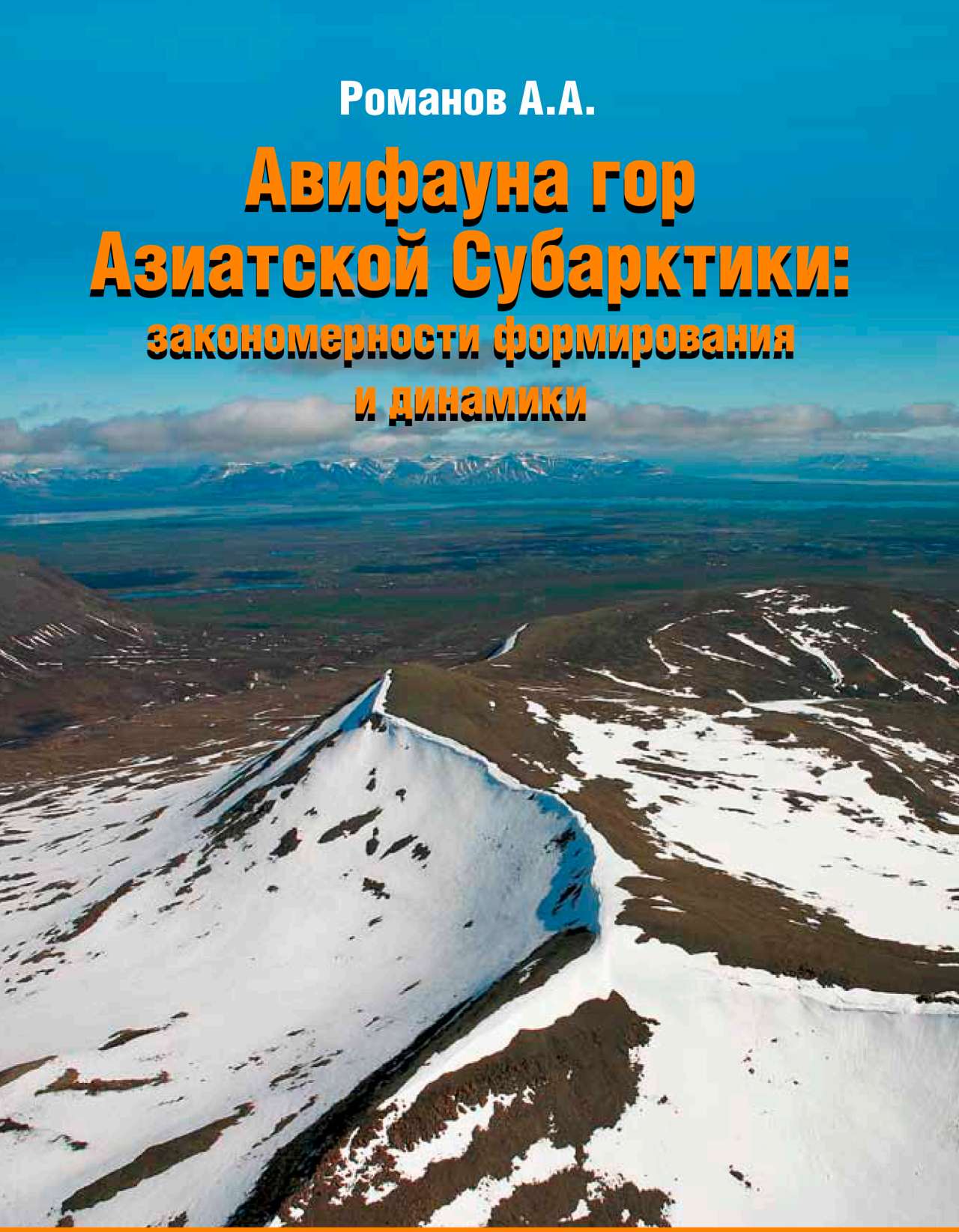
Романов А.А.

Авифауна гор Азиатской Субарктики:

закономерности формирования и динамики



РОСИП BirdsRussia

ФГБУ «ЗАПОВЕДНИКИ ТАЙМЫРА»

Транснефть

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ МГУ имени М.В. Ломоносова

Русское общество сохранения и изучения птиц
имени М.А.Мензбира

ОАО «АК «Транснефть»

Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Объединенная дирекция заповедников Таймыра»

Географический факультет
Московского государственного университета
имени М.В.Ломоносова

А.А. Романов

Авифауна гор Азиатской Субарктики:

закономерности формирования и динамики



A.A. Romanov

Bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic:

Principles of development and dynamics

Москва • 2013

УДК 591 (571. 51)
Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики // Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. Москва. 2013. 360 с.

Настоящая монография издана в рамках многолетнего проекта «Птицы гор Северной Евразии – стратегия выживания в XXI веке». Проект осуществляет Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира (РОСИП) в координации с Путоранским заповедником и географическим факультетом МГУ им. М.В.Ломоносова. Спонсором проекта выступает ОАО «АК «Транснефть». В монографии впервые дан комплексный анализ фауны и населения птиц ключевых горных систем Азиатской Субарктики, рассмотрены специфические абиотические факторы среды перигляциального генезиса, определяющие закономерности формирования горно-субарктической авифауны. Представлены полные видовые списки гнездовой авифауны гольцового, подгольцового и лесного поясов всей горной области Азиатской Субарктики. Проанализированы закономерности пространственной дифференциации авифауны в основных высотно-ландшафтных поясах гор Севера Азии, а также факторы, воздействующие на размещение видов, пространственно-временную и количественную характеристику населения птиц. Впервые крупнейший горный массив Азиатского Заполярья – плато Путорана используется как модельный регион для познания общих закономерностей формирования фауны и населения птиц горно-субарктических экосистем.

Рецензенты:
доктор биологических наук, профессор Э.В. Рогачева
доктор биологических наук П.С. Томкович

Ответственный редактор:
доктор биологических наук, профессор В.М. Галушин

Оригинал-макет и дизайн Л.Езеровой
Перевод на английский язык А.Поповкиной
Фото на обложке А.Романова
Фотографии: С.Голубева, А.Романова, С.Рупасова, З.Янченко

Утверждено к печати Научно-техническим советом ФГБУ «Заповедники Таймыра»

ISBN 5-86676-038-10

© Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики, 2013
© А.А.Романов, 2013

Romanov A.A. Bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic: Principles of development and dynamics // Birds Russia. Moscow. 2013. 360 pp.

The monograph is published in the framework of the long-term project "Birds of the mountains of the Northern Eurasia – Strategy of survival in the 21st century". The Project is implemented by Birds Russia in coordination with the Putoranskiy Nature Reserve and Geographical Faculty of M.V. Lomonosov Moscow State University. It is sponsored by Oil Transporting Joint Stock Company «Transneft». The monograph is the first publication presenting the results of complex analysis of the fauna and population of birds in the key mountain systems of the Asian Subarctic. Specific abiotic environmental factors of periglacial genesis determining the regularities of development of the montane subarctic avifauna are considered. Complete lists of the breeding birds of the alpine, subalpine, and forest belts of the entire mountainous region of the Asian Subarctic are presented. Regularities of the spatial differentiation of avifauna in the main altitudinal landscape belts the mountains of North Asia as well as the factors affecting spatial, temporal, and quantitative characteristics of bird populations are analyzed. The Putorana Plateau, the largest mountainous area located north of the Arctic Circle in Asia, is used for the first time as a sample region for investigation of the general principles of development of the bird fauna and population in the mountain subarctic ecosystems.

Reviewers:
Dr. of Science (Biology), Prof. E. V. Rogacheva
Dr. of Science (Biology) P. S. Tomkovich

Executive Editor:
Dr. of Science (Biology), Prof. V. M. Galushin

Layout design: L. Ezerova
Translation into English: A. Popovkina
Foto on the cover: A. Romanov
Photo: S. Golubev, A. Romanov, S. Rupasov, Z. Yanchenko

Publication approved by Research and Development Council of Federal State Agency "Nature Reserves of Taimyr"

ISBN 5-86676-038-10

© Bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic: Principles of development and dynamics
© A.A. Romanov



ДОРОГИЕ ЧИТАТЕЛИ!

Указом №1157 президента России В.В.Путина 2013 г. объявлен «Годом охраны окружающей среды». ОАО «АК «Транснефть», осознавая свою ответственность перед следующими поколениями за сохранение окружающей среды и обеспечение экологической безопасности, поддержала проект Русского общества сохранения и изучения птиц имени М.А.Мензбира – «Птицы гор Северной Евразии – стратегия выживания в XXI веке».

В условиях продолжающегося промышленного освоения новых территорий актуальность природоохранных проектов возрастает с каждым годом. Многие птицы из-за последствий хозяйственной деятельности или из-за прямого преследования человеком находятся в настоящее время на грани вымирания.

Горы Северной Евразии – огромные естественные резерваты сохранения биологического разнообразия, обеспечивающие стабильность популяций многих видов птиц. В этих уникальных местах до сих пор встречаются очень редкие, внесённые в Красную книгу России виды.

Нет сомнения, что проект, направленный на сохранение уникальной природы полярных горных систем, ожидает серьёзная перспектива и поддержка. Структура проекта предусматривает объединение усилий специалистов ведущих государственных учебных и научных центров и крупного бизнеса для решения концептуальных гуманитарных задач в области сохранения живой природы.

От имени ОАО «АК «Транснефть» приветствую осуществление в России столь крупного экологически значимого проекта, имеющего обширную географию и представляющего собой комплекс работ, направленных на исследование птиц, получение фундаментальных научных знаний, реализацию конкретных природоохранных и эколого-просветительских мероприятий. Уверен, наша совместная работа принесёт ощутимый результат и экологическую и научную пользу.

ПРЕЗИДЕНТ
ОАО «АК «ТРАНСНЕФТЬ» **Н.П. ТОКАРЕВ**

Благодарности

Издание монографии «Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики» стало одним из ключевых мероприятий 2013 г. в рамках многолетнего проекта «Птицы гор Северной Евразии – стратегия выживания в XXI веке». Проект осуществляет Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира (РОСИП) в координации с Путоранским заповедником (входящим с 2012 г. в состав ФГБУ «Заповедники Таймыра») и географическим факультетом МГУ им. М.В.Ломоносова. Издание настоящей книги приурочено к 25-летию Путоранского заповедника и 75-летию географического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова.

Публикация настоящей книги была бы невозможна без поддержки извне. И в этой связи с особой благодарностью обращаюсь в адрес спонсора издания – ОАО «АК «Транснефть» и выражаю глубокую признательность руководству компании.

