

УДК 598.2:553.7(571.56)

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ АВИФАУНЫ ГОЛЬЦОВОГО ПОЯСА СЕВЕРО-ЗАПАДА ПЛАТО ПУТОРАНА (СРЕДНЯЯ СИБИРЬ)

© 2021 г. А. А. Романов^{a, *}, Е. В. Мелихова^{b, **}, М. А. Зарубина^{a, ***},
В. В. Тарасов^{c, ****}, В. О. Яковлев^{d, *****}

^aГеографический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
Москва, 119991 Россия

^bВсероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды,
Москва, 117628 Россия

^cИнститут экологии растений и животных Уральского отделения РАН,
Екатеринбург, 620144 Россия

^dРусское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира,
Москва, 121099 Россия

*e-mail: putorana05@mail.ru

**e-mail: max-kun@yandex.ru

***e-mail: marastakhova@yandex.ru

****e-mail: grouse@bk.ru

*****e-mail: bird-yakovlev@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.10.2019 г.

После доработки 19.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Проанализированы экологические закономерности пространственной дифференциации фауны и населения птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана в пределах 730–1412 м над ур. м. Обследование вели методом маршрутного учета на трансеках неограниченной ширины. Фауна гнездящихся птиц проанализирована с точки зрения принадлежности видов к фаунистическим комплексам и зонально-ландшафтным группам. Сходство авифаун сравниваемых районов и высотных поясов определяли по коэффициенту фаунистической общности Серенсена. Для выявления различий в населении птиц разных участков использован коэффициент сходства населения. Высока общность таксономической структуры и видового состава гнездовой авифауны гольцового пояса северо-запада плато Путорана, насчитывающей 33 вида. Два вида – песочник-красношейка (*Calidris ruficollis* (Pallas 1776)) и длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus* (Vieillot 1819)) – впервые зарегистрированы на гнездовье в гольцовом поясе плато Путорана на расстоянии 600 и 200 км от южных границ их основных ареалов. Таксономическая структура гнездовой авифауны имеет признаки, характерные для горных областей Арктики с доминированием видов из отрядов ржанкообразных и воробьеобразных, суммарно составляющих 80–88%. Наиболее значимы в формировании авифауны виды арктического фаунистического комплекса (52–62%). В зоогеографическом отношении авифауна гольцового пояса северо-запада плато Путорана имеет специфические черты за счет арктоальпийских ($n = 5$) и альпийских ($n = 1$) видов, экологически связанных с горными ландшафтами. Авифауна формируется в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей. Видовое богатство и плотность населения птиц гольцового пояса на северо-западе плато Путорана значительно выше, чем во всех прочих частях этого пояса. С увеличением высоты местности поступательно сокращаются видовое разнообразие, плотность населения и обилие большинства видов птиц. В гнездовой период в нижней части гольцового пояса отмечено 94% видов местной авифауны, в средней и верхней частях – 47%. Плотность населения птиц в нижней части гольцового пояса составляет 264 особей/км², в средней части – 187, в верхней части – 119 особей/км².

Ключевые слова: авифауна, население, распространение, видовое разнообразие, плато Путорана, гольцовый высотный пояс, горная тундра

DOI: 10.31857/S0044513421010062

Представленные исследования лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку био-

разнообразия горных областей материковой Арктики. В качестве модельной территории выбрано плато Путорана. Несмотря на то, что известны

обобщающие орнитологические работы по этому региону Северной Евразии (Романов, 1996, 2013, 2015; Вартапетов и др., 2018), закономерности формирования фауны и населения птиц горных вершин этой обширной части суши до сих пор изучены неудовлетворительно. Ни в одном из обследованных до 2010 г. пунктов Путорана изучение авифауны гольцового пояса не велось целенаправленно, постоянно в течение всего гнездового периода, с широким охватом территории. Проводившиеся исследования не ставили основной целью изучение закономерностей пространственной, прежде всего высотной, дифференциации фауны и населения птиц в пределах гольцового пояса. Северо-западные районы плато Путорана остались почти не исследованными. Все это дает основание считать, что авифауна гольцового пояса плато Путорана, как и других гор Северной Евразии, до сих пор изучена неравномерно, фрагментарно и в целом явно недостаточно. При этом в сфере изучения биологического разнообразия познание фаунистических комплексов обширных горных областей суши признается одним из актуальных вопросов современной орнитологии (Баранов, 2007; Ruggiero, Hawkins, 2008; McCain, 2009; Вартапетов, Гермогенов, 2011; Graham et al., 2014). Очевидным вкладом в его решение может стать выявление закономерностей формирования авифауны гольцового пояса на вершинах плато Путорана. Вершины плато в плейстоцене были центрами оледенения и освободились от ледников позднее сопредельных равнин (Голубчиков, 1996). Поэтому в облике современных ландшафтов гольцового пояса плато Путорана прослеживается перигляциальный генезис (Матюшкин, 1976; Баранов, 2007; Романов, 2013), а авифауна, вероятно, моложе авифауны сопредельных равнин, и становление ее продолжается.

Основная цель представленной работы – выявление эколого-географических закономерностей пространственной дифференциации авифауны гольцового пояса плато Путорана для использования при мониторинге и разработке мер сохранения биологического разнообразия. В соответствии с этим, исследованиями 2010, 2013, 2018 гг. решались три основные задачи: 1 – инвентаризация видового состава авифауны и определение статуса пребывания видов; 2 – выявление особенностей распространения и обилия видов; 3 – установление высотной, широтной и меридиональной дифференциации фауны и населения птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район, сроки и методы исследований, количественные показатели выполненных работ

Исследованиями, впервые проведенными в гольцовом поясе северо-запада плато Путорана в 2010, 2013, 2018 гг., непосредственно охвачены котловины четырех озер: Богатырь, Нералак (на некоторых картах – Нералак), Негу-Икэн, Богатырь-Хуолу. Территориально арена наших полевых работ на вершинах плато составила около 1000 км² в пределах 69°35'–69°48' с.ш., 92°10'–92°40' в.д. Протяженность обследованной территории составила 35 км с севера на юг и 40 км с запада на восток. Объект исследований – авифауна гольцового пояса плато Путорана. Для анализа привлечены результаты маршрутных учетов птиц по методике Равкина (1967), проведенных на высотах 730–1412 м над ур. м. Высоту местности определяли по приборам глобального позиционирования (GPS), а длину пройденных маршрутов – по крупномасштабным картам. Суммарная протяженность пеших учетных маршрутов в горно-тундровых ландшафтах гольцового пояса составила 657 км (227 км – в 2010 г., 141 км – в 2013 г., 289 км – в 2018 г.). Численность водных и околоводных видов птиц определяли прямыми подсчетами с последующим пересчетом количества особей на единицу длины береговой линии. Наблюдения проведены в гнездовой период: с 6 июля по 5 августа 2010 г., с 25 июня по 26 июля 2013 г., с 18 июня по 19 июля 2018 г. В 2018 г. у оз. Богатырь-Хуолу также проведены учеты на контрольных участках, заложенных в нижнем (830–900 м над ур. м), среднем (893–1065 м над ур. м.) и верхнем (1055–1245 м над ур. м.) высотном-ландшафтном уровнях гольцового пояса. Достоверность гнездования оценивали в соответствии с критериями, рекомендованными Европейским комитетом по учету птиц (The EBCC Atlas..., 1997). Сходство сравниваемых авифаун определяли по коэффициенту фаунистической общности – КФО, который можно рассчитать по формуле Серенсена (Песенко, 1982; Чернов, 2008). Для выявления различий в населении птиц разных участков использовали коэффициент сходства населения – КСН (Наумов, 1964). Доминантными считали виды, доля которых в общей плотности населения составила более 10%, субдоминантными – 1–10%. Многочисленными считали виды с обилием 10–99 особей/км², обычными – 1–9, редкими – 0.1–0.9, очень редкими – менее 0.1 особей/км². Виды, для которых зарегистрированы лишь единичные встречи одиночных особей, в расчет плотности населения не включены. Фауна гнездящихся птиц охарактеризована по типам фаун (Штегман, 1938) и в свете представлений о зонально-ландшафтном (географо-генетических) группах птиц (Чернов, 1975, 1978; Кишин-

ский, 1977, 1988). При этом в категории фаунистических комплексов за широко распространенные приняты виды с обширным ареалом и неясным центром происхождения. В категории зонально-ландшафтных групп широко распространенными считали виды с обширным ареалом, современное распространение которых совпадает с несколькими природными зонами. В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали “Конспекту орнитологической фауны России и сопредельных территорий” (Степанян, 2003). Названия некоторых видов приняты по “Списку птиц Российской Федерации” (Коблик и др., 2006).

