияния климатических изменений на диких оленей. Мы обратили внимание на качественные характеристики популяции. Некоторыми исследователями, изучающими вопрос влияния изменений климата на миграционную активность оленей, для аналогичных мигрирующих популяций карibu предсказано увеличение ареала (размаха миграции) для одних стад и его сокращение — для других на период 2040–2069 гг. [5].

Адаптивными видоспецифическими признаками северных оленей являются стадный образ жизни и сезонные миграции. В миграционной активности дикого северного оленя, обитающего на Таймыре, присутствует своя специфика тундрового подвида: посезонное неравномерное распределение стад с протяженными и массовыми перемещениями по всему региону и даже за его пределами. Одним из регулирующих внутрипопуляционных механизмов является и то, что, хотя сезонные перемещения оленей происходят по всему Таймыру, они осуществляются не сплошным потоком, а определенными «миграционными коридорами», или «рукавами» [6, 7] (рис. 1), которые смещаются с годами, что, по-видимому, регулирует численность животных и одновременно предотвращает перевыпас и вытаптывание тундр. Эта особенность подтверждается методами спутникового слежения за карibu [8] и была использована при учете миграционной активности оленей.



Рис. 1. Пути сезонных миграций дикого северного оленя на полуострове Таймыр.
 Для зимующих группировок и локальных популяций один кружок соответствует примерно 1000 особей
 Fig. 1. Seasonal migration routes of wild reindeer in the Taimyr Peninsula.
 For wintering groups and local populations a circle signifies approximately 1000 individuals

Целями нашей работы было выяснение по результатам многолетних полевых работ того, являются ли климатические изменения фактором, влияющим на миграции дикого северного оленя на Восточном Таймыре, и обоснование предварительных природоохранных мер, необходимых ввиду региональных климатических изменений и грядущей эскалации освоения территории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Местом проведения работ была восточная часть полуострова Таймыр: обширный район, меридионально протянувшийся широкой полосой, площадью около 132 тыс. км². С юга он ограничен бассейном р. Хатанги — 72° с.ш., а с севера — горами Бырранга, с расстоянием 293 км между самыми крайними точками. На востоке район исследований ограничивался 108° в.д., а на западе 96° в.д., с расстоянием между самыми крайними точками — 420 км.

Полевые работы, общей продолжительностью 22 месяца, проводились в период с 1984 по 2013 г., при этом наблюдения за общим ходом миграций велись до 2004 г., далее наблюдения велись только в районах летовок оленей. Слежение за пространственным распределением, интенсивностью хода и сроками посезонной динамики, структурой и интенсивностью миграционного потока на территории Восточного Таймыра с фиксированием времени начала и окончания миграции велось различными методами.

Регулярный учет проводился по стандартной методике аэровизуальных наблюдений на маршрутах с двух бортов самолета Ан-2 либо вертолета Ми-8, а также на

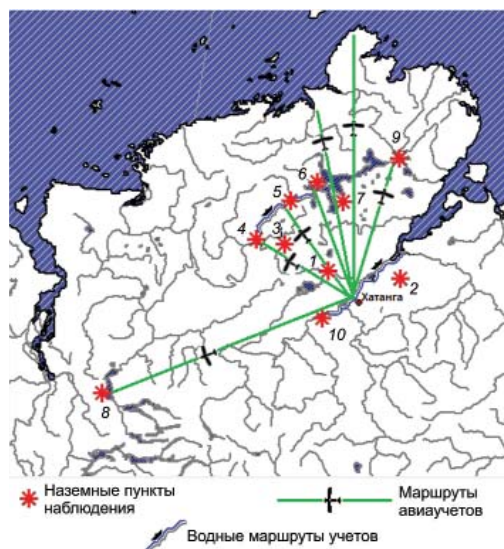


Рис. 2. Маршруты и пункты наблюдений: 1 — 72° 27' с.ш., 102° 00' в.д., урочище Ары-Мас в среднем течении реки Новая; 2 — 72° 30' с.ш., 105° 10' в.д., устье реки Лукунская; 3 — 73° 26' с.ш., 98° 22' в.д., среднее течение реки Малая Логата; 4 — 73° 11' с.ш., 95° 48' в.д., устье реки Логата; 5 — 74° 13' с.ш., 97° 59' в.д., устье реки Большая Боотанка; 6 — 74° 23' с.ш., 100° 01' в.д., мыс Рысюкова, устье реки Верхняя Таймыра; 7 — 74° 12' с.ш., 101° 28' в.д., озеро Таймыр (залив Байкуранеру); 8 — 69° 28' с. ш. 86° 19' в.д., сопредельная территория г. Дудинка; 9 — 74° 44' с.ш. 106° 21' в.д., среднее течение реки Бикада; 10 — 71° 34' с.ш. 100° 15' в.д., среднее течение реки Хета