Подготовка настоящей книги к публикации была выполнена при активном организационном содействии Русского общества сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. За это от всей души хочу поблагодарить Генерального директора РОСИП Е.Е. Сыроечковского-мл., всех членов правления РОСИП, а также М.С. Сабельникову.

Выражаю искреннюю признательность директору ФГБУ «Заповедники Таймыра» В.В. Матасову и другим членам Научно-технического совета этого учреждения за предоставленную возможность вынести мою работу на обсуждение и последующее утверждение ее к печати.

В основе представляемой монографии лежит моя докторская диссертационная работа, выполненная на кафедре зоологии и экологии биолого-химического факультета Московского педагогического государственного университета и в заповеднике «Путоранский». Считаю своей приятной обязанностью поблагодарить заведующего кафедрой д.б.н., профессора И.А. Жигарева и к.б.н. В.В. Ларина, возглавлявшего заповедник до 2013 г., за создание благожелательной атмосферы, способствовавшей успешному завершению моей работы в полном объеме.

Искренне благодарю всех коллег – специалистов, принявших участие в обсуждении рукописи моей работы. На разных этапах ее подготовки актуальные рекомендации, важные отзывы и ценные пожелания любезно высказали: д.б.н., профессор В.Г. Бабенко, д.б.н., профессор А.А. Баранов, д.б.н., профессор И.Р. Беме, д.б.н., профессор Л.Г. Вартапетов, д.б.н., профессор В.М. Галушин, д.б.н. Н.И. Гермогенов, д.б.н. М.Г. Головатин, к.б.н. В.С. Жуков, академик РАСХН, д.б.н., профессор В.А. Забродин, к.б.н. М.П. Ильюх, к.б.н. А.П. Исаев, д.б.н. Л.А. Колпащиков, д.б.н., профессор В.М. Константинов, академик РАЕН, д.б.н., профессор В.Г. Кривенко, д.б.н., профессор Е.Н. Курочкин, член-корреспондент РАСХН, д.в.н., профессор К.А. Лайшев, к.г.н. Е.Г. Лаппо, д.б.н. Ю.Н. Минеев, к.б.н. О.Ю. Минеев, д.б.н., профессор В.А. Остапенко, к.б.н. Н.Д. Поярков, академик РАЕН, д.б.н., профессор Е.С. Равкин, д.б.н., профессор Ю.С. Равкин, д.б.н., профессор Э.В. Рогачева, к.б.н. М.Ю. Соловьев, к.б.н. Сыроечковский-мл., д.г.н., профессор А.А. Тишков, академик РАЕН, д.б.н., П.С. Томкович, д.б.н. С.П. Харитонов, д.б.н., профессор А.Н. Хохлов, д.б.н. С.М. Цыбулин, к.б.н. С.П. Шаталова, к.б.н. А.К. Юрлов.

Особую благодарность я адресую моему учителю и наставнику – к.б.н. В.Т. Бутьеву, любезно консультировавшему меня по самым различным дискуссионным вопросам, неизбежно возникавшим при написании монографии. Советы В.Т. Бутьева во многом определили облик ряда концептуальных направлений моей работы.

Искренне благодарю к.б.н. Е.А. Коблика и к.б.н. Я.А. Редькина за помощь в определении подвидов птиц, а д.б.н. С.П. Харитонова – за консультации по статистической обработке моих материалов.

Неоценимую помощь в организации моих полевых работ на плато Путорана оказали Н.Г. Гришанин, А.А. Кожекин, К.А. Лайшев, В.В. Ларин, Н.Я. Назаренко, а в подготовке рукописи монографии к публикации – И.С. Александрова, О.Л. Аношина, Н.Л. Аношина, Л.В. Езерова, А.Б. Поповкина, И.Н. Поспелов, В.Г. Стрекаловская. Для иллюстрации книги авторские фотографии любезно предоставили С.В. Голубев, С.В. Рупасов, З.А. Янченко. Всем, оказавшим мне разностороннее, но столь необходимое содействие, хочу выразить глубокую признательность.

Я также очень признателен моим спутникам по экспедициям: В.В. Алексеенко, К.А. Баранову, С.В. Голубеву, Е.А. Журавлеву, В.Н. Карпову, С.А. Курникову, С.В. Рупасову. Благодаря прекрасным человеческим и деловым качествам этих людей удавалось благополучно и результативно проводить полевые исследования в экстремальных условиях необитаемых горных территорий Заполярья. Признательность хотелось бы выразить также ОАО «Авиакомпания «Таймыр», которое обеспечивало работу экспедиций в замкнутых горными массивами и почти полностью изолированных от внешнего мира районах Путорана. Четкое и слаженное взаимодействие руководства летного и технического состава авиакомпании позволило оперативно и в необходимые сроки забрасывать участников и груз экспедиций в сложные для осуществления полетов горные районы, отличающиеся непредсказуемостью погодных условий.

Хочу также обратиться к памяти тех людей, которых, к сожалению, уже нет с нами, но благодаря влиянию, добрым напутствиям и поддержке которых было положено успешное начало моих научных изысканий, по прошествии времени завершившихся публикацией настоящей монографии. Это руководитель биологического кружка Московского Общества Испытателей Природы А.П. Разоренова, первый директор Путоранского заповедника Е.Ф. Забродина, профессор В.М. Константинов, академик Е.Е. Сыроечковский. Светлая им память.

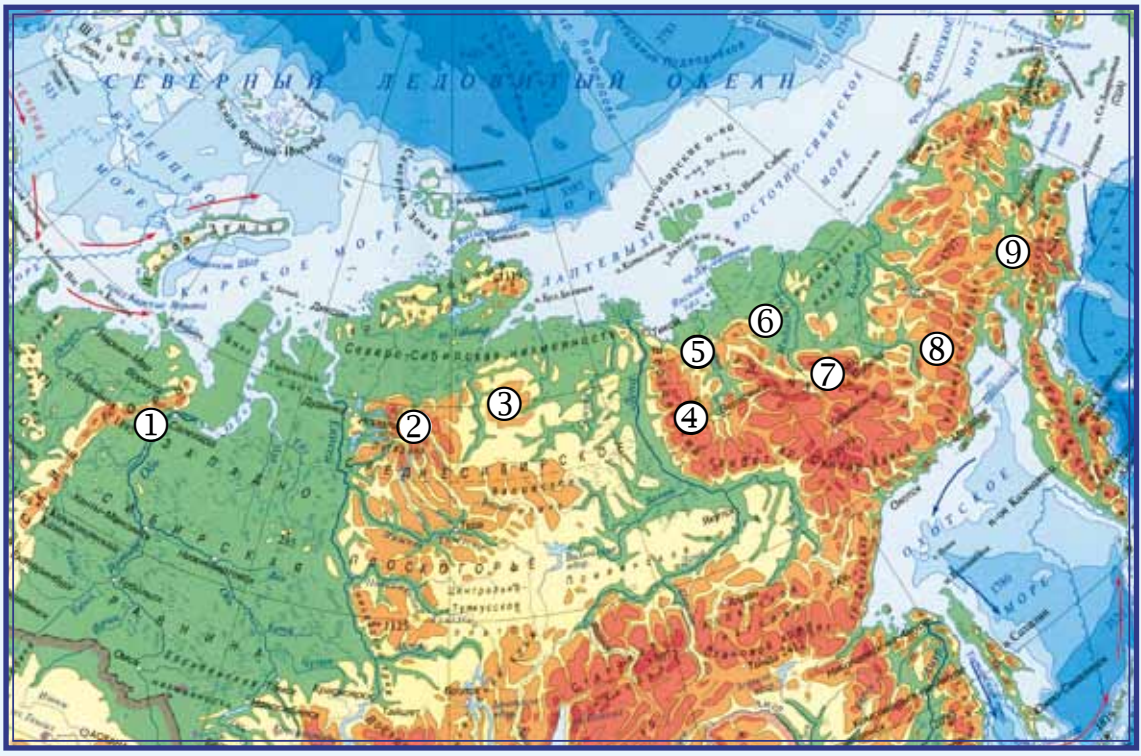
Введение

Познание механизмов ландшафтно-биотопического размещения, закономерностей географического распространения и динамики ареалов птиц обширных горных территорий имеет исключительно важное значение для решения таких фундаментальных теоретических проблем орнитологии, как палеогеографические и экологические аспекты формирования фаунистических комплексов современной суши (Потапов, 1966; Кищинский, 1974, 1977 а, б; Исаченко, Шляпников, 1989; Назаренко, 1990, 1992; Чернов, 1999, 2008; Жуков, 2004; Гермогенов, Вартапетов, 2010). Одним из основополагающих и наиболее эффективных инструментов развития указанных направлений науки является целенаправленное изучение региональных фаун и населения птиц (Сыроечковский, Рогачева, 1980; Исаков, 1982; Флинт, Курочкин, 2001; Равкин, Равкин, 2005; Рогачева и др. 2008). Актуальность этого подчеркивалась в трудах многих крупных исследователей и в итоговых документах представительных научных форумов. В настоящей работе делается попытка подвести итог орнитофаунистическим и орнитогеографическим исследованиям в горных экосистемах Севера Азии с привлечением сравнительных данных по аналогичным экосистемам Приполярного (и частично Полярного) Урала, а также – зональным экосистемам тайги, лесотундры и частично южной тундры на сопредельных равнинах.

Горы Азиатской Субарктики (**в дальнейшем сокращенно называемые ГАС**) объединяются принадлежностью к обширнейшей территории материковой суши, отдельные фрагменты которой до сих пор остаются еще слабо изученными. Вместе с тем, это горные системы, где природные комплексы, несмотря на уже произошедшие в некоторых районах антропогенные изменения, сохранились в состоянии, близком к естественному. Такие природные комплексы, предполагая преимущественно естественные пути их развития, можно рассматривать в качестве модели для решения фундаментальных проблем биологической науки и как «точку отсчета» для последующего изучения естественной динамики и антропогенной трансформации горно-субарктических экосистем (Забродина, Мироновская, 1985). Последнее весьма актуально в свете планов ряда промышленных компаний более широкого вовлечения горных территорий в хозяйственную деятельность. В этой связи наибольшее опасение вызывает активность в сфере добычи рудных полезных ископаемых открытым способом и строительства гидроэлектростанций. Очень быстро под угрозой могут оказаться естественный облик природы субарктических гор Азии, сохранение их биоразнообразия и устойчивость воспроизводства биоресурсов. Поэтому создание научной базы для разработки хозяйственных и охранных мероприятий в плане рационального природопользования приобретает для гор Азиатской Субарктики особую актуальность.