Физико-географическая характеристика района исследований

Описание физико-географических условий гольцового пояса плато Путорана содержится в ряде монографий (Пармузин, 1964, 1976; Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006), поэтому приведем лишь краткую характеристику местообитаний птиц. Обширная территория северо-запада плато Путорана представляет собой слаборасчлененный (почти монолитный) горный массив. Здесь расположены горные озера Богатырь (970 м над ур. м.), Нералах (920 м над ур. м.), Негу-Икэн (760 м над ур. м.), Богатырь-Хуолу (854 м над ур. м.). Их протяженность соответственно — 9, 17, 12, 6 км при ширине не более 0.5–1 км. Котловины этих олиготрофных озер имеют тектонический генезис, а современный облик окружающих низкогорных ландшафтов сформировался под воздействием позднеплейстоценового оледенения. Следы оледенений, выраженные в современной орографии и типах господствующих геоморфологических структур, прослеживаются по всей обследованной территории. На вершинах плато представлен широкий спектр геоморфологических структур (троги, кары, озерные ванны, выпаханые ледником, боковые и конечные морены, каскады озер, образованные на подпруженных моренами водотоках), сформированных ледниками. Некоторые из них напоминают миниатюрные копии структур, обычно формировавшихся ледником на равнинах (камы, озы, друмлины). Заложённая ледниками неоднородность “пересеченной местности” исключительно важна для формирования облика современной фауны и населения птиц гольцов, что проанализировано в ряде публикаций (Романов, 2013). Ледниковые геоморфологические структуры создают предпосылки для обогащения авифауны гольцового пояса “негорным” комплексом видов и в значительной мере определяют пространственное распределение птиц в гольцах. Рельеф обследованных озерных котловин формируют возвышающиеся над окружающим пространством крутосклонные массивы

плато (в некоторых случаях имеющие острые вершины альпийского типа), сильно разрушенные горные массивы со сглаженными куполообразными вершинами и пологими террасированными склонами, а также столовые горные плато с плоскими вершинами, приподнятыми в среднем на 900–1200 м над ур. м. Горные вершины плато Путорана отличаются особой экстремальностью климатических условий (Голубчиков, 1996). Снег здесь регулярно выпадает и летом, и даже в июле на несколько дней может образовать устойчивый покров глубиной до 15–20 см. Радиационный баланс на вершинах плато почти в 2 раза меньше, чем в долинах (Земцова, 1976). В годы с холодным летом, когда температура воздуха не превышает +5°C, мощный лед на озерах сохраняется в почти неизменном виде все лето (Пармузин, 1976), образуются лишь узкие (2–15 м), вытянутые вдоль берегов польньи. Именно такая ситуация сложилась, например, в 2010 г. на озерах Богатырь и Нералах. Подобные условия в значительной степени определяют бедность и специфичность фауны птиц данных ландшафтов, а также низкое обилие почти всех видов. Гольцовый пояс в северной части плато расположен на высотах более 500 м над ур. м., где при полном отсутствии деревьев и кустарников участки, покрытые горно-тундровой растительностью, перемежаются с участками, лишенными растительности (Куваев, 2006). Проективное покрытие на разных участках обследованной территории составляет 25–100%. Непосредственно в котловинах озер Богатырь, Нералах, Негу-Икэн, Богатырь-Хуолу широко распространены мохово-лишайниково-осоковые, мохово-лишайниково-кустарничковые, мохово-осоково-разнотравные тундры.

На основании различий флористического состава, структуры и высоты растительного покрова, показателей проективного покрытия, широты распространения открытых каменистых поверхностей и увлажнения гольцовый пояс северо-запада плато Путорана условно дифференцирован по вертикали на нижнюю (730–950 м над ур. м), среднюю (950–1100 м над ур. м.) и верхнюю (1100–1412 м над ур. м.) части.

Нижняя часть представлена влажной мелко-кочкарной мохово-ивняково-осоковой горной тундрой с дриадой. В поймах рек и на пологих склонах озерных котловин широко распространены дерновинные разнотравно-луговые тундры с обилием дриады (*Dryas* sp.), копейника арктического (*Hedysarum arcticum* V. Fedtsch.), остролодочника (*Oxytropis* sp.), горца (*Polygonus* sp.), новосиверсии ледяной (*Novosieversia glacialis* (Adams ex Fisch.) F. Bolle) с проективным покрытием до 100%. Обилие трав приближает дерновинную тундру к луговым ценозам (Павлов и др., 1988).

В средней части, где проективное покрытие не превышает 60%, повсеместно господствуют мохово-лишайниковые, мохово-осоковые, разнотравно-осоковые тундры с арктической ивой (*Salix arctica* Pall.), карликовой березой (*Betula nana* L.), голубикой (*Vaccinium uliginosum* L.). Сухие пологие склоны котловин гольцовых озер изобилуют мерзлотными медальонами, покрыты лишайником, кассиопеей четырехгранной (*Cassiope tetragona* (L.) D. Don) и дриадой. Широко распространены песчано-щебнистые холмы (морены позднеплейстоценовых ледников), мозаично поросшие куртинами лишайников, дриады, злаков и незабудочника (*Eritrichinum* sp.). Холмы чередуются с обширными плоскими переувлажненными долинами речек и ручьев, задернованная мелкобугристая поверхность которых занята густым растительным покровом из мхов, лишайников, дриады, кассиопеи, злаков, осок, карликовых ив. Повсюду многочисленны снежники, каменистые россыпи (курумы) и скопления валунов.

Верхняя часть гольцового пояса отличается крайне низкими показателями проективного покрытия (лишь местами до 40%). Террасированные и крутые склоны заняты почти совершенно безжизненными холодными гольцовыми пустынями (Куваев, 2006), где мозаично чередуются многочисленные горные обрывы, скалы-останцы, обширные снежники, пятна мерзлопученного грунта, каменистые россыпи с фрагментарным вкраплением маленьких куртинок из мхов, лишайников, осок, дриады, новосиверсии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая структура авифауны

Известный до начала наших исследований список птиц гольцового пояса плато Путорана включал 52 вида, в том числе 40 гнездящихся (Романов, 2013). С учетом полученных в 2010, 2013 и 2018 гг. данных общий список видов пополнен 23 видами – краснозобая гагара (*Gavia stellata* (Pontoppidan 1763)), белоклювая гагара (*Gavia adamsii* (G.R. Gray 1859)), белолобый гусь (*Anser albifrons* (Scopoli 1769)), гуменник (*Anser fabalis* (Latham 1787)), малый лебедь (*Cygnus bewickii* (Yarell 1830)), свиязь (*Anas penelope* (Linnaeus 1758)), шилохвость (*Anas acuta* (Linnaeus 1758)), широконоска (*Anas clypeata* (Linnaeus 1758)), морская чернеть (*Aythya marila* (Linnaeus 1761)), обыкновенный гоголь (*Bucephala clangula* (Linnaeus 1758)), полевой лунь (*Circus cyaneus* (Linnaeus 1766)), беркут (*Aquila chrysaetos* (Linnaeus 1758)), щеголь (*Tringa erythropus* (Pallas 1764)), перевозчик (*Actitis hypoleucos* (Linnaeus 1758)), плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* (Linnaeus 1758)), круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* (Linnaeus 1758)), песочник-красношейка (*Calidris*

ruficollis (Pallas 1776)), чернозобик (*Calidris alpina* (Linnaeus 1758)), короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus* (Linnaeus 1758)), длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus* (Vieillot 1819)), бургомистр (*Larus hyperboreus* (Gunnerus 1767)), берингийская желтая трясогузка (*Motacilla tschuschensis* J.F. Gmelin, 1789), черная ворона (*Corvus (corone) orientalis* (Eversmann 1841)) – и насчитывает теперь 75 видов. Список достоверно, вероятно и возможно гнездящихся видов пополнен 6 видами – краснозобая и белоклювая гагары, перевозчик, песочник-красношейка, длиннохвостый поморник, овсянка-крошка (*Ocyris pusillus* (Pallas 1776)) – и насчитывает теперь 46 видов (Романов, Голубев, 2011; Романов и др., 2015, 2018). В обследованных нами пунктах ($n = 3$) зарегистрированы 63 вида птиц (табл. 1), в том числе 33 вида (52%) с подтвержденным, вероятным или возможным гнездованием (в дальнейшем все они условно именуется гнездящимися), что составляет 72% гнездовой авифауны гольцового пояса ($n = 46$) и 24% гнездовой авифауны всего региона ($n = 139$). Кочующие виды ($n = 30$) в авифауне гольцового пояса ($n = 63$) составляют 48%.