Fig. 2. Observation routes and points: 1 — 72° 27' N, 102° 00' E; 2 — 72° 30' N, 105° 10' E; 3 — 73° 26' N, 98° 22' E; 4 — 73° 11' N, 95° 48' E; 5 — 74° 13' N, 97° 59' E; 6 — 74° 23' N, 100° 01' E; 7 — 74° 12' N, 101° 28' E; 8 — 69° 28' N, 86° 19' E; 9 — 74° 44' N, 106° 21' E; 10 — 71° 34' N, 100° 15' E

водных маршрутах по рекам Верхняя Таймыра (180 км) и Хатанга (240 км). Общая протяженность водных маршрутов за период наблюдения составила около 40 тыс. км. В обоих случаях на кинокамеру проводились съемки на участках, максимально благоприятных для демографической дифференциации животных (взрослых самцов от самок и в летне-осенний период — телят текущего года рождения от молодняка 1–2 лет). Общая продолжительность авианаблюдений — 500 часов. Общая протяженность маршрутов авианаблюдений за весь период составила около 60 тыс. км. На основных миграционных путях проводился наземный учет на стационарных участках (рис. 2). Использованы материалы «Летописи природы» и «Дневника лесника» государственного природного биосферного заповедника «Таймырский», опросные данные. Опрашивался летный состав Хатангского объединенного авиаотряда, работники Таймырской нефтеразведочной экспедиции Горно-металлургического комбината им. А.С.Завенягина, рыбаки-охотники совхозов Хатангского района, работники Таймырского государственного заповедника. Показатели приземной температуры воздуха даются по метеоданным станции Хатанга (71,98° с.ш., 102,47° в.д.), полученным с сайта Российской федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (<http://aisori-m.meteo.ru/waisori/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Адаптивная роль миграций. Механизм сезонных миграций оленей на Крайнем Севере задается прежде всего годовым циклом температуры и динамикой уровня инсоляции. Оба эти фактора определяют доступность кормов, к которой привязан и репродуктивный цикл оленей. Если углеводсодержащие лишайники в разной степени доступны круглогодично, то зеленые корма доступны только в бесснежный период. Критическое значение для оленей имеет краткосрочное пополнение запасов белков, солей и витаминов на весь последующий год. Наиболее продуктивным источником таких кормов является молодая зелень, доступная только в короткий весенний период. Путем весенней миграции с юга на север олени удлиняют этот кормовой период на 20 дней [9]. Этот же период совпадает с периодом интенсивного роста плода у беременных самок. Таким образом, механизмом весенней миграции на Таймыре является кормовая доминанта поведения оленей, проявляющаяся в следовании на север по мере появления молодой зелени. На заключительной стадии весенней миграции в мае–июне происходит отел беременных самок. Еще одним экологическим фактором, определяющим места отела в таймырской тундре далеко от лесной зоны, является ограниченная мобильность волков в этих районах, которые устраивают логова не далее 50 км от лесной зоны [10]. Это связано с появлением помета у волков в это же время года. Тундровые волки малочисленны и маломобильны в период отела, они максимально обеспечены ресурсами потенциальных жертв (28 тыс. кг потребляемой биомассы на одного волка) и изымают лишь 2,5 % от всей тундровой популяции северных оленей [11], что позволяет беременным самкам оленей сосредотачиваться в тундре в период отела до 50–100 оленей на км² [10]. Кроме этого, перемещение оленей на север Таймыра летом обеспечивает оленям в период гнуса наиболее комфортные условия в горах Бырранга и на морских побережьях (комфортная доминанта поведения).

Доказано, что летом происходит увеличение энергопотребления оленей по сравнению с зимним периодом на 30–40 % [12]. Это связано с повышенной двигательной активностью и нагулом массы тела на летних, богатых зеленью, пастбищах, выкармливанием новорожденных. В то время как зимой олени тратят всего 2 % суточного бюджета на двигательную активность и 17 % — на тебеневку и пастьбу. Обратный ход диких северных оленей в осеннюю миграцию также обусловлен их движением за уходящим на юг поясом зеленой растительности. Заканчивается осенняя миграция у накопивших жировые запасы и достигших наибольшей за весь год массы тела оленей в сентябре–октябре периодом гона и спаривания. Зимовка в лесной зоне дает оленям больше возможностей доступа к ветоши и населяющим нижние ветви деревьев лишайникам, а также к укрытиям в условиях ветра и низких температур (удовлетворение пищевой и комфортной доминант поведения).