Горные экосистемы всегда находились в сфере повышенного внимания биологов различного профиля, в том числе и орнитологов. При этом, вполне естественно, что степень изученности птиц различных горных систем была и остается весьма различной: от скрупулезно и систематически обследовавшихся, до почти не изученных.

Аккумуляция большого объема сведений по птицам ряда горных систем Евразии позволила некоторым исследователям провести фундаментальные теоретические обобщения. Был проведен анализ восстановления исторических (палеогео-



Фрагмент карты цитируется по «Атлас...» (Раковская, 2013).



Рис. 1. Горы Азиатской Субарктики:

① – **Приполярный и Полярный Урал;**
② – **плато Путорана;**
③ – **Анабарское плато;**
④ – **Верхоянский хребет;**
⑤ – **хребет Кулар;**
⑥ – **Полоусный кряж;**
⑦ – **хребет Черского;**
⑧ – **Колымское нагорье;**
⑨ – **Корякское нагорье.**



1 – 3. Плато Путорана (фото А.Романова)











1. Монгольский зуек (фото С.Голубева)
2. Сибирский пепельный улит (фото С.Голубева)
3. Фифи (фото С.Голубева)
4. Самка белой куропатки на гнезде (фото С.Рупасова)
5. Самка каменного глухаря на гнезде (фото С.Рупасова)
6. Птенцы белой куропатки (фото С.Рупасова)









1. Пискулька (фото С.Голубева)
2. Самец шилохвости (фото С.Голубева)
3, 4. Самцы турухтана (фото С.Голубева)
5. Дрозд Науманна (фото А.Романова)
6. Молодой зимняк (фото А.Романова)
7. Овсянка-крошка (фото З.Янченко)

















1. Средний кроншнеп на гнезде (фото С.Рупасова)
2. Хрустан (фото С.Голубева)
3. Самец тундряной куропатки (фото С.Голубева)
4. Полярная крачка (фото С.Голубева)
5. Обыкновенная чечевица (фото А.Романова)
6. Длиннохвостый поморник (фото С.Голубева)
7. Сизая чайка (фото А.Романова)



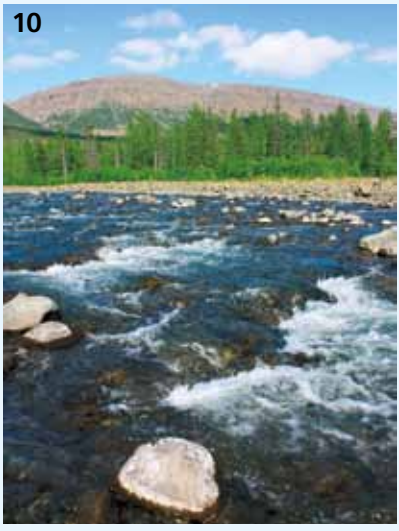












8-11. Плато Путорана (фото А.Романова)











1-4. Плато Путорана (фото А.Романова)







1, 6. Пуночка (фото С.Голубева)
2, 3. Верхоянский хребет (фото А.Романова)



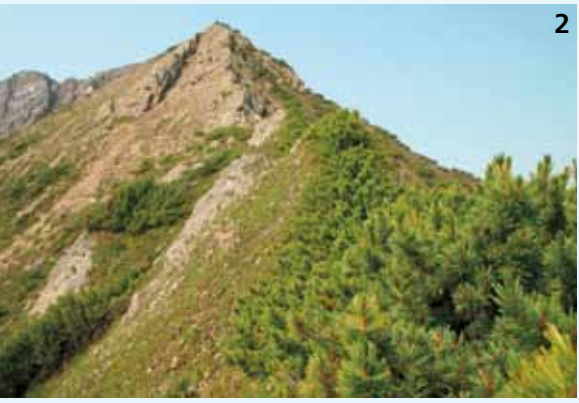
4, 5. Корякское нагорье (фото С.Голубева)





1-7. В подгольцовом поясе таких гор Азиатской Субарктики, как хребет Черского, и всех горных системах, расположенных восточнее, повсеместно распространен кедровый стланик (фото А.Романова)















графических) условий формирования авифаун, комплексной характеристики их современного облика, определения механизмов адаптации птиц к жизни в горах, выявления зоогеографических закономерностей и т.д. Наиболее концептуальные изыскания подобного рода касаются горных систем юга Азиатской Палеарктики (Сушкин, 1925; Беме, 1975; Беме, Банин, 2001) и гор северо-востока Азии (Кищинский, 1968, 1980, 1988). Орнитофаунистический обмен между южными и северными регионами восточной периферии Азии был рассмотрен А.А. Назаренко (1990, 1992). Ряд работ посвящен разработке общих проблем приспособления животных к условиям Субарктики (Данилов, 1966; Рябицев, 1993; Рыжановский, 1997) и высокогорью умеренных широт (Ирисов, 1997; Ирисова, 2002). Однако, с точки зрения широты территориального охвата, эти работы ближе к «региональным», т.к. выполнялись на Ямале, Полярном и Приполярном Урале, Алтае.

Фаунистические работы, также имеющие преимущественно «региональный» характер, известны для гор юга Сибири и Дальнего Востока. Исследования, лежащие в основе этих работ, посвящены авифаунам отдельно взятых горных хребтов или массивов: Алтая (Сушкин, 1938; Равкин, 1973; Кучин, 1976,1982; Цыбулин, 1999), Западного и Восточного Саяна (Ким, 1974; Прокофьев, 1988; Гаврилов, 1999), Алтай-Саянского экорегиона (Баранов, 2003, 2006, 2007), гор юга Восточной Сибири (Ананин, 2006, 2010, 2012), Витимского нагорья (Измайлов, 1967), Хамар-Дабана (Васильченко, 1973), Хингано-Буреинского нагорья (Бисеров, 2006), Сихотэ-Алиня (Назаренко, 1971, 1979, 1983; Коблик, Михайлов, 1994; Коблик, Михайлов, Шибнев, 1997; Михайлов, Коблик, Шибнев, 1997, 1998).

Евразия – крупнейший из материков. Гигантские размеры этого участка современной суши предопределили формирование в его пределах самых разнообразных природно-территориальных комплексов. В том числе – значительную часть площади Евразии, как в более низких, так и в более высоких широтах занимают горные ландшафты. В северной части Евразии отчетливо вырисовывается цепь горных систем, простирающихся с востока на запад более чем на 5,5 тыс. км (рис. 1). В ее составе горы Северной Азии и Урала (Атлас СССР, 1983; Географический атлас России, 1998).

Объективно между этими горными регионами существуют отличия в возрасте, истории формирования, структуре и степени расчлененности, высоте, ориентации в пространстве, конфигурации горных массивов, особенностях сопредельных территорий и т.д. В то же самое время, совершенно очевидно, что эти регионы имеют достаточно общих черт, позволяющих рассматривать их как некий единый горный пояс Севера Азии. Среди основных общих черт: обширная занимаемая площадь, расположение приблизительно в одном широтном диапазоне, в значительной мере совпадающем с границами Субарктики, схожие условия современной внешней среды (прежде всего климатические), принадлежность к среднегорью по господствующим высотам, однотипность высотной поясности, схожая общая схема высотно-ценотических групп растений (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996; Норин и др., 1995; Куваев, 2006). Этим обусловлена и достаточно высокая степень общности фауны и в частности – авифауны.

Поэтому, принимая во внимание объективно существующую географо-экологическую общность этого горного пояса, мы сочли не только возможным, но и вполне обоснованным рассмотреть общие закономерности формирования и

динамики авифауны на всем его протяжении с выявлением черт региональной неоднородности и высотно-ландшафтной специфики орнитокомплексов.

Фундаментальных обобщений по авифаунам столь обширных горных областей Севера Азии до сих пор не проводилось. Разработанные для Северной Евразии орнитофаунистическое районирование и классификация птиц по сходству распространения (Блинова, Равкин, 2008, 2009; Вартапетов, Гермогенов, 2011) крайне генерализованы. Глобальная по своей сути работа Ю.И. Чернова (1978), посвященная структуре животного населения Субарктики, не имела основной целью выявление специфики горно-субарктических экосистем. Орнитологические исследования А.А. Кищинского (1988) на северо-востоке Азии охватывали хотя и значительную, но все же часть Северной Азии, и могут рассматриваться как базисные для развития теоретических обобщений намного более обширной и разнообразной в природном отношении всей цепи гор Азиатского Севера. Еще 15-20 лет назад такие обобщения были бы невозможны или, как минимум, обречены на фрагментарность и неполноту. Дело в том, что была абсолютно не изучена авифауна очень важного со всех точек зрения «внутреннего звена» цепи северных гор Азии – плато Путорана. Обширнейшие материалы по авифауне Путорана, ставшие итогом наших исследований, проводившихся в регионе с 1988 года, позволили закрыть это «белое информационное пятно». За последнее десятилетие возросла также информационная обеспеченность по авифаунам Приполярного, Полярного Урала и Анабарского плато. К настоящему времени мы располагаем достаточным объемом знаний для составления целостного представления об авифауне гор Азиатской Субарктики и теоретического осмысления комплекса факторов и процессов, обуславливающих специфику ее формирования.

С одной стороны, горная авифауна Азиатской Субарктики, безусловно, имеет общие специфические черты. Выяснение и анализ этих черт – одна из целей нашей работы. С другой стороны, значительная протяженность пояса гор Азиатской Субарктики в широтном направлении порождает региональные отличия, выражающиеся в территориальной неоднородности видового состава, поступательном изменении соотношения таксономических и географо-генетических групп птиц, присутствии или отсутствии представителей тех или иных типов фаун. Кроме этого, внутри каждой из рассматриваемых горных стран благодаря гигантским размерам и горно-котловинному характеру местности проявляются собственные внутрирегиональные (провинциальные) отличия в авифауне. Поэтому в нашей работе основное внимание мы уделили выяснению сути, причин и механизмов, интенсивности и направленности этих пространственных изменений.

Основная цель нашей работы – выявление общих закономерностей формирования и динамики авифауны гор Азиатской Субарктики с учетом высотно-ландшафтной, региональной и провинциальной неоднородности; комплексный анализ авифауны гор Азиатской Субарктики в сопоставлении с прилежащими равнинами и горами юга Палеарктики.

Наши исследования мы постарались направить на решение ряда **конкретных задач:**

1. Выполнение полной инвентаризации видового состава всей авифауны гор Азиатской Субарктики, включающей целенаправленный сбор, систематизацию и критический анализ всех материалов по авифауне.