Таксономическая структура гнездовой авифауны в обследованных пунктах ($n = 3$) соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемой части Северной Евразии, в целом сохраняется на всем протяжении от котловины оз. Богатырь на западе до котловины оз. Негу-Икэн на востоке и включает в себя 6 отрядов. В котловине оз. Богатырь-Хуолу в 2018 г. не гнездились лишь гусеобразные (Anseriformes). Не было даже элементов поведения, позволяющих предполагать это. По числу представленных видов везде преобладают весьма характерные для гипоарктического пояса Палеарктики ржанкообразные (Charadriiformes) (11–13 видов, 42–48%) и воробьеобразные (Passeriformes) (по 11 видов в каждом пункте, 38–42%).

Среди птиц, гнездящихся на территории гольцового пояса северо-запада плато Путорана ($n = 33$), по характеру пространственного распределения различаются виды, распространенные: повсеместно ($n = 10$, 30%), локально ($n = 20$, 61%) и точечно ($n = 3$, 9%) (табл. 1).

Широтная и меридиональная дифференциация авифауны

В авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана существенна доля (49%) равнинно-тундровых видов, не встречающихся в других частях этого пояса. В своем распространении исключительно с северо-западом региона в пределах гольцового пояса связан целый ряд видов ($n = 35$), среди которых краснозобая и белоклювая гагары, галстучник (*Charadrius hiaticula* (Linnaeus 1758)), фифи (*Tringa glareola* (Linnaeus 1758)),

Таблица 1. Население птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана в гнездовой период (особей/км²)

Вид	Озера Нералах и Богатырь				Оз. Негу-Икэн				Оз. Богатырь-Хуолу			
	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение
Краснозобая гагара	—	—	—	—	0.2	0.02	+?	*	—	—	—	—
Чернозобая гагара	0.2	0.3	+	**	0.8	0.8	+	***	0.1	0.04	+	*
Белоклювая гагара	—	—	—	—	0.04	0.04	+?	*	—	—	—	—
Белолобый гусь	—	—	—	—	—	—	—	—	0.02	0.01	■	*
Гуменник	С	С	■	*	0.2	0.2	■	*	0.3	0.1	■	*
Малый лебедь	—	—	—	—	—	—	—	—	С	С	■	*
Чирок-свистунок	—	—	—	—	0.2	0.2	■	*	—	—	—	—
Связь	—	—	—	—	—	—	—	—	0.3	0.1	■	*
Шилохвость	—	—	—	—	0.02	0.02	■	*	0.02	0.01	■	*
Широконоска	—	—	—	—	—	—	—	—	С	С	■	*
Морская чернеть	—	—	—	—	Ед.	Ед.	■	*	—	—	—	—
Морянка	0.04	0.06	+	*	0.6	0.6	+?	***	1.0	0.3	■	***
Обыкновенный гоголь	—	—	—	—	0.06	0.06	■	*	0.04	0.02	■	*
Синьга	—	—	—	—	3.2	3.0	■	***	1.0	0.3	■	*
Обыкновенный турпан	—	—	—	—	0.08	0.08	■	*	0.4	0.2	■	*
Длинноносый крохаль	0.06	0.08	■	*	0.4	0.4	■	**	0.2	0.07	■	*
Большой крохаль	0.2	0.3	■	**	—	—	—	—	0.001	0.001	■	*
Полевой лунь	—	—	—	—	—	—	—	—	Ед.	Ед.	■	*
Зимняк	0.02	0.03	+?	*	0.06	0.06	+?	*	0.01	0.002	+	*
Беркут	Ед.	Ед.	■	*	0.02	0.02	■	*	0.005	0.01	■	*
Орлан-белохвост	Ед.	Ед.	■	*	Ед.	Ед.	■	*	0.004	0.01	■	*
Кречет	—	—	—	—	Ед.	Ед.	■	*	0.01	0.01	■	*
Сапсан	Ед.	Ед.	■	*	—	—	—	—	Ед.	Ед.	■	*
Дербник	—	—	—	—	Ед.	Ед.	■	*	0.05	0.02	■	*
Тундряная куропатка	1.0	1.4	+	***	2.5	2.4	+	***	3.0	1.0	+	**
Азиатская бурокрылая ржанка	0.1	0.1	+	*	0.2	0.1	+	*	1.0	0.4	+	*
Золотистая ржанка	7.5	10.7	+	***	7.0	6.7	+	***	10.0	4.2	+	***
Галстучник	10.5	14.9	+	***	9.5	9.1	+	***	18.0	7.5	+	**
Хрустан	0.5	0.7	+	**	0.5	0.5	+	**	6.0	2.5	+	**
Фифи	Ед.	Ед.	■	*	0.5	0.5	+?	**	2.2	0.9	+	*
Щеголь	—	—	—	—	Ед.	Ед.	■	*	—	—	—	—
Сибирский пепельный улит	1.5	2.1	+?	***	1.5	1.4	+?	***	2.0	1.0	+	*
Плосконосый плавунчик	Ед.	Ед.	■	*	—	—	—	—	—	—	—	—
Круглоносый плавунчик	0.6	0.8	■	*	—	—	—	—	—	—	—	—
Перевозчик	—	—	—	—	—	—	—	—	0.2	0.1	+	*
Турухтан	0.3	0.3	■	*	0.5	0.5	+?	*	0.8	0.3	+	*
Кулик-воробей	1.5	2.1	+	*	0.2	0.1	■	*	—	—	—	—
Песочник-красношейка	2.5	3.5	+	**	1.0	0.9	+?	**	8.0	3.0	+	**
Белохвостый песочник	1.5	2.1	+?	**	4.0	3.8	+	***	10.0	4.0	+	***

Таблица 1. Окончание

Вид	Озера Нералах и Богатырь				Оз. Негу-Икэн				Оз. Богатырь-Хуолу			
	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение	Обилие	Доля участия, %	Статус	Распространение
Чернозобик	Ед.	Ед.	■	*	0.1	0.1	■	*	—	—	—	—
Короткохвостый поморник	—	—	—	—	—	—	—	—	0.04	0.02	■	*
Длиннохвостый поморник	0.4	0.5	+	**	0.4	0.4	+	**	0.8	0.3	+	**
Малая чайка	0.4	0.5	■	*	0.02	0.02	■	*	—	—	—	—
Халей	0.4	0.5	+?	***	1.4	1.3	+	***	0.3	0.1	+	**
Бургомистр	Ед.	Ед.	■	*	—	—	—	—	—	—	—	—
Сизая чайка	0.02	0.03	■	*	Ед.	Ед.	■	*	—	—	—	—
Полярная крачка	1.0	1.4	+	**	1.4	1.3	+	***	0.2	0.1	+?	*
Воронок	0.05	0.1	+?	*	—	—	—	—	0.2	0.1	+?	*
Рогатый жаворонок	2.0	2.8	+	***	4.0	3.8	+	***	17.6	7.5	+	**
Краснозобый конек	4.5	6.3	+	***	13.0	12.4	+	***	7.0	2.9	+	**
Гольцовый конек	11.0	15.6	+	***	16.5	15.8	+	***	48.0	20.4	+	***
Берингийская желтая трясогузка	—	—	—	—	0.5	0.5	■	*	—	—	—	—
Горная трясогузка	0.05	0.1	+?	*	0.5	0.5	+	*	0.3	0.1	+?	*
Белая трясогузка	0.5	0.7	+	**	3.5	3.3	+	**	7.0	3.0	+	*
Черная ворона	—	—	—	—	—	—	—	—	0.1	0.04	■	*
Ворон	0.08	0.1	+?	***	0.6	0.6	+?	***	0.04	0.02	+?	*
Обыкновенная каменка	2.0	2.8	+	***	6.0	5.7	+	***	13.3	5.6	+	**
Варакушка	0.1	0.1	+	*	1.5	1.4	+	***	4.1	1.8	+	**
Обыкновенная чечетка	0.5	0.7	■	**	2.5	2.4	■	***	15.1	6.4	+	***
Пепельная чечетка	—	—	—	—	Ед.	Ед.	■	*	—	—	—	—
Овсянка-крошка	—	—	—	—	0.3	0.2	+?	*	—	—	—	—
Лапландский подорожник	6.5	9.2	+	***	19.0	18.3	+	***	44.0	19.0	+	***
Пуночка	13.5	19.1	+	***	0.5	0.5	+	*	13.8	6.0	+	**
Всего	71	100	—	—	105	100	—	—	237	100	—	—

Примечания. + — гнездящийся вид, +? — возможно гнездящийся вид, ■ — кочующий вид, * — вид распространен точечно, ** — вид распространен локально по всему району исследования, *** — вид распространен повсеместно, Ед. — единичная встреча одиночной особи.