Антропогенные изменения. Антропогенные изменения ландшафта на западном Таймыре, связанные со строительством промышленных объектов Норильского металлургического комбината во второй половине XX в. (нитки трубопроводов, железная дорога, шахты, корпуса завода, городская застройка), привели к перегораживанию привычных путей миграций диких северных оленей. Хотя некоторые авторы считают эти явления катастрофическими для популяции, по другим данным [13, 14], олени быстро находят обходные пути миграции, что через некоторое время произошло на западном Таймыре (см. рис. 1).

Наблюдаемая зависимость направления и скорости миграций от сезонной динамики температуры воздуха. Для миграционного хода оленей характерны следующие временные закономерности: как весной, так и осенью явно выделяются начало миграции (появление первых групп или следов передвижений), ее пик (массовое движение группировок) и окончание (уход последних групп, отсутствие следов передвижений). При этом данные многолетних наблюдений за миграциями дикого северного оленя (ДСО) на восточном Таймыре указывают на то, что динамика движения стад непостоянна от года к году: например, начало весеннего движения в урочище Ары-Мас варьирует с 24 апреля до 12 июня (в среднем 12 мая), в устье реки Логата — с 10 апреля до 21 июня (в среднем 29 мая), в среднем течении реки Большая Боотанкага — с 20 апреля до 1 июля (в среднем 7 июня) и т.д. Календарную дату появления первых мигрирующих групп оленей во время весенней и осенней миграции мы тесно связываем с естественно варьирующей каждый год приземной температурой воздуха. Так, начало весенней миграции происходит при повышении температуры на Таймыре до -10°C , а начало осенней — при понижении в летние месяцы до $+5^{\circ}\text{C}$. В течение периода наблюдений 1984–2004 гг. обычно хроно-хорологическая картина миграций менялась незначительно, но были и нетипичные годы с заметными отклонениями как температур, так и по срокам и интенсивности миграций, такие как 1986, 1989, 1990, 1998 гг. Поскольку миграции оленей неравномерны не только по времени, но и количественно в течение каждого сезона, варьируя от одиночных особей до стад по 20 тыс. особей, сроки и интенсивность хода, а также численность группировок, проходящих по каждому миграционному пути (см. рис. 1), различны в разные годы и даже в один сезон. Это объясняет такие случаи, как появление первых групп у реки Большая Боотанкага в некоторые годы раньше, чем на более южном участке — устье реки Логата и даже на самом южном участке — урочище Ары-Мас. Так, в нетипичном по миграционной динамике оленей 1990 г. начало весенней миграции отмечено в устье реки Логата — 10 апреля, у реки Большая Боотанкага — 20 апреля, в урочище Ары-Мас — 6 мая (рис. 3а). Возможны и некоторые отклонения, как по срокам, так и по направлению движения в решающие периоды сезона. Например, наблюдаемое после начала миграции ослабление ее интенсивности, вплоть до прекращения прохода животных, обратная миграция, а затем возобновление первоначального движения.

Такая картина отмечена в период осенней миграции 1990 г. (рис. 3а, б): устье реки Большая Логата — начало 13 июля (и одновременно — пик), затем обратный ход вплоть до урочища Ары-Мас и возобновление 12 августа первоначального движения, у реки Большая Боотанкага — 19 июля и 12 августа, на мысе Рысюкова (юго-западная оконечность озера Таймыр) — 16 июля и 11 августа, соответственно. В 1991 г. на Восточном Таймыре (рис. 3в) завершение весенней миграции (III декада июля) одновременно стало началом осенней, довольно интенсивной на начальной фазе, сменившейся затем на обратный ход при потеплении с $+7,8^{\circ}\text{C}$ 17 июля до $+13,2^{\circ}\text{C}$ 20 июля и снова возобновившейся при падении температуры с $+16,7^{\circ}\text{C}$ 25 июля до $+6,0^{\circ}\text{C}$ 30 июля. В первых числах августа наблюдался резко выраженный и сжатый по срокам проход больших группировок. 19 августа отмечен массовый выход животных с основной территории Таймыра в сопредельные районы (к реке Хатанга) с дальнейшим движением оленей на юг. Новая волна миграции, территориально захватившая западный и частично центральный миграционный путь,