2. Выявление и уточнение характера пребывания, границ ареалов, особенностей распространения, экологии птиц в экстремальных условиях гор Азиатской Субарктики.

3. Выявление и анализ пространственно-временных трендов изменения горизонтальных и вертикальных границ распространения видов в специфических условиях горных систем.

4. Выявление специфических для гор Азиатской Субарктики абиотических факторов среды, определяющих закономерности формирования и динамики горно-субарктической авифауны.

5. Проведение всестороннего, детального сравнительного анализа фауны и населения птиц ключевых горных систем Азиатской Субарктики; выявление общих тенденций и региональных отличий в распределении птиц в пределах исследуемой области.

6. Выявление уровня общности происхождения и формирования авифауны гор и равнин Азиатской Субарктики.

7. Выявление высотно-поясной, широтной и меридиональной дифференциации авифауны гор Азиатской Субарктики.

8. Анализ высотно-поясной изменчивости летнего населения птиц по основным показателям (лидирующие по обилию виды, плотность, видовое богатство) и выявление основных пространственных и временных трендов.

В предлагаемой монографии сформулированы и обсуждаются следующие **основные положения**.

1. Закономерности формирования и динамики фауны и населения птиц плато Путорана рассматриваются в качестве модели этих процессов, характерных для всех горных систем Азиатской Субарктики. В пределах ГАС, образующих единую обширную область с однородным типом физико-географической среды, действуют сходные факторы пространственной дифференциации фауны и населения птиц.

2. Фаунистическая, географо-генетическая и экологическая гетерогенность авифауны горных систем Азиатской Субарктики отражает закономерности разнонаправленного поэтапного ее формирования в условиях ландшафтов, имеющих перигляциальный (или аналогичный) генезис.

3. Авифауна гор Азиатской Субарктики характеризуется специфическим типом высотно-поясной дифференциации, в соответствии с которым, с достаточно высокой степенью автономности, сформировались четко идентифицируемые самостоятельные авифауны гольцового, подгольцового и лесного поясов. На фоне доминирующей высотно-поясной изменчивости авифауны выражены также ее региональные и провинциальные отличия.

4. Наряду с гидротермическим режимом, континентальностью климата и определяемым ими господствующим типом растительности – в горах Азиатской Субарктики в качестве ведущего фактора пространственной динамики авифауны выступает литогенная основа.

5. Более однородная авифауна формируется в однородном ландшафте, сохраняющем непрерывность на обширном трансконтинентальном пространстве. В противоположность этому, наиболее регионально-специфичные авифауны формируются в дизъюнктивных «островных» областях с господством одного и того же ландшафта.

6. Основу авифауны гор Азиатской Субарктики формируют равнинные виды, не имеющие специальных адаптаций к жизни в горах. Формирование авифауны Субарктики связано с расширением гнездовых ареалов птиц не только на равнинах, но и в обширных горных ее областях. В последних процесс идет не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскости, образующих отчетливо выраженное трехмерное пространство ареала.

В нашей монографии детально, всесторонне и в сравнительном аспекте проанализирована фауна и население птиц ключевых горных систем всей Азиатской Субарктики. В работе проведен анализ специфических абиотических факторов среды перигляциального генезиса, определяющих закономерности формирования горно-субарктической авифауны. Проведена полная инвентаризация видового состава этой фауны. Впервые составлены полные видовые списки гнездовой авифауны гольцового, подгольцового и лесного поясов всей горной области Азиатской Субарктики. На обширном пространстве от Корякского нагорья до Приполярного Урала включительно выявлены закономерности пространственных изменений авифауны в вертикальной и горизонтальной плоскости. Уточнены характер пребывания, границы ареалов и особенности распространения птиц, населяющих горные ландшафты Севера Азии. Исследованы закономерности динамики территориального распределения видов и специфических орнитокомплексов в основных высотно-ландшафтных поясах гор Севера Азии, выявлены факторы пространственной дифференциации, а также степень их воздействия на размещение видов, пространственно-временную и количественную характеристики населения птиц. В работе показано, что горные районы не всегда являются барьерами в системе путей глобального пространственного распространения видов – но напротив, могут быть органичной их частью. Впервые в подобных масштабных исследованиях использованы (а в некоторых случаях положены в основу) итоги многолетних фундаментальных работ по занимающим огромные площади, но ранее совершенно не изученным горным регионам. Прежде всего, имеется в виду плато Путорана, исследование которого мы начали практически с «информационного нуля» в 1988 году. Впервые плато Путорана используется как модельный регион для познания общих закономерностей формирования и динамики фауны и населения птиц горно-субарктических экосистем. Репрезентативность и возможность экстраполяции выявленных закономерностей в значительной мере может обосновываться огромными размерами Путорана (284 000 км^2), позволяющими относить его к крупнейшим горным сооружениям Севера Азии.

Надеемся, что наша монография внесет определенный вклад в развитие экологии животных и современных направлений зоогеографии, основанных на ландшафтных методах изучения фауны и населения животных. Важное теоретическое значение, на наш взгляд, имеют выявленные закономерности географического распространения и биотопического размещения птиц, особенности их экологии, выводы о тесной взаимосвязи авифаун равнин и гор Азиатской Субарктики, высотно-ландшафтной основе формирования авифауны этой обширной области суши. Выдвинутые предположения позволяют по-новому интерпретировать механизмы, хронологию формирования и пути развития современного биологического разнообразия перигляциальных ландшафтов обширных горных областей Северной Евразии.

Глава 1. Районы и методы исследований, объем выполненных работ

1.1. Районы и сроки полевых исследований

В основу большинства разделов настоящей работы положены итоги 20-летних исследований, проведенных нами на плато Путорана в период 1988–2008 гг. (Романов, 1996, 2003, 2010). Район исследований расположен между 65º00'–71º00' с.ш. и 90º00'–100º00' в.д. (рис.2).

Наиболее детальные орнитологические обследования, охватившие обширные области плато Путорана, проведены в 1988–1991 и 1999–2007 гг. (Романов, 1996, 2003 а, 2004, 2006 а, б, 2009 а, б, в, г, д; Романов и др., 2007). Исследованиями, проводившимися с мая по август в вышеуказанные сезоны, были охвачены северные, южные, центральные, западные и восточные районы плато Путорана (рис.2). Полевые работы продолжались в сентябре лишь в 1989,1999, 2004, 2008 гг.

С 27 мая по 17 августа 1988 г. исследования проводились в центре плато, в котловине оз. Аян (включая его залив – оз. Капчуг) и в истоках одноименной реки; с 9 июня по 12 сентября 1989 г. – на севере плато, в бассейне среднего течения р. Аян между устьями его притоков – р. Холокит и р. Муниль, в низовьях р.Хукэлчэ, а также на северных окраинах плато между долиной р. Аян и оз. Боковое. С 1 июня по 25 августа 1990 г. были обследованы западные районы Путорана: долины оз. Кутарамакан и р. Кутарамакан, участок северо-восточного побережья оз. Хантайское, долины нижнего течения рек Иркинда и Верхний Кутарамакан, а также юго-восточная половина долины между оз. Кета и оз. Кутарамакан, включая котловину оз. Капчук и бассейн одноименной реки. С 27 мая по 29 августа 1991 г. работы проведены на юге плато Путорана, где были обследованы бассейн р. Някшингда, долины одноименной реки и р. Верхняя Някшингда, а также – долины рр. Амундыкан и Корито, расположенные между озерами Някшингда и Виви. С 16 июля по 4 сентября 1999 г. были обследованы западные районы плато Путорана: котловины озер Накомякен и Собачье, юго-восточная окраина котловины оз. Глубокое, бассейны рек Нахта, Муксун и низовья рек Тонель, Ланга, Хоронен, Дынкенда, Кылтэллар. С 29 июня по 16 августа 2001 г. и с 1 июня по 6 августа 2006 г. мы исследовали юго-западные части плато, включая всю котловину оз. Дюпкун (Курейский), бассейны рек Курейки и Ягтали, нижнее течение и дельты сравнительно небольших рек, впадающих в оз. Дюпкун: Утесной, Тесной, Тальниковой, Гагарьей 2-й, Гагарьей 1-й. Со 2 июня по 10 августа 2003 г. исследованиями были охвачены обширные территории юго-запада Путорана: котловины озер Агата Верхняя, Агата Нижняя, Северное, долины рек Орон и Северная, низовья рек Агата, Някшингда, Эпекли-Сен, Нижняя Тунгуска. С 31 мая по 4 сентября 2004 г. и в августе-сентябре 2008 г. были обследованы котловина оз. Кета на западе плато и бассейн р. Микчангда на северо-западе региона. С 22 мая по 5 августа 2007 г. была обследована обширная область на востоке плато Путорана: бассейн верхнего течения р. Котуй, включая его левый приток р.Хусану и котловины озер Харпича, Люксина, Дюпкун (Котуйский) (рис.2).

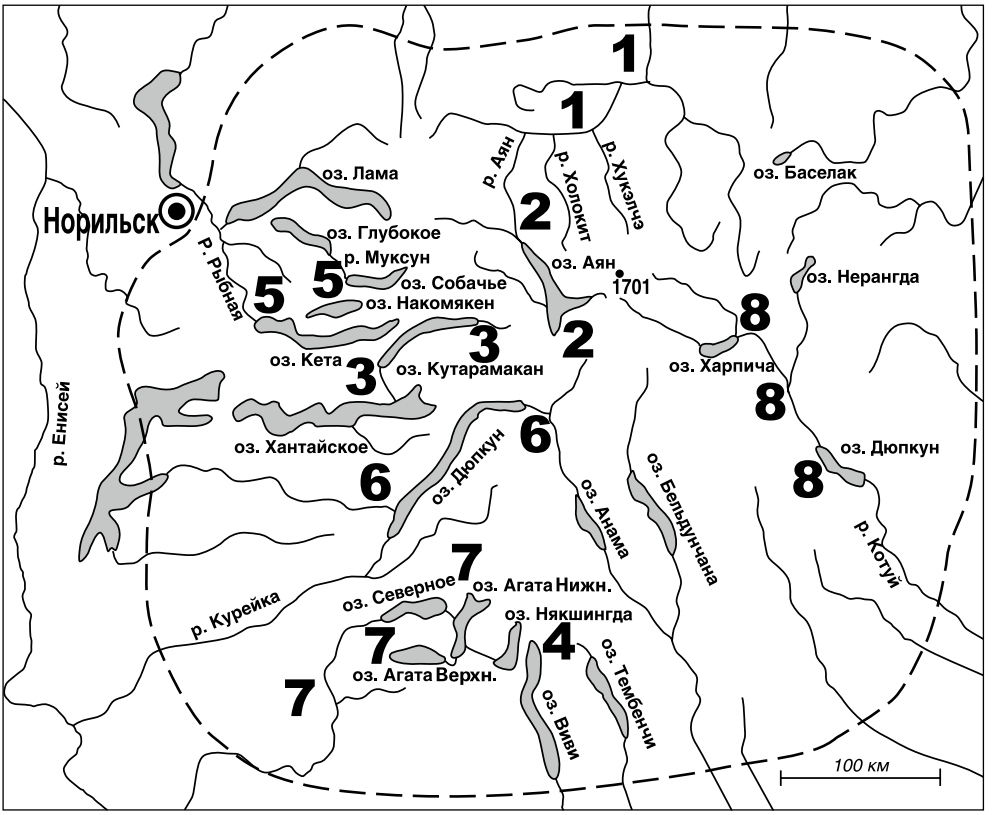


Рис. 2. Районы орнитологических исследований на плато Путорана:

1 – северные районы
(оз. Боковое, реки Аян, Амбар, Муниль, Неракачи, Дакит, Холокит, Хукэлчэ), 1989 г.;
2 – центральные районы
(озера Аян, Капчуг, реки Амнундакта, Гулями, Большой Хонна-Макит, Капчуг), 1988 г.;
3 – западные районы (озера Кутарамакан, Капчук, Хантайское, реки Верхний Кутарамакан, Кутарамакан, Капчук, Богадиль, Иркинда), 1990 г.;
4 – южные районы (озера Някшингда, Виви, реки Амундыкан, Верхняя Някшингда, Някшингда, Ирбукон, Морктакон, Сенган), 1991 г.;
5 – западные районы (озера Кета, Накомякен, Собачье, Глубокое, реки Нахта, Микчангда, Муксун), 1999, 2004, 2008 гг.;
6 – юго-западные (оз. Дюпкун Курейский, реки Курейка, Ягтали), 2001, 2006 гг.;
7 – юго-западные районы (озера Агата Верхняя, Агата Нижняя, Северное, реки Орон, Эпекли-Сен, Северная), 2003 г.;
8 – восточные районы (озера Харпича, Дюпкун Котуйский, Люксина, р.Котуй), 2007 г.;
– – – – – условная граница плато Путорана

Для обследованных участков рек и озер плато Путорана, наиболее часто упоминаемых в тексте, приведены уточненные данные по их местоположению (табл. 1).

Таблица 1. Географическое положение часто упоминаемых в тексте обследованных пунктов на плато Путорана

Пункт	Географические координаты
Север плато	
оз. Боковое	70°10' с.ш., 94°15' в.д.
р. Аян	69°50'-69°55' с.ш., 94°00'-94°15' в.д.
р. Микчангда	69°33'-69°57' с.ш.; 90°00'-91°52' в.д.
Центр плато	
оз. Аян	69°00'–69°20' с.ш., 93°30'– 94°30' в.д.
р. Капчуг	69°00' с.ш., 94°30' в.д.
Юг плато	
оз. Някшингда	67°00' с.ш., 93°30' в.д.
Восток плато	
оз. Нерангда	69°00' с.ш., 98°00' в.д.
оз. Дюпкун (Котуйский)	68°00' с.ш., 98°30' в.д.
Запад плато	
оз. Накомякен	68°55' с.ш., 91°00' в.д.
оз. Кутарамакан	68°35'–68°50' с.ш., 91°30'–92°30' в.д.
оз. Кета	68°45' с.ш., 91°00' в.д.
оз. Собачье	69°00' с.ш., 91°00' в.д.
оз. Дюпкун (Курейский)	67°43'–68°30' с.ш., 91°45'–94°15' в.д.
Гусиные озера	68°22' с.ш., 93°30' в.д.
р. Рыбная	68°50' с.ш.; 89° 30' в.д.
р. Амдундакта	68°40' с.ш., 90°45' в.д.
р. Хантайка	68°20' с.ш.; 89°30' в.д.
р. Курейка	68°21' с.ш.; 94°00' в.д.

Плато Путорана – крупнейшая горная страна Евразийского Заполярья, почти целиком лежащая севернее Полярного круга. В пределах обширной территории плато Путорана четко выражены все основные специфические особенности физико-географической среды, характерные для всей цепи гор Азиатской Субарктики, что позволяет рассматривать его как модельный регион для выявления и познания общих закономерностей формирования и динамики авифауны в горно-субарктических условиях. Немаловажно, что как характерные общие закономерности формирования и динамики горно-субарктической фауны, так и закономерности ее провинциальной и высотно-ландшафтной дифференциации подробно исследованы на плато в их естественном первозданном виде. В наших теоретиче-

ских рассуждениях о фаунистической и географо-генетической неоднородности горно-субарктических ландшафтов Северной Азии за условную точку отсчета мы также принимали плато Путорана. В системе гор Азиатской Субарктики наш модельный регион занимает условно срединное положение, поэтому его сравнение с другими горными областями, удаленными от него в западном и восточном направлениях, позволило выявить достоверные трансконтинентальные пространственные тренды фауны и населения птиц в соответствующих направлениях.

Результаты собственных многочисленных орнитологических исследований в других регионах Евразийской Арктики и Субарктики мы использовали как сопутствующие. Тем не менее, они определенно способствовали более объективному осмыслению ряда общих закономерностей, обсуждаемых и анализируемых в нашей работе. Структуру гнездовой фауны и населения птиц мы изучали в горах Полярного Урала и в сопредельных частях Большеземельской тундры (1982, 1984, 1987, 1993 гг.), на побережье Чешской губы и в Притиманской тундре (1983 г.), на Югорском полуострове и о.Вайгач (1987 г.), на северо-западе Таймыра (1987, 1988 гг.), на востоке и северо-востоке Чукотки (1992 г.). В составе Международной трансарктической экспедиции «Экология тундры – 94», перемещавшейся по Северному Морскому пути на научно-исследовательском судне ледокольного типа «Академик Федоров», орнитологические исследования проведены в низовьях р.Оленек и в хребте Прончищева, у подножий невысоких горных кряжей в дельте р.Яна, в устьях рек Индигирки и Колымы, на Новосибирских островах, а также на о.Бельковский и о.Врангеля. С зимней авифауной Азиатской Арктики и Субарктики удалось ознакомиться в марте 1987 и 1988 гг., обследовав в составе экспедиции ледовой разведки научно-исследовательского института Арктики и Антарктики, кроме акваторий Северного Ледовитого океана и Берингова моря, еще и сухопутные участки в окрестностях поселков Тикси, Чокурдах, Черский, Певек, Мыс Шмидта, Провидения.

1.2. Методы исследований, объем и количественные показатели выполненных работ

Объекты наших исследований – авифауны горных систем (или их частей) Северной Азии, лежащие в пределах Субарктики: Корякского и Колымского нагорий, гор Якутии (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полоусный), Анабарского плато, плато Путорана, Приполярного и Полярного Урала. Понятие Субарктики мы принимаем в трактовке широко распространенной у зоологов, ботаников и географов (Юрцев, 1966; Чернов, 1978; Кищинский, 1988; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006) и определяемой как тип физико-географической среды, территориально соответствующий подзоне южных тундр, лесотундре и северным окраинам северотаежной подзоны.

Основой для характеристики состояния и пространственно-временной динамики горно-субарктической авифауны и населения птиц на современном этапе их формирования стали количественные учеты птиц в модельном регионе – плато Путорана. Выполнение учетов разных видов, в разные периоды их жизни требовало разных подходов. В гнездовой период и период послегнездовых кочевок обследование велось преимущественно маршрутным методом, за многие годы зарекомен-

довавшим себя как оптимальный. В качестве основных транспортных средств, для автономного преодоления значительных расстояний (порядок которых измеряется сотнями километров) в условиях разветвленной и полноводной гидросети, использовались надувные лодки «РАФТ» и байдарки. В процессе линейного перемещения по территории через день-два делались остановки (на 2–7 суток) для стационарного обследования местности радиальными пешими маршрутами. Одноразовые переходы между остановками составляли 15-65 км, радиус обследования вокруг каждой многодневной стоянки – 15-50 км. Во время весенних и осенних миграций, при частичном использовании маршрутного метода, предпочтение отдавалось стационарным исследованиям. Проведено более 800 часов круглосуточных наблюдений за птицами в период массовых сезонных миграций.

Для получения сведений о закономерностях размещения птиц в пределах различных высотно-ландшафтных поясов и для определения плотности населения птиц проводились пешеходные и лодочные маршрутные учеты. Большая часть сухопутных учетов (73% суммарной длины) повторялась 2-5 раз, меньшая (27%) проведена однократно. Учеты выполнялись на трансектах неограниченной ширины с регистрацией всех птиц и глазомерной оценкой расстояния до каждой из них в момент обнаружения. Регистрировали всех птиц визуально и по голосу. На маршрутах учитывали всех встреченных птиц независимо от статуса их пребывания. За пару принимались: встреченные вместе территориальные самец и самка, территориальный поющий самец, птица с кормом, птица с отвлекающими демонстрациями, жилое гнездо, семейная группа слетков, не распавшийся выводок. Показатели обилия (ос/км^2) вычислялись индивидуально по каждому встреченному виду по методике Ю.С. Равкина (1967).

Численность водных и околоводных видов определялась прямыми подсчетами птиц на акваториях озер и руслах рек, а также на береговой полосе, с последующим пересчетом количества особей на 1 км береговой линии.

Для учета гнездовий орлана-белохвоста целенаправленно собирались заслуживающие доверия опросные сведения о достоверных находках жилых гнезд.

При исследовании вертикальных миграций пискулек в горно-субарктических условиях Путорана была использована современная технология дистанционного слежения за перемещением объекта со спутника, дважды в неделю транслирующего сигнал от GPS навигатора, закрепленного на птице, на компьютер.

Территориально арена наших собственных исследований на плато Путорана составила около 284 000 км^2; непосредственно обследовано около 26 000 км^2 – чуть менее 10% площади крупнейшего горного массива Евразийского Заполярья.