турухтан (*Philomachus pugnax* (Linnaeus 1758)), кулик-воробей (*Calidris minuta* (Leisler 1812)), песочник-красношейка, перевозчик, длиннохвостый поморник и другие. Это объясняется наличием комплекса крупных ледниковых озер, богатой кормовой базой и широким распространением здесь разнообразных растительных ассоциаций, напоминающих зональные тундры (Павлов и др., 1988). Эти местообитания являются оптимальными, а местами единственно доступными для существования вышеназванных видов птиц в условиях гольцовых вершин плато. Формирование подобных тундр связано с поздне-плейстоцено-

вым оледенением, максимально проявившемся на северо-западе Путорана. В ледниковых долинах после разрушения ледников на рубеже плейстоцена и голоцена экологические условия оказались мягче, разнообразнее и в целом ближе к условиям, характерным для зональной тундры, чем к суровым горно-арктическим условиям “гольцовых плакоров” (Романов, 2013). Это позволило целой группе равнинных видов проникнуть и фрагментарно освоить перигляциальные участки горных вершин северо-запада Путорана. Таким образом, в современную эпоху равнинно-тундровые виды приурочены к местообитаниям,

имеющим ледниковый генезис. Предполагаем, что равнинно-тундровые виды при проникновении в горы использовали типичные для себя экологические условия, сформировавшиеся на локальных участках перигляциальных ландшафтов. Они вошли в состав гольцовой авифауны, проникая на вершины гор по участкам бывшего расположения ледников по мере их таяния (Романов, 2013). Поздне-плейстоценовые ледниковые долины, занимающие на Путорана 25–30% площади горных вершин, населяют около 70% видов гольцовой авифауны (в т.ч. почти 100% равнинно-тундровых видов). Суммарное обилие птиц в ледниковых долинах в 2–4 раза выше, чем на водоразделах. Возможно, это связано как с оптимальными современными экологическими условиями в долинах, так и с тем, что ледники могли быть источником повышенной продуктивности сопредельных экосистем. На это указывают некоторые современные исследования, например, на Аляске (Hood et al., 2009).

Исключительно на северо-западе плато Путорана в пределах гольцового пояса встречаются широко распространенные виды – беркут, малая чайка (*Larus minutus* (Pallas 1776)), короткохвостый поморник, черная ворона.

С учетом наших данных за 2010, 2013, 2018 гг. можно также констатировать, что самый обширный из двух известных фрагментов ареала пуночки (*Plectrophenax nivalis* (Linnaeus 1758)) в пределах гольцового пояса плато Путорана также расположен на северо-западе региона. Пуночка, экологически тесно связанная здесь с горным рельефом, приурочена к наиболее высоким (1500–1700 м над ур. м.) частям плато – северо-западным, где встречается широко и повсеместно, и к северо-восточным, где распространена узко-локально.

Установлено, что в обследованных в 2010, 2013, 2018 гг. пунктах ($n = 3$) локальные гнездовые авифауны насчитывают от 26 до 29 видов, что существенно превышает видовое богатство, представленное 5–14, в среднем 8 видами почти всех прочих локальных гнездовых авифаун ($n = 10$) гольцового пояса плато Путорана. Исключение составляют лишь окрестности оз. Ондодоми на северо-западе плато и Гусиных озер на юго-западе, где гнездятся соответственно 24 и 22 вида птиц (Рупасов, Журавлев, 2006; Романов и др., 2007). Максимальное видовое разнообразие птиц зарегистрировано в котловине оз. Негу-Икэн (табл. 1), что, объясняется высоким разнообразием экологических условий и, как следствие, весьма широким спектром местообитаний для самых разных видов птиц, в том числе водно-околоводных.

Показатель представленности общей гнездовой авифауны гольцового пояса северо-запада плато Путорана в отдельных пунктах ($n = 3$) составил 79–83%. Одновременно во всех или почти

всех районах ($n = 2–3$) гнездятся 27 видов птиц, составляющие 82% местной авифауны и формирующие общее фаунистическое ядро (тундряная куропатка (*Lagopus muta* (Montin 1776)), азиатская бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva* (J.F. Gmelin 1789)), золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* (Linnaeus 1758)), галстучник, хрустан (*Eudromias morinellus* (Linnaeus 1758)), сибирский пепельный улит (*Heteroscelus brevipes* (Vieillot 1816)), белохвостый песочник (*Calidris temminckii* (Leisler 1812)), песочник-красношейка, рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (Linnaeus 1758)), краснозобый конек (*Anthus cervinus* (Pallas 1811)), гольцовый конек (*Anthus rubescens* (Tunstall 1771)), обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus 1758)), варакушка (*Luscinia svecica* (Linnaeus 1758)), лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (Linnaeus 1758)), пуночка и другие). Большинство перечисленных видов широко распространены в зоне тундры и частично в зоне лесотундры Евразии. Коэффициенты взаимной общности локальных гнездовых авифаун обследованных районов ($n = 3$), полученные по формуле Серенсена, составляют 86–87%, что свидетельствует об однородности авифауны в пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана. Ее современный качественный состав, формируемый преимущественно гемиярктическими и бореально-гипоарктическими элементами, имеет сходные черты также и в пределах единой, значительно более обширной области. Эта область включает горные тундры севера плато Путорана и равнинные тундры Таймыра, коэффициент взаимной общности гнездовых авифаун которых составляет 31%. Возможность почти беспрепятственно расселяться по этим регионам поддерживалась и поддерживается высоким уровнем сходства экологических параметров местообитаний многих видов птиц. В условиях повсеместной пространственной сопряженности горных и равнинных аналогов тундровых ландшафтов многие виды освоили их повсеместно, так как не имели непреодолимых преград, препятствующих расселению. При этом в трехмерном сечении ареала всех видов с подобным характером пространственного распространения у южных окраин Таймыра выражен “сдвиг” гнездового ареала в вертикальном направлении, что позволяет им далее расселяться вновь по горизонтальной поверхности, но уже в пределах более высоко эшелонированных ландшафтов. Например, золотистая ржанка, широко распространенная в тундровой зоне Таймыра (Рогачева, 1988), резко повышает вертикальный уровень своего ареала у северного склона плато Путорана и на высоте около 1000 м над ур. м. снова распространяется по гольцовому поясу далее к югу в горизонтальной плоскости (Романов, 2013). Среди вероятных причин широкого распространения некоторых типичных обитателей зональных тундр

на севере плато необходимо указать также и то, что северные отроги Путорана окаймлены у подножий редколесьями и кустарниковыми тундрами, где эти виды весьма обычны и откуда они беспрепятственно могут проникать в гольцовый пояс.

Границы ареалов

В 2010, 2013, 2018 гг. нами зарегистрирован ряд видов ($n = 20$), статус пребывания и характер географического распространения которых в гольцовом поясе Путорана до сих пор были не известны или подтверждены единичными наблюдениями. За пределами известных границ гнездовых ареалов (Романов, 2013) в гольцовом поясе Путорана впервые обнаружены два гнездящихся вида птиц (4% всей гнездовой фауны гольцового пояса): песочник-красношейка и длиннохвостый поморник. Во всех обследованных нами пунктах ($n = 3$) найдены изолированные гнездовые группировки как этих двух равнинно-тундровых видов, так и одного арктоальпийского (пуночка) далеко за пределами своего зонального ареала на п-ове Таймыр (Романов, Голубев, 2011; Романов и др., 2015, 2018). Целые сообщества этих видов в гольцах Путорана оказались удалены от ближайших известных мест гнездования на 200–600 км к югу. Из-за пространственной разобщенности этих территорий ареал таких видов приобретает дизъюнктивный характер и состоит из равнинной и горной частей. Пребывание песочника-красношейки, длиннохвостого поморника и пуночки на плато Путорана в масштабе севера Средней Сибири носит, в целом, достаточно четко выраженный островной характер. Для этих и некоторых других (золотистая ржанка) видов горные тундры Путорана — южный форпост их гнездового ареала на севере Средней Сибири, лежащий далеко за пределами полосы их основного расселения на равнинах. Аналогичные островные фрагменты ареала на севере Евразии также существуют у пуночки в гольцовом поясе Полоусного кряжа на севере Якутии (Романов, 2013), у длиннохвостого поморника в гольцовом поясе Полярного и Приполярного Урала (Рябицев, 2014), Верхоянского хребта (Шемякин, 2015).