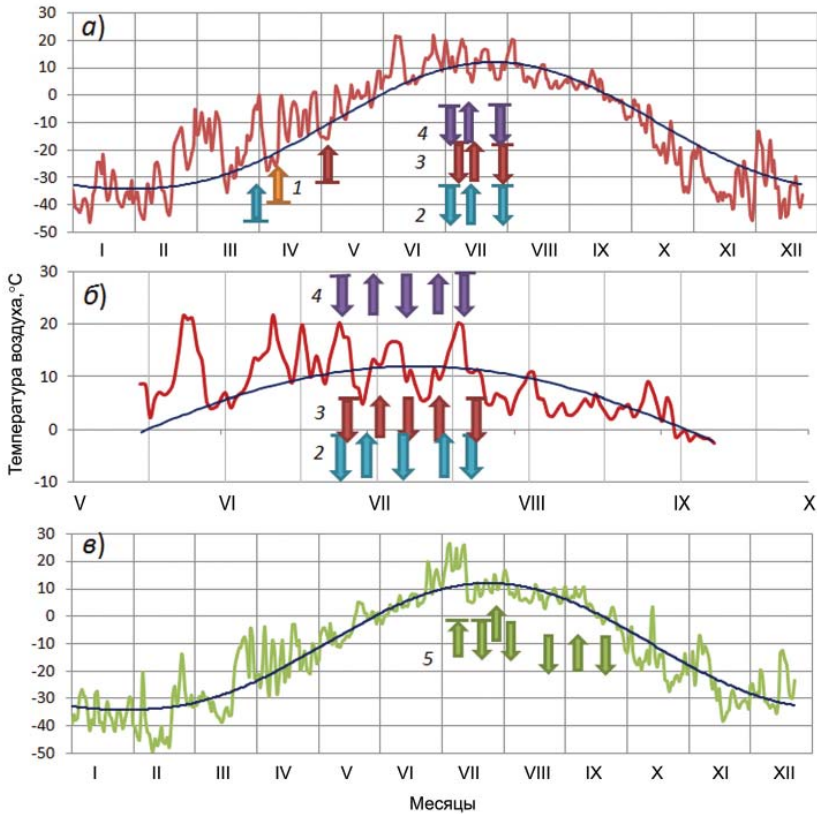


Рис. 3. Динамика приземной температуры воздуха в два года наблюдений.

a — за весь 1990 г., *б* — в летние месяцы 1990 г. (увеличено), *в* — за весь 1991 г. Стрелками отмечен характер движений стад (с юга на север и с севера на юг) в разных пунктах наблюдения (дифференцированы цветом); синусоида обозначает среднееголетнюю динамику температуры. Объяснения в тексте

Fig. 3. Surface ambient temperature dynamics in two years of observations.

a — all over 1990, *b* — summer months of 1990 (enlarged), *c* — all over 1991. The arrows signify herds movement directions (north/south); the sinusoid signifies mean annual temperature dynamics. Explanation is in the text

проходила во второй половине сентября. В середине сентября начался обратный ход животных на север, к концу месяца олени вновь двинулись на юг.

Таким образом, межгодовое разнообразие миграционного хода диких оленей мы объясняем изменчивостью температурного режима, действующего на животных, по-видимому, опосредованно через состояние кормов. Сама поведенческая программа миграционного движения не только определяется внешним фактором, но, как мы покажем далее, вообще не является жестко детерминированной.

Климатические изменения. Хотя на основе цикличности климата существуют прогнозы в пользу похолодания к 2030–2040 гг. [15] в приполярной зоне, для Таймыра, как и для других арктических регионов [16], доминирует представление о том, что грядущие климатические изменения будут в сторону потепления [17]. Многочисленные научные данные свидетельствуют о весьма существенном потеплении в Арктике с се-



Рис. 4. Среднеголетняя сезонная динамика зарегистрированных и прогнозируемых температур воздуха на Таймыре.

1 — средняя за 1984–2004 г. температура воздуха по данным метеонаблюдений; 2 — температура воздуха по прогнозу к 2050 г. [20]

Fig. 4. Mean annual seasonal dynamics of registered and forecast ambient temperatures in Taimyr.

1 — the average for 1984–2004 air temperature according to meteorological data; 2 — the air temperature is forecasted by 2050 [20]

редины XX в., что связывают с деятельностью человека. По прогнозам, потепление в Арктическом регионе будет происходить более быстрыми темпами, чем в среднем на планете, а над сушей с весьма высокой степенью достоверности оно будет более значительным, чем над океанами [18].