Суммарная протяженность учетных маршрутов на плато Путорана составила 8857 км, из них 4063 км – в лесных ландшафтах лесного пояса, 2553 км – в береговой полосе рек и озер лесного пояса, 238 км – в горных редколесьях подгольцового пояса, 587 км в горных тундрах гольцового пояса. Общая протяженность лодочных маршрутов составила 1616 км. Максимальная высота, на которой проводились исследования, – 1450 м н.у.м. Высоту местности определяли по приборам глобального позиционирования (GPS), а длину пройденных маршрутов – по крупномасштабным картам, показаниям шагомера, космическим фотоснимкам. Суммарная протяженность дополнительных учетных маршрутов в других регионах Евразийской Арктики и Субарктики, перечисленных выше, составила 760 км.

Пространственные и экологические связи птиц, гнездящихся в пределах модельного региона, выяснялись путем регистрации гнезд или же по слеткам и молодым. Почти все гнезда найдены случайным образом в процессе визуального осмотра местообитаний или при вспугивании птиц во время маршрутов и экскурсий. В общей сложности за время работ было зарегистрировано 389 гнезд 70 видов, обследовано 32 гнездовые колонии, проведены измерения 292 гнезд и 965 яиц, обследовано 123 экземпляра 47 видов.

В нашей работе мы оперируем в основном показателями населения птиц плато Путорана, полученными в гнездовой период и период послегнездовых кочевок, в меньшей степени – в весенний и осенний миграционные периоды. Период послегнездовых кочевок характеризовался тем, что население птиц в это время теряло стабильную, стационарную территориальную структуру (присущую гнездовому периоду), но еще не становилось столь интенсивно динамичным, как в миграционный период. Началом послегнездового периода мы считали тот момент, когда птенцы приобретали способность достаточно активно перемещаться и выводки покидали свои гнездовые участки, начиная при этом кочевать. Привязка этого момента к определенным календарным датам (например, к середине лета – 15 июля), практикуемая некоторыми исследователями, в нашем случае неприемлема. Это связано с существенными отличиями сроков наступления большинства фенологических явлений в жизни птиц в разные годы в различных районах плато Путорана.

В наших аналитических обобщениях по населению птиц мы использовали однолетние данные, собранные в разные годы, поскольку невозможно обследовать обширную труднодоступную территорию за один сезон. Мы исходили из того, что, даже учитывая наличие многолетних флуктуаций обилия отдельных видов, плотность населения птиц на определенной территории определяется, главным образом, его экологическими особенностями. Высокая стабильность системы структурообразующих факторов среды и корректность использования для зоогеографических исследований однолетних данных за разные годы была фактически подтверждена целым рядом работ, в том числе проведенных в таких обширных регионах как, например, Алтай, Восточно-Европейская и Западно-Сибирская равнины (Равкин, 1984; Равкин, Равкин, 2005; Цыбулин, 2009).

Базовый информационный блок, послуживший отправной точкой для дальнейших обобщений, был сформирован как на основании наших данных, так и с привлечением большого числа опубликованных материалов других исследователей. Подробные указания на эти материалы приведены в разделе по истории изучения авифауны гор Азиатской Субарктики. Здесь укажем лишь, что наиболее значимые работы из числа привлеченных: по Корякскому и Колымскому нагорьям (Кищинский, 1968, 1974, 1977, 1980, 1988), по хребтам Верхоянскому и Черского (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Борисов и др., 1996, 2007, 2011), хребтам Кулар и Полоусный (Сыроечковский-мл. и др., 1996), по Анабарскому плато (Бабенко, 2007; Поспелов, 2007), по Полярному, Приполярному и Северному Уралу (Портенко, 1937; Естафьев, 1977, 1981; Морозов, 1989; Селиванова, 2002 б, 2008; Селиванова, Естафьев, 2004; Головатин, Пасхальный, 2002, 2003 а, б, 2004 а, б, 2005).

Информация об авифауне ГАС, накопленная к настоящему времени, достаточно обширна по географическому охвату регионов исследований, но при этом разобщена, неравноценна по степени изученности, достоверности и подробности изложения,

неоднородна по набору основных компонентов анализа. Материал собран в разные годы для различных целей, с использованием разных методик и масштабов обследования. Поэтому для репрезентативного обобщения, унифицированного анализа и интерпретации были отобраны только сопоставимые данные. За основу в нашей работе были приняты сведения по гнездовой авифауне гор Азиатской Субарктики (табл. 1, 2, 3, 4 приложения). Причем только тех регионов или их обширных частей, в пределах которых четко выражены гольцовый, подгольцовый и лесной высотно-ландшафтные пояса. В составе авифаун двух из шести рассматриваемых горных стран Азиатской Субарктики, имеющих выход к морям Тихого океана, содержится достаточно много морских видов и видов, связанных с морскими побережьями. Так как рассмотрение весьма специфических комплексов морских птиц выходит за рамки основных задач нашей работы, мы сознательно не включали эти виды в списки видов, расчеты показателей и аналитические обобщения. Необходимо еще одно пояснение. Дело в том, что научные исследования – процесс непрерывный, а появление новых данных всегда опережает попытки фундаментального обзора и анализа знаний, накопленных к какому-либо определенному временному рубежу. Поэтому настоящая монография подготовлена как срез информации до 2008 г., без учета новых фактов, появившихся уже после 2008 г. и не влияющих на достоверность выявленных закономерностей и выводов. При этом, публикации с новыми данными (Романов, 2011 б; Романов, Голубев, 2011 а, б) включены в список литературы.

Все наши последующие данные и рассуждения приводятся с учетом этих обстоятельств.

Достоверность гнездования признавалась в соответствии с критериями, рекомендованными Комитетом Европейского Орнитологического Атласа – ЕОАС (The EBCC Atlas..., 1997). Гнездование считалось доказанным при его подтверждении фактическими материалами (находки гнезд, яиц, выводков, встречи птиц с кормом для птенцов), вероятным – при достаточно высокой численности птиц, демонстрирующих элементы гнездового поведения (токование, спаривание, беспокойство у гнезд), возможным – при летнем пребывании птиц на постоянных участках в подходящих для гнездования условиях.

Обработка и анализ собранного материала при необходимости осуществлялись с использованием математических методов вариационной статистики (Лакин, 1973, 1990). Статистическую обработку материалов осуществляли также с применением программы С.П. Харитонова (1999) part.exe и part_fix.exe «Сравнение выбора долей по методу критерия Стьюдента для выборочных долей».

Фауна гнездящихся птиц характеризуется по типам фаун (Штегман, 1938) и в свете современных представлений о географо-генетических группах птиц (Чернов, 1976, 1980; Кищинский, 1977, 1988).

Сходство авифаун сравниваемых горных систем определялось по коэффициенту фаунистической общности (КФО), рассчитывавшемуся по формулам: Серенсена $КФО = [2c:(a+b)] \times 100\%$, и Жаккара $КФО = [c:(a+b-c)] \times 100\%$ (Песенко, 1982; Чернов, 1975, 2008). В обеих формулах – a и $в$ – число видов в каждой из двух фаун, c – количество видов, общих для двух фаун.

Для выявления провинциальных отличий в населении птиц разных участков модельного горного региона (плато Путорана) был использован коэффициент сходства населения (КСН), рассчитывавшийся по формуле:

$$КСН = [a:(b+c)-a] \times 100\%$$ (Наумов, 1964),

где ***а*** — сумма наименьших (из двух) показателей обилия видов, общих для обоих сравниваемых районов, ***в*** и ***с*** — общее обилие птиц первого и второго районов.

В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали Л.С. Степаняну (1990, 2003). Названия некоторых видов приняты по Списку птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006).

1.3. Основные понятия и термины

Ряд широко используемых в данной работе экологических и географических терминов имеет в специальной литературе неоднозначное толкование. Поэтому для более четкой трактовки значения, вкладываемого автором в эти термины, ниже приведен краткий словарь.

Ареал птиц – это территория, на которой реализуется годовой жизненный цикл; состоит из области гнездования, путей пролета и зимовок (Чернов, 2008). В работе рассматривается только область гнездования, которую для краткости называем ареалом.

Балльная оценка численности – обилие видов в числе особей на единицу пересчета (км^2), соотнесенное со шкалой А.П. Кузякина (1962): весьма многочисленные – более 100 ос/км^2, многочисленные – 10-99, обычные – 1-9, редкие – 0,1-0,9, очень редкие – менее 0,1 ос/км^2. Виды, для которых зарегистрированы лишь встречи единичных особей, в расчет плотности населения не включены (соответственно, не рассчитывалось и их собственное обилие).

Биотоп –здесь фигурирует исключительно в качестве полного синонима русского термина «местообитание». Биотоп – участок земной поверхности (суши или водоёма) с однотипными абиотическими условиями среды, занимаемый тем или иным биоценозом (Чернов, 2008).

Видовое разнообразие (видовое богатство) – совокупность числа видов, обитающих на территории (Witteker, 1977; Чернов, 1984, 1991).

Высотная поясность – закономерная смена ландшафтов в горах при подъеме от уровня моря, обусловленная прежде всего изменением теплового баланса (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987).

Высотный пояс – единица высотно-зонального расчленения ландшафтов в горах. Высотный пояс образует полосу, сравнительно однородную по природным условиям, часто прерывистую, высотные пределы которой определяются широтным положением гор в той или иной горизонтальной природной зоне, а также местными геологическими и орографическими условиями (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987).

Высотная инверсия ландшафтов – распределение ландшафтов по высоте, обратное закону высотной поясности и выражающееся в смене более холодолюбивых ландшафтов теплолюбивыми вверх по склону. Обусловлено инверсией температуры – вертикальным распределением температуры, при котором температура возрастает с высотой (Пармузин, 1959; Гвоздецкий, Голубчиков, 1987).

ГАС – горы Азиатской Субарктики (сокращение автора).

Географо-генетическая группа – совокупность видов животных со сходными очертаниями репродуктивных ареалов, современное распространение которых территориально совпадает с одной или несколькими природными зонами. Зонально-ландшафтная принадлежность видов (эоаркты, гемиаркты, гипоаркты и т.д.) дана по А.А. Кищинскому (1977, 1988) и Ю.И. Чернову (1975, 1976, 1980).

Гнездовое население птиц – совокупность видов и особей птиц, гнездящихся на определенной территории (вне зависимости от размеров последней).

Гольцовый (альпийский) пояс – охватывает вершины гор, где сочетаются участки, покрытые горной тундрой и лишенные всякой растительности; характеризуется абсолютным отсутствием древесной и кустарниковой растительности (Куваев, 2006).