Установлено, что плато Путорана — юго-западный форпост распространения песочника-красношейки, и граница гнездового ареала находится в пункте с координатами $69^{\circ}35' \text{ с.ш.}, 92^{\circ}15' \text{ в.д.}$ Гнездовая группировка вида здесь обособлена на высотах 850–1000 м над ур. м. и удалена от ближайших известных мест достоверного гнездования на Таймыре на 600 км к юго-западу. Наши данные за 2010, 2013, 2018 гг. подтверждают недостаточность накопленных знаний об общей структуре гнездового ареала песочника-красношейки и полностью соответствуют представлению об объективно существующем прерывистом

распространении этого вида. Кроме этого, наши наблюдения согласуются с имеющимися сведениями о его привязанности к “предгорно-низкогорным” местообитаниям (Лаппо и др., 2012). Этот вид экологически не связан с вертикально расчлененным рельефом, бурными горными потоками и т.п., поэтому нет оснований относить его к категории собственно горных (альпийских) видов. Тем не менее явная приверженность песочника-красношейки к тундрово-долинным местообитаниям в горах и предгорьях определила специфику широтного распространения вида в некоторых частях гнездового ареала. Так, наши наблюдения показали, что в пределах севера Средней Сибири по гольцовым вершинам плато Путорана песочник-красношейка способен проникать намного южнее границ зональной тундры и образовывать изолированные участки гнездования в более южных широтах бореальной зоны — в пределах зональной лесотундры и северной тайги. В частности, обнаруженные нами гнездовья оказались удалены от южной границы тундровой зоны на Таймыре на 250 км.

Впервые обнаруженная на плато Путорана гнездовая группировка длиннохвостого поморника обособлена на высотах до 760–1100 м над ур. м. и удалена от ближайших известных мест достоверного гнездования на Таймыре на 200 км к югу. Этот вид населяет горно-тундровые участки, существенно различающиеся между собой по геоморфологическим особенностям, показателям проективного покрытия растительностью, уровню увлажненности, обилию открытых каменистых поверхностей. Среди наиболее характерных гнездовых местообитаний — мелкопочкарные мохово-осоковые и мохово-осоково-разнотравные тундры, сухие каменистые мохово-лишайниковые тундры с различной долей участия дриады, кассиопеи и осоки, обилием каменистых россыпей и мерзлотных медальонов.

До 2010 г. локальные небольшие по площади очаги гнездования пуночки в гольцовом поясе плато Путорана были известны на северо-западных и северо-восточных окраинах этой горной страны (Романов, 2013). Эта весьма мозаичная путоранская часть ареала пуночки дополнена новыми фрагментами, которые впервые обнаружены нами на вершинах гор, окаймляющих котловины озер Богатырь, Нералах, Негу-Икэн, Богатырь-Хуолу ($69^{\circ}35' - 69^{\circ}48' \text{ с.ш.}, 92^{\circ}10' - 92^{\circ}40' \text{ в.д.}$), и которые удалены от ближайших известных точек обитания у озер Ондодоми и Капчуг на 40 и 75 км соответственно (Морозов, 1984; Рупасов, Журавлев, 2006). На обследованной в 2010, 2013, 2018 гг. территории пуночка оказалась повсеместно многочисленным гнездящимся видом самых верхних частей гольцового пояса (950–1412 над ур. м.). Здесь она экологически неразрывно связана с крутосклонными массивами плато (в некоторых

случаях имеющими острые вершины альпийского типа), разрушенными горными массивами с крутыми обрывистыми склонами, изобилующими скалами, завалами базальтовых глыб и каменными полями (курумами). Основные местообитания вида в гнездовой период лежат в верховьях горных рек, расположенных в узких долинах с крутыми обрывистыми склонами, множеством цирков и крупных снежников. с осоковой кочкарней и зарослями низкорослого ивняка. Неотъемлемый элемент гнездовых местообитаний пуночек — долинки горных ручейков, питающихся за счет таяния снежников, сырые берега которых фрагментарно покрыты осоково-моховыми куртинами.

Формирование вертикальной неоднородности авифауны

В соответствии с господствующим типом высотной поясности в пределах плато Путорана дифференцированы авифауны, сменяющие друг друга с высотой горно-таежного, подгольцового и гольцового поясов. С увеличением высоты видовое разнообразие сокращается. Гнездовая авифауна горно-таежного пояса насчитывает 129 (93%), подгольцового — 52 (37%), гольцового — 46 (33%) видов. Как и в других горных системах Северной Азии (Романов, 2013), видовой состав авифауны обсуждаемого региона с высотой меняется постепенно. Авифауны гольцового и подгольцового поясов, расположенных сопредельно, имеют в своем составе много общих видов: белая (*Lagopus lagopus* (Linnaeus 1758)) и тундряная куропатки, золотистая ржанка, хрустан, краснозобый и гольцовый коньки, пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* (Linnaeus 1758)), пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius 1858)), варакушка, полярная овсянка (*Schoeniclus pallasi* (Cabanis 1851)) и другие. Из 46 видов птиц, гнездящихся в гольцовом поясе, и 52 видов, гнездящихся в подгольцовом поясе, 33 вида являются общими для авифаун этих поясов. Коэффициент фаунистического сходства гольцового и подгольцового поясов составляет 67%.

При этом гнездовой авифауне гольцового пояса свойственны 6 специфических видов, не встречающихся в других высотных поясах. Среди них — песочник-красношейка и длиннохвостый поморник, зарегистрированные на гнездовании только на северо-западе, а также азиатская бурокрылая ржанка, кулик-воробей, рогатый жаворонок и пуночка, имеющие в пределах гольцового пояса плато Путорана более широкое распространение.

Целенаправленное изучение высотной дифференциации птиц в котловине оз. Богатырь-Хуолу показало, что авифауна нижней части гольцового пояса, занимающей днище котловины этого озера, долину одноименной реки и подножие

горных склонов, оказалась максимально богата. Из общего числа видов ($n = 36$), отмеченных в 2018 г. на контрольных участках, заложенных у оз. Богатырь-Хуолу на разных высотах, авифауна нижней части гольцового пояса формируют 34 (94%) вида птиц (табл. 2, 3). С увеличением высоты, в условиях снижения теплообеспеченности, сокращения продолжительности бесснежного периода и фрагментации растительного покрова богатство гнездовой авифауны снижается. В экстремальных условиях средней и особенно верхней частей гольцового пояса, где условия среды на практически безжизненных горных вершинах соответствуют условиям зональных арктических тундр и полярных пустынь, формируется более бедная авифауна, насчитывающая лишь 17 (47%) видов.

Видовое разнообразие авифауны гольцового пояса на северо-западе плато Путорана максимально (94%) в нижней его части, составляющей лишь 17% жизненного пространства пояса в вертикальной плоскости. Минимально видовое разнообразие (47%) в средней и верхней частях гольцового пояса, составляющих 83% жизненного пространства птиц в вертикальной плоскости.

Ряд видов птиц экологически тесно связан с условиями, формирующимися лишь на одном из этих высотных уровней, и не встречается за его пределами в соседних местообитаниях. По наблюдениям в котловине оз. Богатырь-Хуолу, самой нижней частью гольцового пояса на северо-западе плато Путорана ограничены местообитания 10 видов (16% местной авифауны), в том числе гнездовые местообитания чернозобой гагары (*Gavia arctica* (Linnaeus 1758)), сибирского пепельного улита, турухтана, белохвостого песочника, длиннохвостого поморника, и кормовые местообитания гуменника, синьги (*Melanitta nigra* (Linnaeus 1758)), обыкновенного турпана (*Melanitta fusca* (Linnaeus 1758)), длинноного крохале (*Mergus serrator* (Linnaeus 1758)), полярной крачки (*Sterna paradisaea* (Pontoppidan 1763)), черной вороны (табл. 2, 3). Более широко высотный профиль осваивают 16 видов (26% местной авифауны). Из них одновременно на двух нижних высотных ландшафтных уровнях гнездятся лишь песочник-красношейка и длиннохвостый поморник. Остальные 14 видов распространены либо на всех трех высотных уровнях (золотистая ржанка, хрустан, рогатый жаворонок, гольцовый конек, обыкновенная каменка и др.), либо — на нижнем и верхнем, отсутствуя на среднем уровне (тундряная куропатка, галстучник, краснозобый конек). Последнее объясняется ничтожно малой площадью подходящих биотопов в средней части гольцового пояса, распространение которых ограничено спецификой местного рельефа с повсеместным господством высоких, почти отвесных склонов с обилием скальных обрывов и осыпных

Таблица 2. Вертикальная дифференциация населения птиц гольцового пояса в котловине озера Богатырь-Хуолу в гнездовой период (особей/км²)