По данным оценочного доклада Росгидромета, наибольшая скорость увеличения среднегодовой температуры (более 0,7 °C/10 лет) наблюдается на Арктическом побережье (от Ямала до Чукотки), с максимумом на полуострове Таймыр (до +0,8 °C/10 лет) во все сезоны, кроме лета. При этом зафиксировано уменьшение летом осадков на Таймыре [19]. В частности, прогнозируется увеличение средней за год температуры приземного воздуха на 2,5 °C в центральной зоне Таймыра к 2050 г. [20]. Анализ средних температур по данным метеостанции Хатанга (71,98° с.ш., 102,47° в.д.) с 1984 по 2000 г. дал возможность смоделировать круглогодичную динамику температуры за этот период с помощью синусоидального уравнения сезонных изменений. Сезонные изменения (по дням) приземной температуры (в градусах по Цельсию) на Таймыре точнее всего описываются уравнением:

$$S(d) = 46 \left(0,5 \times \left(1 + \sin \left(2\pi \frac{d-120}{365} \right) \right) \right)^{1,4} - 33,$$

где $S(d)$ — температура (°C) в день года под номером d . Рост температуры на 2,5 °C приведет к началу теплого периода (выше -10 °C, когда начинается весенняя миграция у оленей) примерно на полторы недели раньше весной и окончанию — на полторы недели позже осенью (рис. 4). Логично ожидать закономерных изменений в режиме вегетации, увеличивающих время летних кормов на три недели и сокращающих на этот же срок время наличия только зимних.

Биоэнергетика миграций оленей. Судя по измерениям отечественных авторов [12], затраты на локомоцию (по горизонтальной поверхности) для оленя массой в 130 кг (зимой) составляют 95 мл O_2 /кг/км, а для животного массой в 150 кг (летом) — 82 мл O_2 /кг/км. И то, и другое значение в пересчете на все животное можно оценить примерно в $130 \text{ кг} \cdot (95 \text{ мл } O_2/\text{кг}/\text{км}) / (208 \text{ мл } O_2/\text{ккал}) \approx 150 \text{ кг} \cdot (82 \text{ мл } O_2/\text{кг}/\text{км}) / (208 \text{ мл } O_2/\text{ккал}) \approx 59 \text{ ккал}/\text{км}$, что дает при 500 км миграции только через тундру Таймыра энергозатраты $(59 \text{ ккал}/\text{км}) \cdot 500 \text{ км} = 29,5 \text{ Гкал}$. Измерения энергозатрат животных меньших размеров (93 и 109 кг), выполненные зарубежными авторами [21, 22], согласуются с общей закономерностью и оказываются на 20–30 % меньше. Также приводятся цифры суточной энергии, метаболизированной оленем в летнее и зимнее время. Суточная энергия, метаболизированная из зимних кормов, составляет 2280 ккал на 100 кг живой массы. При дальнейшем расчете оказывается, что энергетические расходы на однонаправленную миграцию по таймырской тундре оленя массой в 100 кг покрываются $29500 \text{ ккал} / (2280 \text{ ккал}/\text{день}) = 13$ днями пастбы в зимнее время (полторы-две недели). Причем чем меньше масса тела животного, тем меньше энергии ему требуется на поддержание. Этот эффект хорошо описан у оседлых видов млекопитающих, в частности у грызунов, которые переживают неблагоприятный зимний сезон в нерепродуктивном состоянии, характеризующемся малой массой и энергозатратами [23]. Это же явление должно приводить популяцию оленей к экологической и, как следствие, весовой дифференциации на более крупных мигрирующих и более мелких зимующих в тундре оленей, что, однако, требует тщательного сбора данных и дальнейшего изучения.

Миграционные движения оленей в таежной зоне отслеживать пока не удастся: эти исследования требуют массового радиомечения. Но можно уверенно сказать, что зимовка в тайге происходит в более благоприятных по сравнению с тундрой кормовых условиях и перемещения по лесу лучше «окупаются» энергетически. Относительно смертности новорожденных оленят летом лесные условия неблагоприятны из-за обилия хищников, болезней (паразитов), отсутствия защищающего от гноса ветра, большего риска сломать ногу; с другой стороны, тундровые местообитания неблагоприятны по причине худших кормовых условий и, соответственно, риска для детенышей родиться недоношенными, а также более худших защитных условий и риска замерзнуть в пургу. Эти различия были показаны на смертности новорожденных у домашних оленей [10]. Климатические изменения в сторону потепления неизбежно должны смещать баланс определяющих экологию оленя факторов в пользу тундровых местообитаний. По сведениям автора [6], сейчас наблюдается общая тенденция к смещению популяции в восточную часть ареала, что уже привело к изменению районов отела. Значительное количество самок телится южнее, чем раньше, а продвижение отставших с новорожденными самок задерживается ледоходом, что приводит к высокой смертности приплода при преодолении крупных водных преград. Возможно, это еще один фактор, ограничивающий миграцию.