Горы Азиатской Субарктики (ГАС) – Корякское и Колымское нагорье, горы Якутии (Верхоянский хребет, хребты Черского, Кулар, Полоусный), Анабарское плато, плато Путорана, Уральские горы в границах Приполярного и южной части Полярного Урала. Энциклопедические границы этой обширной области Азии на востоке определяются границами материка, а на западе – срединными хребтами Уральских гор. В нашей работе мы использовали данные по авифауне не только восточного, но и западного макросклона Урала, с точки зрения общепринятых границ частей света Азией не являющегося.

Доминирующие по обилию виды – все виды, составляющие не менее 10% всего населения (содоминирующие – от 1 до 10%) (Равкин, Равкин, 2005).

Ландшафты – природно-территориальные комплексы различного (как правило, крупного) ранга, характеризующиеся однородным типом рельефа (в некоторых случаях сходной литогенной основой), одинаковым климатом, сходными особенностями гидросети и гидрорежима водоемов, а также закономерностями формирования почв, растительности и животного мира (Николаев, 2000). В пределах однородного ландшафта могут выделяться несколько биотопов, например – в пределах ландшафта лесного пояса – биотопы склоновых, устьевых, пойменных лесов.

Лесной (горно-лесной, горно-таежный) пояс – охватывает нижние части горных склонов и днища межгорных долин; характеризуется абсолютным господством древесной растительности (Куваев, 2006).

Лидирующие по обилию виды – виды, занимающие в населении данного местообитания 1-5-е места по показателю обилия (Равкин, Равкин, 2005).

Наледное поле долинной (речной) наледи – пространство, занятое субстратом, освобождающимся после полного таяния ледяного пласта.

Население птиц (сообщество птиц) – совокупность особей всех видов, зарегистрированных на рассматриваемой территории (Равкин, Равкин, 2005).

Обилие – число особей одного вида в пересчете на единицу площади ($км^2$) или расстояния (1 км береговой линии) (Равкин, Равкин, 2005).

Оптимум вида – набор условий окружающей среды, обеспечивающий максимальную биологическую продуктивность (Чернов, 2008).

Перигляциальный (приледниковый) ландшафт – разновидность среды, сформированная: а) на участках суши, непосредственно примыкавших к плейстоценовым ледниковым покровам, б) в районах их былого распространения, где в современную эпоху широко представлены следы их экзарационно-аккумулятивной

деятельности, в) вдоль современных гляциальных образований (покровных и горных ледников, наледей) (Котляков, 1968; Войтковский, 1999; Соломина, 1999).

Подгольцовый (субальпийский) пояс – расположен между гольцовым и лесным поясом; характеризуется широким распространением кустарников (стлаников) в сочетании с участками горно-тундровой растительности, вкраплениями небольших куртин угнетенных деревьев (редин) (Куваев, 2006).

Плотность населения (суммарное обилие) – общее количество особей всех видов, составляющих население, в пересчете на единицу площади (км^2) или расстояния (1 км береговой линии) (Равкин, Равкин, 2005).

Пространственная дифференциация фауны/населения – общий характер и основные направления территориальной изменчивости видового состава/сообществ в реальном географическом пространстве (Цыбулин, 2009).

Субарктика – тип физико-географической среды, территориально соответствующий подзоне южных тундр, лесотундре и северным окраинам северотаежной подзоны. Такая трактовка Субарктики широко распространена у зоологов, ботаников и географов (Юрцев, 1966; Чернов, 1978; Кищинский, 1988; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006) и близка к определению гипоарктики (широтная внезональная биогеографическая категория, которая территориально охватывает южную часть субарктических (или типичных) тундр, лесотундру и северную тайгу (Кищинский, 1988).

Тип фауны – группа видов животных со сходным характером распространения в Палеарктике, и происхождение которых исторически связано с определенной зоогеографической областью или подобластью суши (Штегман, 1938).

Фауна – вся совокупность видов животных, обитающих на данной территории (Воронов, 1963).

Фоновые виды – все зарегистрированные виды, обилие которых составляет не менее 1ос/км^2 (Равкин, Равкин, 2005).

Экологическая группировка – совокупность видов животных, адаптированных к обитанию в сходных экологических условиях (Чернов, 2008).

Глава 2. Краткая история исследований авифауны гор Азиатской Субарктики

2.1. Краткая история исследований авифауны Полярного и Приполярного Урала

Первые сведения о птицах северной части Уральских гор представила Северо-Уральская экспедиция под руководством Э.К. Гофмана (1856). Собранную в 1846-1850 гг. коллекцию птиц обработал И.Ф. Брандт (1856).

В 1928 г. в составе Северо-Уральской экспедиции Академии наук к орнитологическим исследованиям приступил Л.А. Портенко (1937). Он положил начало систематическому изучению авифауны региона и на основании опубликованных ранее сведений и собственных полевых материалов представил обобщающую сводку о фауне, экологии птиц и орнитогеографическом районировании внеполярной части Северного Урала и прилегающих территорий (Портенко, 1937). Приблизительно в это же время немногочисленные сведения о птицах некоторых уральских притоков р.Печоры были приведены в работе А.В. Дмоховского (1933).

Несомненно, период наиболее фундаментальных и масштабных исследований авифауны Приполярного и Полярного Урала пришелся на вторую половину XX века. В верхнем течении р.Собь летом 1958-1961 гг. работает экспедиция Уральского Госуниверситета и Института биологии Уральского филиала АН СССР (Данилов, 1959, 1966; Добринский, 1965). Поблизости от долины р.Собь на восточных предгорьях Полярного Урала в 1967-1975 гг. функционирует полевой стационар «Харп» Института биологии УФАН СССР. В это же время выходит работа Н.Н. Данилова (1969), посвященная птицам Среднего и Северного Урала. Под руководством В.Н. Рыжановского (1997) в 1976-1978 гг. изучается экология послегнездового периода в жизни воробьиных птиц, попутно ведутся фаунистические наблюдения. Выходит краткая заметка о птицах восточного склона Полярного Урала (Балахонов, 1978).

В 1980-е и 1990-е гг. на Полярном Урале продолжаются исследования уральских зоологов (Балахонов, 1989; Пасхальный, Балахонов, 1989). Накапливаются сведения о новых находках птиц в регионе (Пасхальный, Синицын, 1997; Рябицев, Тарасов, 1997; Wuczynski, Hada-Jasikowski, 1997; Соколов, 2000), составлен аннотированный список птиц долины р.Собь (Рыжановский, 1998).

В 1980-е и 1990-е гг. активные исследования на Полярном Урале ведут московские орнитологи. Преимущественно на западном макросклоне работал В.В. Морозов (1984, 1989, 1995, 2002, 2003; Морозов, Сыроечковский, 2002). Авифауну восточного склона и предгорья исследовали В.Н. Калякин (1995, 1998), С.А. Мечникова с коллегами (1995, 2009).

Подробные исследования авифауны Полярного и северной части Приполярного Урала проведены в последние два десятилетия М.Г. Головатиным и С.П. Пасхальным. Итоги этих исследований опубликованы в целом цикле обзорных статей (Головатин, Пасхальный, 2002, 2003 а, б, 2004 а, б) и обобщены в фундаментальной монографии (Головатин, Пасхальный, 2005).

Начиная с 70-х годов XX века постепенно стали накапливаться сведения по авифауне собственно Приполярного Урала. Публиковались данные о фауне, эко-

логии, биотопическом распределении, сезонных миграциях (Естафьев, 1977, 1981, 1982) и распространении (Рябицев и др., 1980) птиц на его западном макросклоне, весеннем и осеннем пролетах птиц на восточном склоне (Балахонов, 1978) и авифауне его южной части (Бойко, 1999), а также о некоторых аспектах изменения фауны в осенне-зимний период (Селиванова, Естафьев, 2001; Селиванова, 2002 а) и авифауне природного парка «Югыд ва» (Мариев, 1997). Обобщенные материалы представлены в монографической серии «Фауна европейского Северо-Востока России» (1995, 1999). После 2000 г. появились весьма информативные работы, посвященные закономерностям высотно-поясной дифференциации фауны и населения птиц Приполярного Урала (Естафьев, Селиванова, 2002; Селиванова, 2002 б, 2008; Селиванова, Естафьев, 2003, 2004).

С точки зрения познания общих закономерностей формирования авифауны ГАС среди крупных научных обобщений по фауне и населению птиц Приполярного и Полярного Урала наиболее концептуальными следует признать работы Л.А. Портенко (1937), Н.Н. Данилова (1966), А.А. Естафьева (1977, 1981, 1999), В.К. Рябицева (1993, 2001), В.Н. Рыжановского (1997), М.Г. Головатина, С.П. Пасхального (2005), Н.П. Селивановой (2002 б, 2008).

2.2. Краткая история исследований авифауны плато Путорана

К концу 80-х гг. XX века животный мир Азиатской части России был наименее изучен во внутренней ее части – Средней Сибири (Сыроечковский, Рогачева, 1987). Несмотря на выход в свет в 1988 г. монографии Э.В. Рогачевой «Птицы Средней Сибири», орнитологическая изученность некоторых труднодоступных районов этого региона, занимающих огромные территории, оставалась крайне слабой (Романов, 2004 в, д). Плато Путорана – один из таких районов.

Публикации, посвященные птицам этой горной страны, появились во второй половине минувшего столетия. Первая обстоятельная фаунистическая статья по птицам Путорана была опубликована Е.Е. Сыроечковским в 1961 г., обследовавшим в 1960 г. окрестности оз. Хантайского, расположенного на западе плато. Несколько позднее, в 1966 г., А.В. Кречмар опубликовал результаты своих четырехлетних исследований в истоках р. Рыбной и у западной оконечности оз. Кета. В последующие годы основной вклад в дело изучения авифауны Путорана вносили сотрудники НИИ сельского хозяйства Крайнего Севера (г. Норильск): В.Ф. Дорогов, В.А. Зырянов, В.В. Ларин, В.Л. Мельников, Л.Н. Мичурин, О.Н. Мироненко, Б.М. Павлов. До 1988 г. было известно менее 30 публикаций, где имелись сведения по птицам плато Путорана и сопредельных территорий. Специальных орнитологических сводок, содержащих сведения по птицам собственно плато, насчитывалось еще меньше. К наиболее информативным публикациям того периода по авифауне Путорана следовало бы отнести работы: Е.Е. Сыроечковского (1961), А.В. Кречмара (1966), Л.Н. Мичурина, О.Н. Мироненко (1968), В.Л. Мельникова (1978), В.А. Зырянова, В.В. Ларина (1983), В.А. Зырянова, Б.М. Павлова (1984), В.В. Морозова (1984), В.Ф. Дорогова (1988), В.А. Зырянова (1988). Большинство сведений по птицам собиралось при этом попутно с проведением других работ, которые не ставили главной целью орнитологические исследования. Результаты многолетних наблюдений в публикациях, как правило, отсутствовали. В работах авторы уделяли внимание,

главным образом, представителям отрядов гусеобразных (Anseriformes) и соколообразных (Falconiformes). В целом сбор сведений по птицам не был планомерным и целенаправленным. Характерна сложившаяся к 1988 г. неравномерность относительной изученности различных районов плато. Наиболее изученной оказалась западная окраина плато Путорана (Сыроечковский, 1961, 1962, 1965; Кречмар, 1962, 1963, 1966; Ирисов, 1980, 1981, 1982; Морозов, 1984), при наличии единичных публикаций по центральным (Мичурин, Мироненко, 1968; Боржонов, 1977; Зырянов, Ларин, 1983; Зырянов, Павлов, 1984), южным (Кожечкин, Полушкин, 1983) и восточным (Зырянов, 1988) районам Путорана.