Вид	Верхний уровень (1055–1245 м над ур. м.)		Средний уровень (893–1065 м над ур. м.)		Нижний уровень (831–900 м над ур. м.)	
	Обилие	Доля участия, %	Обилие	Доля участия, %	Обилие	Доля участия, %
Чернозобая гагара	–	–	–	–	0.7	0.3
Гуменник	–	–	–	–	0.03	0.01
Синьга	–	–	–	–	6.7	2.5
Обыкновенный турпан	–	–	–	–	2.8	1.1
Длинноносый крохаль	–	–	–	–	1.7	0.6
Зимняк	–	–	0.01	0.01	–	–
Тундряная куропатка	4.0	3.4	–	–	1.1	0.4
Золотистая ржанка	0.2	0.2	13.0	7.0	21.3	8.1
Галстучник	0.7	0.6	–	–	6.1	2.3
Хрустан	1.3	1.1	11.5	6.1	3.5	1.5
Сибирский пепельный улит	–	–	–	–	1.8	0.7
Турухтан	–	–	–	–	4.4	1.7
Песочник-красношейка	–	–	2.1	1.1	11.1	4.2
Белохвостый песочник	–	–	–	–	4.4	1.7
Длиннохвостый поморник	–	–	Ед.	Ед.	1.5	0.7
Полярная крачка	–	–	–	–	0.2	0.07
Рогатый жаворонок	4.0	3.4	54.7	29.1	14.4	5.4
Краснозобый конек	4.0	3.4	–	–	15.6	5.9
Гольцовый конек	19.7	16.5	65.9	35.0	58.2	22.0
Белая трясогузка	0.3	0.2	1.0	0.6	3.5	1.3
Черная ворона	–	–	–	–	0.6	0.2
Ворон	0.02	0.02	0.3	0.2	0.06	0.02
Обыкновенная каменка	9.3	7.8	18.9	10.1	4.4	1.7
Варакушка	0.9	0.7	4.2	2.2	2.0	0.7
Обыкновенная чечетка	1.7	1.4	11.5	6.1	26.1	9.9
Лапландский подорожник	2.7	2.3	4.2	2.2	66.3	25.1
Пуночка	69.8	58.6	–	–	5.1	1.9
Всего	119	100	187	100	264	100

Ед. – единичная встреча одиночной особи.

участков. Самой верхней частью гольцового пояса на северо-западе плато Путорана ограничены гнездовые местообитания пуночки. При этом кормовые биотопы этого вида частично расположены на берегах озер в нижней части гольцового пояса. Горные каменистые участки, где пуночка устраивает гнезда, почти лишены растительности и абсолютно безжизненны, поэтому многие взрослые птицы вынуждены собирать корм для птенцов на 300–400 м ниже. Ареалы видов, обитающих в широком диапазоне высот, имеют явно выраженный трехмерный характер.

Анализ степени общности авифаун, формирующихся на разных высотных уровнях ($n = 3$), проведенный с использованием коэффициента фаунистической общности Серенсена, выявил следующие закономерности. Максимальное сходство проявляется между нижним и средним уровнями – 89%, несколько меньшее между верхним и нижним – 70%, и минимальное между верхним и средним уровнями – 51%. Полученные цифровые данные свидетельствуют о несущественной в целом пространственной вертикальной дифференциации (разобщенности) авифауны гольцового пояса на северо-западе плато Путорана. При

Таблица 3. Население птиц водно-околоводных местообитаний в котловине оз. Богатырь-Хуолу (особей/км береговой линии)

Вид	Оз. Богатырь-Хуолу		Р. Богатырь-Хуолу	
	Обилие	Доля участия, %	Обилие	Доля участия, %
Чернозобая гагара	0.8	5.3	0.04	0.7
Гуменник	1.0	7.0	—	—
Свиззь	0.6	4.0	0.3	4.6
Шилохвость	0.03	0.2	—	—
Широконоска	0.1	0.4	—	—
Морянка	1.0	7.0	0.04	0.7
Обыкновенный гоголь	0.1	0.9	—	—
Синьга	3.3	22.8	—	—
Обыкновенный турпан	0.8	5.3	—	—
Длинноносый крохаль	0.3	2.0	0.8	11.7
Большой крохаль	—	—	0.5	7.5
Галстучник	1.8	12.6	1.6	24.2
Фифи	0.03	0.2	0.04	0.7
Сибирский пепельный улит	0.2	1.3	0.1	1.6
Турухтан	0.2	1.3	—	—
Кулик-воробей	0.1	0.9	—	—
Песочник-красношейка	1.0	7.0	1.0	15.3
Белохвостый песочник	1.2	8.1	0.8	11.7
Короткохвостый поморник	—	—	0.04	0.7
Длиннохвостый поморник	—	—	0.2	3.0
Халей	1.0	7.0	0.5	7.5
Полярная крачка	1.0	7.0	0.8	11.7
Всего	14.5	100	6.8	100

Таблица 4. Соотношение фаунистических комплексов в гнездовой авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана

Фаунистический комплекс	Озера Нералах и Богатырь		Оз. Негу-Икэн		Оз. Богатырь-Хуолу	
	Видов	%	Видов	%	Видов	%
Арктический	16	62	17	59	14	52
Сибирский	3	11	4	14	4	15
Широко распространенные	7	27	8	27	9	33

этом выявленные различия между авифаунами верхнего и среднего высотно-ландшафтных уровней, вероятно, указывают на определенную автономность их формирования.

Фаунистическая и зонально-ландшафтная структура авифауны

Гнездовая авифауна гольцового пояса на северо-западе плато Путорана гетерогенна по происхождению (табл. 4). Она формируется видами трех типов фауны, наиболее значимы из которых

во всех обследованных пунктах ($n = 3$) элементы арктического фаунистического комплекса и широко распространенные виды. Представители сибирского типа фауны играют второстепенную роль в местных сообществах птиц.

Несмотря на экстремальные условия внешней среды, в окрестностях обследованных горных озер Нералах, Богатырь, Негу-Икэн и Богатырь-Хуолу формируется довольно “пестрая ландшафтно-биотопическая мозаика”, привлекающая птиц с существенно различающимися требованиями к экологическим параметрам местооби-

Таблица 5. Соотношение зонально-ландшафтных групп в гнездовой авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана

Зонально-ландшафтная группа	Озера Нералах и Богатырь		Оз. Негу-Икэн		Оз. Богатырь-Хуолу	
	Видов	%	Видов	%	Видов	%
Альпийская	1	4	1	4	1	4
Арктоальпийская	5	19	5	17	5	18
Гемиарктическая	9	35	10	35	7	26
Гипоарктическая	2	8	3	10	2	7
Бореально-гипоарктическая	5	19	7	24	8	30
Широко распространенные	4	15	3	10	4	15

таний. Это предопределяет неоднородность авифауны по сочетанию формирующих ее представителей шести зонально-ландшафтных групп, из которых во всех обследованных пунктах ($n = 3$) наиболее значимы гемиарктические, бореально-гипоарктические и арктоальпийские виды птиц, суммарно составляющие 73–76% местной авифауны (табл. 5). Доля альпийских (гольцовый конек) видов не столь существенна в формировании сообществ птиц гольцового пояса. Однако именно они, наряду с арктоальпийскими (тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, обыкновенная каменка, пуночка) и еще некоторыми другими видами, экологически тесно связанными с каменистыми местообитаниями по берегам горных водных потоков (сибирский пепельный улит, горная трясогузка), определяют в процессе формирования качественного разнообразия авифауны гольцового пояса северо-запада Путорана ее горную специфику.

Пространственная структура населения птиц

На плато Путорана с высотой поступательно сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов. Плотность населения птиц гнездового периода в горно-таежном, подгольцовом и гольцовом поясах составляет соответственно 405, 164, 62 особей/км². В отличие от большинства других горных регионов Северной Азии (Романов, 2013), где основное сокращение плотности населения птиц происходит при переходе из подгольцового пояса в гольцовый, в пределах высотного профиля плато Путорана плотность населения сокращается одинаково как при переходе из подгольцового пояса в гольцовый, так и при переходе из горно-таежного пояса в подгольцовый (в 2.5 раза).

Установлено, что плотность населения птиц гнездового периода в обследованных пунктах ($n = 3$) варьирует в пределах 71–237 особей/км² (табл. 1), составляя в среднем 138 особей/км², что существенно превышает средний показатель плотности населения (62 особей/км²) по всему гольцово-

му поясу. Обилие многих видов птиц ($n = 19$), широко распространенных по всей территории гольцового пояса Путорана, достигает на северо-западе максимальных значений. Например, установлено, что обилие золотистой ржанки, рогатого жаворонка, гольцового конька и лапландского подорожника составляет здесь соответственно 8.2, 17.6, 25.2 и 23.2 особей/км², а на остальной территории региона не превышает 2.7, 2.1, 19.2 и 1.1 особей/км² соответственно. Обилие пуночки в северо-западном фрагменте своего ареала в пределах Путорана также намного выше (9.2 особей/км²), чем в северо-восточном (2.5 особей/км²).

Коэффициенты сходства населения птиц, обследованных в 2010, 2013, 2018 гг. районов ($n = 3$), составили 28–42%, что заметно ниже уровня сходства соответствующих авифаун.