В случае спрогнозированного дальнейшего потепления на Таймыре энергопотребление оленей на постоянных местах будет все увеличиваться и все больше компенсировать время, затрачиваемое на миграцию. В таком случае энергетический баланс между необходимостью миграции и возможностью круглогодичного выживания в районах летних пастбищ будет смещаться в пользу второго. Возможно, нынешние экологические параметры для ДСО находятся в районе точки бифуркации

выбора между двумя стратегиями: отправляться в миграцию или оставаться в локальном тундровом обитании на весь год. Остающиеся на зимовку в лесотундре Хатангского района (на границе с тундрой) олени, по всей видимости, демонстрируют смешанную стратегию: получить хоть и меньший «выигрыш» от миграции (обильные зимними кормами леса), но за сотни, а не за тысячи километров. Нами различаются зимующие группировки, чье зимнее присутствие в тундре отмечалось эпизодически, от постоянно обитающих в тундре и систематически наблюдаемых на одних и тех же местах локальных популяций (см. рис. 1), чье количество постепенно увеличивается [6, 7]. Чтобы определить, насколько постоянен состав локальных популяций от года к году, необходимы дальнейшие исследования с индивидуальным мечением животных. Рекогносцировочные облеты и наблюдения на местах летовок до 2013 г. не показали видимых отклонений в путях и сроках миграций от путей и сроков, выявленных при круглогодичных и регулярных наблюдениях конца прошлого века. Однако интенсивность миграций, по-видимому, постепенно меняется. Чтобы четко ответить на этот вопрос, исследования должны быть продолжены на более современном уровне с использованием новых технологий (радиомечение оленей, спутниковое наблюдение, наблюдение с использованием беспилотных летательных аппаратов, генетический анализ популяции).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если антропогенные изменения не способны надолго нарушить ход миграций у ДСО, то климатические изменения, по всей видимости, могут стать решающим фактором в сокращении и затормаживании миграций. Общее потепление должно приводить к повышению продуктивности растительных кормов и в следующую очередь к рассеянию общей популяции на множество локальных, что при сокращении миграционной активности оленей увеличит продолжительность, но снизит интенсивность локального воздействия на кормовые ресурсы, которых должно быть достаточно для круглогодичного обитания в тундре больших масс оленей. Прояснение этого положения требует тщательных исследований растительных ресурсов Таймыра, в том числе сочетания геоботанических полевых работ с космическим мониторингом.

В таких условиях, когда все большее число оленей будет оставаться в центральной части полуострова круглый год, они будут уязвимыми для широкомасштабного браконьерства, легко осуществляемого на открытой местности. Проблема того, что изменения климата вызывают увеличение присутствия карибу в местах добычи, уже возникла на другом континенте и потребовала активных мер мониторинга и охраны [24]. Важной становится круглогодичная защита территории вокруг мест отела и летовок, которые сосредоточены в центральной части полуострова, и расширение зоны охраны путем включения пространств, соединяющих изолированные филиалы Таймырского государственного заповедника в особую зону с присвоением ей статуса национального парка. Это позволит продолжить начавшееся промышленное освоение на этих территориях при одновременном сохранении поголовья популяции ДСО, являющегося главной туристической достопримечательностью тундр и кормовой базой коренных народов.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-28).

Acknowledgments. This study was performed within the frameworks of state contract with the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, and partly supported by the complex program of fundamental studies of Urals Dep. of RAS (Project №18-4-4-28).

ЛИТЕРАТУРА

1. Маклаков К.В., Малыгина Н.В. Сравнительный анализ внешних факторов для таймырской популяции дикого северного оленя // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 81–93.
2. ACIA Scientific Report. Chapter 10. Principles of Conserving the Arctic's Biodiversity. Fairbanks, 2007. P. 539–596. URL: <http://www.acia.uaf.edu/pages/scientific.html> (дата обращения 01.02.2018).
3. Vors L.S., Boyce M.S. Global declines of caribou and reindeer // *Global Change Biology*. 2009. V. 15. P. 2626–2633. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01974.x
4. Малыгина Н.В., Маклаков К.В., Крызхимский Ф.В. Population dynamics of wild reindeer (*Rangifer tarandus L.*) on the Taimyr Peninsula: a simulation model // *Russian Journal of Ecology*. 2013. V. 44. № 5. P. 415–421.
5. Sharma S., Couturier S., Côté S.D. Impacts of climate change on the seasonal distribution of migratory caribou // *Global Change Biology*. 2009. V. 15. P. 2549–2562. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01945.x
6. Малыгина Н.В. Дикий северный олень (*Rangifer tarandus L.*) Восточного Таймыра: особенности пространственного размещения // *Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология»*. 2010. Т. 3. № 3. С. 26–32.
7. Малыгина Н.В. Пространственное распределение локальных популяций дикого северного оленя (*Rangifer tarandus L.*) на Восточном Таймыре // *Вестник КрасГАУ*. 2015. № 9. С. 40–45.
8. Nicholson K.L., Arthur S.M., Horne J.S., Garton E.O., Del Vecchio P.A. Modeling caribou movements: seasonal ranges and migration routes of the Central Arctic herd // *PLoS ONE*. 2016. 11(4). URL: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0150333> (дата обращения 06.04.2018).

REFERENCES

1. Maklakov K.V., Malygina N.V. Comparative analysis of external factors affecting the population of wild reindeer in Taimyr. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. Contemporary Problems of Ecology. 2016, 9(1): 68–77. [In Russian].
2. ACIA Scientific Report. 2005. Chapter 10. Principles of conserving the Arctic's biodiversity. Fairbanks, 2007: 539–596. Available at: <http://www.acia.uaf.edu/pages/scientific.html> (accessed 01.02.2018).
3. Vors L.S., Boyce M.S. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*. 2009, 15: 2626–2633. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01974.x
4. Malygina N.V., Maklakov K.V., Kryzhimskiy F.V. Population dynamics of wild reindeer (*Rangifer tarandus L.*) on the Taimyr Peninsula: a simulation model. *Russian Journal of Ecology*. 2013, 44 (5): 415–421.
5. Sharma S., Couturier S., Côté S.D. Impacts of climate change on the seasonal distribution of migratory caribou. *Global Change Biology*. 2009, 15: 2549–2562. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01945.x
6. Malygina N.V. Wild reindeer (*Rangifer tarandus L.*) of the East Taimyr: features of spatial distribution. *Izvestiia Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya «Biologiya. Ekologiya»*. Proceedings of Irkutsk State University. Series “Biology. Ecology”. 2010, 3: 26–32. [In Russian].
7. Malygina N.V. Spacial distribution of wild reindeer (*Rangifer tarandus L.*) local populations in Eastern Taimyr. *Vestnik KrasGAU*. Bulletin of Krasnoyarsk State University. 2015, 9: 40–45. [In Russian].
8. Nicholson K.L., Arthur S.M., Horne J.S., Garton E.O., Del Vecchio P.A. Modeling caribou movements: seasonal ranges and migration routes of the Central Arctic herd. *PLoS ONE*. 2016: 11(4). Available at: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0150333> (accessed 06.04.2018).

9. Мордовин В.Ю., Михайлов В.В., Колпашников Л.А., Шапкин А.М. Моделирование энергозатрат диких северных оленей (*Rangifer tarandus L.*) в зависимости от погодно-климатических факторов // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 8. С. 1004–1011.
10. Баскин Л.М. Северный олень. Управление поведением и популяциями. Оленеводство. Охота. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 284 с.
11. Суворов А.П. Волк в бассейне Енисея: биологические аспекты управления популяциями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 25 с.
12. Соколов А.Я., Кушнир А.В. Терморегуляция и биоэнергетика северного оленя. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1997. 178 с.
13. Скробов В.Д. Влияние антропогенного фактора на диких северных оленей // Дикий северный олень в СССР. М.: Сов. Россия, 1975. С. 99–104.
14. Shiedeler R.T. Impacts of human developments and land use on caribou: a literature review // Alaska Department of Fish and Game, Habitat Division. 1986. V. 2. 127 p.
15. Фролов И.Е., Гудкович З.М., Карклин В.П., Смоляницкий В.М. Изменения климата Арктики и Антарктики — результат действия естественных причин // Проблемы Арктики и Антарктики. 2010. № 2 (85). С. 52–61.
16. Стишов М.С., Липка О.Н., Постнова А.И., Кокорин А.О., Суткайтис О.К., Никифоров В.В., Элиас В.В., Шварц Е.А., Жбанова П.И., Краснопольский В.Г., Згуровский К.А., Фомин С.Ю., Уваров С.А. Роль изменений климата и антропогенной нагрузки в динамике экосистем острова Вайгач // Проблемы региональной экологии. 2013. № 4. С. 132–138.
17. Алексеев Г.В., Радионов В.Ф., Александров Е.И., Иванов Н.Е., Харланенкова Н.Е. Изменения климата Арктики при глобальном потеплении // Проблемы Арктики и Антарктики. 2015. № 1 (103). С. 32–41.
18. Оценочный доклад МГЭИК (IPCC). Изменения климата 2013: Физическая научная основа. Швейцария, 2013. 34 с. URL: www.climatechange2013.org (дата обращения 01.02.2018).
19. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях
9. Mordovin V.U., Mikhaylov V.V., Kolpaschickov L.A., Shapkin A.M. Simulation of wild reindeer (*Rangifer tarandus L.*) energy expenditures depending on weather-climatic factors. *Zoologicheskii zhurnal*. Journal of Zoology. 2008, 87 (8): 1004–1011. [In Russian].
10. Baskin L.M. *Reindeer*. Management of behavior and populations. Husbandry. Hunting. Moscow: The Partnership of Scientific Publications of KMC, 2009: 284 p. [In Russian].
11. Suvorov A.P. Wolf in Yenisey's basin: biological aspects of population management. Abstract PhD Thesis. Krasnoyarsk: 2004. 25 p. [In Russian].
12. Sokolov A.J., Kushnir A.V. *Termoreguliatsiia i bioenergetika severnogo olenia*. Reindeer thermoregulation and bioenergetics. Novosibirsk: Sib. Dept. of RAS. 1997: 178 p. [In Russian].
13. Scrobov V.D. Anthropogenic factor influence on the wild reindeer. *Dikii severnyi olen' v SSSR*. Wild reindeer in the USSR. Moscow: Soviet Russia, 1975: 99–104. [In Russian].
14. Shiedeler R.T. Impacts of human developments and land use on caribou: a literature review. Alaska Department of Fish and Game, Habitat Division. 1986, 2: 127 p.
15. Frolov I.E., Gudkovich Z.M., Karklin V.P., Smolianitskiy V.M. Climate change in Arctic and Antarctic is the result of natural cause effects. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. Problems of Arctic and Antarctic. 2010, 2 (85): 52–61. [In Russian].
16. Stishov M.S., Lipka O.N., Postnova A.I., Kokorin A.O., Sutcaytis O.K., Nikiforov V.V., Elias V.V., Schwarz E.A., Zhanova P.I., Krasnopolskiy V.G., Zgurovskiy K.A., Fomin S.U., Uvarov S.A. The role of climate change and anthropogenic pressure in ecosystems dynamics of island Voygach. *Problemy regional'noi ekologii*. Regional Environmental Issues. 2013, 4:132–138. [In Russian].
17. Alexeyev G.V., Radionov V.F., Alexandrov E.I., Ivanov N.E., Harlanenkova N.E. Arctic climate change in global warming. *Problemy Arktiki i Antarktiki*. Problems of Arctic and Antarctic. 2015, 1 (103): 32–41. [In Russian].
18. IPCC Assessment Report. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Swiss, 2013: 34 p. Available at: www.climatechange2013.org. (accessed 01.02.2018)