Количественные учеты птиц в котловине оз. Богатырь-Хуолу, целенаправленно проведенные на разных высотах, показали, что плотность населения птиц максимальна (264 особей/км²) в самой нижней части гольцового пояса – в оптимальных местообитаниях на приозерных террасах и речных долинах (табл. 2). С увеличением высоты в средней части гольцового пояса плотность населения птиц понижается до 187 особей/км², постепенно сокращаясь в верхней части до минимальных значений (119 особей/км²). Аналогичная закономерность прослежена и в котловинах озер Богатырь, Нералах, Негу-Икэн. Сокращение плотности населения птиц с высотой в пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана соответствует общему понижению продуктивности сообществ животных от подножий к вершинам гор и демонстрирует относительную самостоятельность населения птиц каждого высотно-ландшафтного уровня. Полученные коэффициенты сходства населения указывают не только на самостоятельность, но и на явно выраженную автономность формирования населения птиц на разных высотно-ландшафтных уровнях: сходство населения нижнего и среднего уровня составляет

34%, среднего и верхнего – 15%, нижнего и верхнего – 13%.

При этом в котловине оз. Богатырь-Хуолу на фоне снижения общей плотности населения птиц от подножий к вершинам, выявлены три группы видов, имеющие различные векторы вертикальной динамики обилия (табл. 2). С увеличением высоты обилие сокращается у золотистой ржанки, галстучника, песочника-красношейки, краснозобого конька, белой трясогузки (*Motacilla alba* (Linnaeus 1758)), обыкновенной чечетки (*Acanthis flammea* (Linnaeus 1758)), лапландского подорожника и увеличивается у тундрной куропатки и пуночки. Обилие таких видов как хрустан, рогатый жаворонок, гольцовый конек, ворон (*Corvus corax* (Linnaeus 1758)), обыкновенная каменка, варакушка максимально в средней части гольцового пояса и постепенно сокращается как в сторону вершин, так и в сторону подножий склонов.

Закономерности вертикальной дифференциации населения птиц установлены также при анализе соответствующих показателей в котловинах Богатырь (970 м над ур. м.), Нералах (920 м над ур. м.), Богатырь-Хуолу (854 м над ур. м.), Негу-Икэн (760 м над ур. м.) (табл. 1). Видов, обилие которых с увеличением высоты однозначно сокращается (краснозобый конек, горная (*Motacilla cinerea* (Tunstall 1771)) и белая трясогузки) или увеличивается (кулик-воробей, пуночка), немного. При этом выявлена группа видов ($n = 17$), обилие которых максимально в котловине оз. Богатырь-Хуолу (на средних относительно других озер высотах) и сокращается как в направлении вышерасположенного оз. Богатырь, так в направлении нижерасположенного оз. Негу-Икэн. Среди этих видов – тундрная куропатка, азиатская бурокрылая и золотистая ржанки, галстучник, хрустан, фифи, сибирский пепельный улит, турухтан, песочник-красношейка, белохвостый песочник, длиннохвостый поморник, рогатый жаворонок, гольцовый конек, обыкновенная каменка, варакушка, обыкновенная чечетка, лапландский подорожник.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что высотное распределение большинства птиц в пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана обусловлено не столько абсолютной высотой местности, сколько границами распространения оптимальных местообитаний.

В населении птиц всех обследованных в 2010, 2013, 2018 гг. пунктов ($n = 3$) численно доминирует гольцовый конек. В число доминантов в котловинах озер Нералах и Богатырь входят также пуночка, галстучник и золотистая ржанка, в котловине оз. Негу-Икэн – лапландский подорожник и краснозобый конек, в котловине оз. Богатырь-Хуолу – лапландский подорожник. Субдоминантами в населении птиц всех обследованных

пунктов ($n = 3$) являются рогатый жаворонок, обыкновенная каменка, белохвостый песочник, тундрная куропатка и сибирский пепельный улит. В число субдоминантов в котловинах озер Нералах и Богатырь входят также лапландский подорожник, краснозобый конек, песочник-красношейка, кулик-воробей и полярная крачка, в котловине оз. Негу-Икэн – галстучник, золотистая ржанка, белая трясогузка, синьга, обыкновенная чечетка, варакушка, халей (*Larus heuglini* Vree 1876) и полярная крачка, в котловине оз. Богатырь-Хуолу – галстучник, обыкновенная чечетка, пуночка, золотистая ржанка, песочник-красношейка, белая трясогузка, краснозобый конек, хрустан и варакушка.

Озерно-речная система является основой водно-околоводного компонента ландшафтов гольцового пояса северо-западной части плато Путорана. В период с 18 июня по 19 июля 2018 г. на р. Богатырь-Хуолу зарегистрировано 14 видов птиц при плотности населения 6.8 особей/км береговой линии, а на оз. Богатырь-Хуолу – 19 видов при плотности населения – 14.5 особей/км береговой линии (табл. 3). Среди численно доминирующих видов на оз. Богатырь-Хуолу – синьга и галстучник с обилием соответственно 3.3 и 1.8 особей/км береговой линии, а на р. Богатырь-Хуолу – галстучник, песочник-красношейка, полярная крачка, длинноносый крохаль, белохвостый песочник с обилием соответственно 1.6, 1.0, 0.8, 0.8 и 0.8 особей/км береговой линии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Получена, обобщена и проанализирована подробная оригинальная информация о современном состоянии видового состава, о региональном и высотном размещении птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана. Представлены ранее не известные данные по структуре фауны и населения птиц, существенно расширяющие знания об авифауне вершин самой обширной горной области азиатского Заполярья.

В каждом из пунктов ($n = 3$) нами зарегистрировано от 41 до 49 видов, а суммарно на всей обследованной территории – 63 вида птиц. Гнездовая авифауна этой территории насчитывает 33 вида, среди которых два вида впервые обнаружены здесь на расстоянии 200 и 600 км к югу от ранее известных границ их гнездовых ареалов на Таймыре.

В авифауне гольцового пояса северо-запада плато Путорана существенна доля равнинно-тундровых видов (49%), не встречающихся в других частях этого пояса. В своем распространении исключительно с северо-западом региона в пределах гольцового пояса связан ряд видов ($n = 35$), среди которых краснозобая и белоклювая гагары,

галстучник, фифи, турухтан, кулик-воробей, песочник-красношейка, перевозчик, длиннохвостый поморник.

Показатель представленности гнездовой авифауны гольцового пояса северо-запада плато Путорана в отдельных обследованных пунктах составляет 79–83%, уровень фаунистической общности – 86–87%, что свидетельствует в пользу однородности авифауны рассматриваемой горной территории. Структура гнездовой авифауны соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемой части Северной Евразии, а ее качественная однородность во всех обследованных пунктах обусловлена повсеместным преобладанием представителей одних и тех же отрядов (ржанкообразные 42–48%, воробьеобразные 38–42%), фаунистического комплекса (арктический 52–62%) и зонально-ландшафтных групп (гемиарктическая 26–35%, бореально-гипоарктическая 19–30%, арктоальпийская 17–19%).

Общность структуры фауны птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, распространенными одновременно во всех обследованных пунктах, а в вертикальной плоскости – одновременно населяющими два, обычно смежных, высотно-ландшафтных уровня. Большинство видов птиц, которые одновременно гнездятся во всех обследованных пунктах и которые формируют общее фаунистическое ядро, широко распространены в зоне тундры и частично в зоне лесотундры.

Фауна и население птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана формируются в системе общих зональных и высотно-поясных закономерностей. С увеличением высоты сокращаются видовое богатство, плотность населения птиц, обилие абсолютного большинства видов. Авифауна всех обследованных пунктов, благодаря идентичности их господствующих экологических условий, имеет единый характер высотно-ландшафтной дифференциации, в соответствии с которым выделяются сменяющие друг друга с высотой авифауны нижнего, среднего и верхнего уровней гольцового пояса. Высотное распределение большинства птиц в пределах рассматриваемой территории обусловлено не столько абсолютной высотой местности, сколько границами распространения оптимальных местообитаний.

В пределах гольцового пояса северо-запада плато Путорана максимально богата авифауна нижнего уровня. С увеличением высоты авифауна становится беднее. Коэффициент сходства авифаун нижнего и среднего уровня составляет 89%, среднего и верхнего – 51%, нижнего и верхнего – 70%.

В северо-западных частях плато Путорана 41% всех видов птиц ограничены в своем распространении только одним высотным уровнем, в том

числе 37% видов ограничены нижним, 4% видов – средним. В широком диапазоне высот, охватывающем не менее двух высотных уровней, обитает 59% видов: два уровня осваивает 22%, а три уровня – 37% видов. Ареалы видов, обитающих в широком (не менее двух высотных поясов) диапазоне высот, имеют явно выраженный трехмерный характер.

Плотность населения птиц в обследованных пунктах лежит в интервале 71–237 особей/км², составляя в среднем 138 особей/км². С высотой плотность населения птиц сокращается от 264 особей/км² на нижнем уровне гольцового пояса до 119 особей/км² – на верхнем.