- на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 60 с.
20. Клименко В.В., Микушин О.В., Ларин Д.А. Температурные тренды Таймырского региона в условиях глобального изменения климата // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. 2001. № 3. С. 195–203.
21. White R.G., Yousef M.K. Energy expenditure in reindeer walking on roads and tundra // *Canad. J. Zool.* 1978. V. 56. № 2. P. 215–223.
22. Luick B.R., White R.G. Oxygen consumption for locomotion by caribou calves // *J. Wildlife Manag.* 1986. V. 50. № 1. P. 149–152.
23. Маклаков К.В., Оленев Г.В., Кряжмиский Ф.В. Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов // *Экология.* 2004. № 5. С. 366–374.
24. McNeil Ph., Russell D.E., Griffith B., Gunn A., Kofinas G.P. Where the wild things are: Seasonal variation in caribou distribution in relation to climate change // *Rangifer.* 2005. № 16. P. 51–63.
19. *Vtoroi otsenochnyi doklad RosGidroMeta ob izmeneniakh klimata i ikh posledstviakh na territorii Rossiiskoi Federatsii.* The 2nd Assessment Report of Roshydromet about climate change and their consequences on the territory of Russian Federation. Moscow: Roshidromet, 2014: 60 p. [In Russian].
20. Klimenko V.V., Mikushin O.V., Larin D.A. Temperature trends of the Taimyr region in the context of global climate change. *Geoekologiya. Inzhenernaia geologiya. Hidrogeologiya. Geokriologiya.* Geocology. Engineering geology. Hydrogeology. Geocryology. 2001, 3: 195–203. [In Russian].
21. White R.G., Yousef M.K. Energy expenditure in reindeer walking on roads and tundra. *Canad. J. Zool.* 1978, 56 (2): 215–223.
22. Luick B.R., White R.G. Oxygen consumption for locomotion by caribou calves. *J. Wildlife Manag.* 1986, 50 (1): 149–152.
23. Maklakov K.V., Olenev G.V., Kryazhimskiy F.V. Ontogenesis types and territorial distribution of small Rodents. *Ekologiya. Ecology.* 2004, 5: 366–374. [In Russian].
24. McNeil Ph., Russell D.E., Griffith B., Gunn A., Kofinas G.P. Where the wild things are: Seasonal variation in caribou distribution in relation to climate change. *Rangifer.* 2005, 16: 51–63.