Горную специфику авифауны обследованных частей гольцового пояса северо-запада Путорана определяют виды, экологически тесно связанные с сухопутными или водно-околоводными элементами альпинотипного ландшафта на всем пространстве своего ареала (сибирский пепельный улит, гольцовый конек) или значительной его части (тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, горная трясогузка, обыкновенная каменка, пуночка).

БЛАГОДАРНОСТИ

Полевые исследования 2018 г. выполнены в рамках деятельности Русского общества сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира и госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН при финансовой поддержке РФФИ (17-04-00088). Подготовка настоящей публикации поддержана грантом МГУ имени М.В. Ломоносова для поддержки ведущих научных школ МГУ “Депозитарий живых систем Московского университета” в рамках Программы развития МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранов А.А.*, 2007. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского эко-региона. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Красноярск. 49 с.
- Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий, 2007. Отв. ред.: Романов А.А. М. 297 с.
- Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И.*, 2011. Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири // Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 7–28.
- Вартапетов Л.Г., Романов А.А., Шемякин Е.В.*, 2018. Современная классификация населения птиц Средней Сибири // Известия Иркутского гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. Т. 25. С. 54–69.
- Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н.*, 1987. Горы. М.: Мысль. 399 с.
- Голубчиков Ю.Н.*, 1996. География горных и полярных стран. М.: Изд-во МГУ. 304 с.

- Земцова А.И.*, 1976. Радиационный режим // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Труды Лимнологического института СО АН СССР. Т. 22. Вып. 42. Новосибирск. С. 11–38.
- Кищинский А.А.*, 1977. Понятие о гипоарктической и эоарктической авифаунах. VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев. С. 65–67.
- Кищинский А.А.*, 1988. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука. 288 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю.*, 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 256 с.
- Куваев В.Б.*, 2006. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 568 с.
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е.-мл.*, 2012. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. М.: УФ Офсетная печать. 448 с.
- Матюшкин Е.Н.*, 1976. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 9. С. 1277–1291.
- Морозов В.В.*, 1984. Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. С. 30–40.
- Наумов Р.Л.*, 1964. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского. 19 с.
- Павлов Б.М., Александрова А.С., Шелковникова Т.А.*, 1988. Природные комплексы и их охрана // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск. С. 102–117.
- Пармузин Ю.П.*, 1964. Средняя Сибирь. М.: Наука. 310 с.
- Пармузин Ю.П.*, 1976. Основные особенности массо- и энергообмена в озерных котловинах путоранской провинции Субарктики // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск. С. 4–10.
- Песенко Ю.А.*, 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 287 с.
- Равкин Ю.С.*, 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66–75.
- Рогощева Э.В.*, 1988. Птицы Средней Сибири: распространение, численность, зоогеография. М.: Наука. 309 с.
- Романов А.А.*, 1996. Птицы плато Путорана. М.: тип. Россельхозакадемии. 297 с.
- Романов А.А.*, 2013. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. 475 с.
- Романов А.А.*, 2015. Авифауна плато Путорана. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. 196 с.
- Романов А.А., Голубев С.В.*, 2011. Песочник-красношейка на плато Путорана, Средняя Сибирь // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отделение биол. Т. 116. Вып. 5. М. С. 16–20.
- Романов А.А., Мелихова Е.В., Голубев С.В.*, 2015. Фауна и население птиц гольцового пояса северо-запада плато Путорана // Современные исследования животного мира горных экосистем. М. С. 38–70.
- Романов А.А., Тарасов В.В., Мелихова Е.В., Тимченко А.С., Зарубина М.А., Яковлев В.О.*, 2018. Авифауна котловины озера Богатырь-Хуолу (северо-запад плато Путорана, Красноярский край) // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 92–104.
- Романов А.А., Рупасов С.В., Журавлев Е.А., Голубев С.В.*, 2007. Птицы бассейна р. Курейки // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М. С. 7–70.
- Рупасов С.В., Журавлев Е.А.*, 2006. Орнитофауна долины р. Микчангда и прилегающих территорий // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сборник научных трудов. М. С. 122–154.
- Рябицев В.К.*, 2014. Птицы Сибири: справочник-определитель. Т. 2. М.; Екатеринбург: Кабинетный ученый. 452 с.
- Степанян Л.С.*, 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М.: Наука. 727 с.
- Чернов Ю.И.*, 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.
- Чернов Ю.И.*, 1978. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 167 с.
- Чернов Ю.И.*, 2008. Экология и биогеография. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК. 580 с.
- Шемякин Е.В.*, 2015. Орнитологические находки в Центральном Верхоянье // Современные исследования животного мира горных экосистем. М.: Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. С. 130.
- Штегман Б.К.*, 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. Т. 1. Вып. 2. Отв. редактор Зернов С.А. М.–Л.: АН СССР. 157 с.
- Graham C.H., Carnaval A.C., Cadena C.D., Zamudio K.R., Roberts T.E., Parra J.L., McCain C.M., Bowie R.C., Moritz C., Baines S.B., Schneider S.B., VanDerWal J., Rahbek C., Kozak K.H., Sanders N.J.*, 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes // *Ecography*. V. 37. № 8. P. 711–719.
- Hood E., Fellman J., Robert G.M. Spencer, Peter J. Hernes, Rick Edwards, David D'Amore, Durelle Scott*, 2009. Glaciers as a source of ancient and labile organic matter to the marine environment // *Nature*. V. 462. P. 1044–1047.
- McCain C.*, 2009. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be 'higher' in the tropics // *Ecology Letters*. V. 12. № 6. P. 1043–1052.
- Ruggiero A., Hawkins B.A.*, 2008. Why do mountains support so many species of birds? // *Ecography*. V. 31. № 3. P. 306–315.
- The EBCC Atlas of European breeding birds: their distribution and abundance, 1997. Eds: *W.J.M. Hagemeyer, M.J. Blair*. London: T & A D Poyser Publ. 903 p.

AN ANALYSIS OF THE AVIFAUNA STRUCTURE IN THE ALPINE BELT OF THE NORTHWESTERN PUTORANA PLATEAU, MIDDLE SIBERIA

A. A. Romanov^{1,*}, E. V. Melikhova^{2,**}, M. A. Zarubina^{3,***},
V. V. Tarasov^{4,****}, V. O. Yakovlev^{5,*****}

¹Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²All-Russia Institute for Environmental Protection, Moscow, 117628 Russia

³Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

⁴Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia

⁵Russian Society for the Conservation and Studies of Birds (BirdsRussia), Moscow, 121099 Russia

*e-mail: putorana05@mail.ru

**e-mail: max-kun@yandex.ru

***e-mail: marastakhova@yandex.ru

****e-mail: grouse@bk.ru

*****e-mail: bird-yakovlev@yandex.ru

Patterns of the spatial differentiation of bird fauna and populations in the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau were analyzed at 730–1412 m above sea-level. The survey was conducted by route counts along transects of unlimited width. The fauna of breeding birds was assessed using the species belonging to faunal complexes and zonal-landscape groups. The similarity of the avifaunas of the areas and high-altitude zones compared was determined using the Sørensen faunal coefficient. To identify the differences in the bird populations at various sites, the population similarity coefficient was applied. The taxonomic structure and species composition of the breeding avifauna in the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau are highly common and amount to 33 species. Two species, the Red-necked Stint, *Calidris ruficollis* (Pallas 1776), and the Long-tailed Skua, *Stercorarius longicaudus* (Vieillot 1819), were recorded nesting in the alpine belt for the first time in the Putorana Plateau at a distance of 600 and 200 km away from the southern borders of their main distribution areas, respectively. The taxonomic structure of the breeding avifauna corresponds to the zonal and landscape features of the Arctic mountain regions with the dominance of species of Passeriformes and Charadriiformes which combined take up 80–88% of the overall diversity. The species of the Arctic faunal complex (52–62%) is the most significant in the formation of the avifauna in the alpine belt of the Putorana Plateau. Zoogeographically, the avifauna of the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau shows specific features due to arcto-alpine ($n = 5$) and alpine ($n = 1$) species that are ecologically related to mountain landscapes. The avifauna of the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau is formed within a system of general zonal-landscape and altitudinal belt patterns. The abundance and population density of birds in the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau is much higher than in any other part of this belt. In the alpine belt of the northwestern Putorana Plateau, the species diversity, as well as the bird population density and abundance of most species decrease progressively with altitude. During the breeding season, 94% local avifauna species breed in the lower part of the alpine belt (which accounts for only 17% of the belt's vertical living space), vs. 47% of species in the middle and upper parts. The population density of birds in the lower part of the alpine belt amounts to 264 individuals per sq. km, vs. 187 in the middle part, and 119 individuals per sq. km in the upper part.

Keywords: avifauna, population, distribution, species diversity, Putorana Plateau, alpine high-altitude belt, mountain tundra