В 1988-2008 гг. нам удалось организовать фундаментальные исследования авифауны плато Путорана, охватив экспедиционными маршрутами почти всю территорию региона (Романов, 1996, 2003 а, 2004 в, д, 2010).

В 1988-1989 гг. экспедиции проводились в рамках деятельности ВНИИ охраны природы и заповедного дела, в 1990-1991 гг. – в рамках проекта РАН «Азиатский экологический трансект» под руководством академика Е.Е. Сыроечковского. Все последующие многолетние исследования были осуществлены в рамках деятельности Рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии (РГГ) и Путоранского заповедника. Нам удалось проникнуть в замкнутые горными массивами и почти полностью изолированные от внешнего мира районы плато Путорана, ранее никогда не посещавшиеся другими орнитологами. Впервые было проведено орнитологическое обследование обширных горных территорий Сибирской Субарктики на общей площади, сопоставимой с площадью Италии (одного из крупнейших государств Европы). Наши исследования имели весьма широкий спектр направлений: от общих авифаунистических до более частных, как, например, – экология редких и исчезающих видов.

Основные результаты наших экспедиционных изысканий были опубликованы в монографиях «Птицы плато Путорана» (Романов, 1996), «Орнитофауна озерных котловин запада плато Путорана» (Романов, 2003), «Фауна позвоночных животных плато Путорана» (под общ. ред. А.А. Романова, 2004) и сборниках научных статей «Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана» (отв. ред. А.А. Романов), «Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий» (отв. ред. А.А. Романов). Итоги целенаправленных и планомерных исследований авифауны плато Путорана нашли свое отражение как в указанных выше тематических сборниках (Голубев, Романов, 2007; Романов, 2006, а, б, в, 2007; Романов и др., 2007; Романов, Голубев, 2007; Рупасов, Журавлев 2006 а, б), так и в других научных изданиях (Романов, Морозов, 1993; Романов, 1997, 1998 а, б, 2000, 2001 а, б, в, 2002, 2003 а, б, в, 2008 а, б, 2009 а, б, в, г, д; Романов, Карпов, 2002). В немалой степени эти работы способствовали значительному расширению информационной насыщенности трудов других авторов, например – монографии «Птицы Эвенкии и сопредельных территорий» (Рогачева и др., 2008).

Кроме этих основополагающих публикаций, в 1991–2009 гг. в свет также вышел ряд других сообщений и статей, посвященных птицам Путорана, но содержащих в целом более фрагментарную информацию (Карпов, Романов, 1989; Романов, 1991 а, б, в; Кокорев, 1995; Волков и др., 1998; Забродина и др., 1999; Лисовский, Лисовская, 2002 а, б; Рупасов, 2006 а, б).

2.3. Краткая история исследований авифауны Анабарского плато

До последнего времени сведения по авифауне Анабарского плато были весьма отрывочны. Первые исследования авифауны сопредельных с плато территорий охватили Анабарские тундры (Гладков, Залетаев, 1965; Успенский, 1965). Позднее исследования фауны и населения птиц проводились либо на равнинах, прилегающих с севера: кластерные участки Таймырского заповедника – Лукунский и Ары-Мас (Волков, 1987; Поспелов, Гаврилов, 2001; Гаврилов, 2002), р.Блудная (Соловьев и др., 2003), либо западнее: в бассейне р.Котуй (Волков, 1984; 1988) или на плато Путорана (Романов, 1996, 2004).

Первые относительно полные сведения по авифауне Анабарского плато были получены В.Г. Бабенко, который летом 1995 г. сплавился по р. Фомич от Афанасьевских озер до поселка Сопочный на р. Попигай (Бабенко, 2007).

После 2000 г. к исследованию авифауны Анабарского плато приступили сотрудники Таймырского заповедника. В основном работы носили инвентаризационный характер и преследовали основной целью составление полного аннотированного списка региона. Главным образом, материалы собирал, обрабатывал и публиковал И.Н. Поспелов. С 19 июля по 20 августа 2003 г. группа сотрудников Таймырского заповедника работала в среднем течении р. Фомич, в районе устья ручья Бильлях (Pospelov, 2004, Поспелов, 2006), базируясь в точке с координатами – 71º 40' с.ш., 108º 15' в.д. С 15 июня по 26 августа 2005 г. эта же группа сотрудников работала на р. Котуй в районе устья р. Медвежья (Pospelov, 2005 b, Поспелов, 2006), базируясь в точке с координатами – 71°09' с.ш., 102° 40' в.д. С 11 июня по 24 августа 2006 г. было проведено обследование обширной территории водораздела рек Фомич и Эриечка в районе Афанасьевских озер (Поспелов, 2006); координаты базового лагеря – 71º 36' с.ш., 106º 05' в.д. В осенний период, 17-29 августа, 2004 г. И.Н. Поспелов провел наблюдения в низовьях р. Котуй, в районе его выхода из гор (Pospelov, 2005 a, Поспелов, 2006), базируясь в точке с координатами – 71º 40' с.ш., 102º 33' в.д. При этом, И.Н. Поспелов указывает, что последние наблюдения, в силу неудачного сезона для наблюдений за птицами, отличаются фрагментарностью.

В период с 13 июня по 25 июля 2007 г. группой сотрудников Таймырского заповедника была проведена экспедиция в центральные районы Анабарского плато. Было обследовано среднее течение р. Котуйкан (район устья р. Мэркю), с базовым лагерем в точке с координатами – 70º 32' с.ш., 105º 57' в.д.

Наиболее полные на сегодняшний день обобщающие материалы по птицам Анабарского плато содержатся в двух работах И.Н. Поспелова (2006, 2007).

2.4. Краткая история исследований авифауны гор Якутии (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полоусный)

Субарктические горы Якутии остаются одними из наименее изученных орнитологами обширных регионов Евразии и мира в целом. Основное внимание орнитологов традиционно было устремлено, главным образом, на равнинные территории Якутии (Михель, 1935; Успенский и др., 1962; Андреев, 1974; Флинт, 1982; Борисов, 1987; Лабутин и др., 1988; Ларионов и др., 1991). До настоящего времени

лишь отдельные участки Верхоянского хребта и хребта Кулар посещались орнитологами несколько раз. Об авифауне хребта Черского и Полоусного кряжа мы можем судить по материалам единичных экспедиционных маршрутов.

Пионерные целенаправленные исследования авифауны Верхоянского хребта связаны с именем М.И. Ткаченко. Собранный им в 1927 г. орнитологический материал дал ряд новых интересных сведений о птицах Верхоянья (Ткаченко, 1932).

В 1955-1957 гг. были проведены орнитологические наблюдения и сбор птиц в долине нижней Лены и на самом северном хребте Якутии – Хараулахском (Капитонов, 1962; Капитонов, Чернявский, 1960).

Наиболее информативными, обстоятельными и подробными источниками наших представлений по авифауне Верхоянского хребта и хребта Черского следует признать работы К.А. Воробьева (1959, 1963). В 1958 г. К.А. Воробьев предпринял экспедицию в один из наиболее труднодоступных горных районов Якутии – в высокогорную область хребта Черского. Были обследованы бассейны рек Нера, Туора-Тас, Ольчан, Омук-Кюрюелях. В 1959 г., продолжая изучение высокогорной авифауны Якутии, К.А. Воробьев работал в горах Верхоянского хребта, к северу за Полярным кругом. Он посетил хребет Орулган и южные отроги хребта Кулар у 68-й параллели, где исследованиями были охвачены бассейны рек Бытантай, Улахан-Саккырыр, Тара-Сала, Оньуола. К.А. Воробьеву удалось собрать фундаментальные сведения по авифауне и хорошо проследить вертикальное распространение птиц в обследованных горных странах. Это в свою очередь позволило дать сравнительный зоогеографический анализ высокогорной авифауны Якутии (хребты Алдано-Учурский, Верхоянский, Черского).

В это же время публикуются и некоторые другие материалы, касающиеся авифауны Верхоянского хребта (Наумов, Лабутин, 1961).

Обследуя во второй половине августа 1959 г. верховья р.Яны, В.Г. Кривошеев (1960) собрал некоторые сведения о птицах долины Яны вплоть до Усть-Янска и хребта Кулар.

В течение всего сезона 1972 г. А.А. Кищинский и С.М. Успенский изучали авифауну низовий Яны, в том числе и северных отрогов хребта Кулар. К сожалению, итоги этих работ вошли в книгу А.А. Кищинского (1988) не в полном объеме.

Несколько обзорных авифаунистических публикаций дали исследования авифауны Верхоянского хребта специалистами института биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения РАН (Борисов и др., 1995, 1996, 2006, 2007, 2011; Соломонов и др., 2002). При этом в большинстве случаев эти специалисты не ставили комплексные авифаунистические исследования основной целью. Основное внимание они уделяли изучению биологии и экологии представителей отряда курообразных (Потапов, 1987; Борисов, Исаев, 1991; Исаев, Находкин, 1992; Исаев, 1992, 1994, 1996; Исаев, Борисов, 1992, 2002, 2008), и в меньшей степени – соколообразным (Лабутин, 1961, 1971; Борисов, Исаев, 2003).

В 1994 и 1996 гг. Е.Е. Сыроечковский-мл. с коллегами предпринял комплексное масштабное обследование авифауны ряда районов дельты Яны и прилежащих к ней горных территорий. В частности были собраны подробные сведения о птицах Полоусного кряжа (Селенняхский и Иргыченский хребты, Куйгинский кряж) и северных отрогов хребта Кулар, среди которых обследовался преимущественно хребет Улахан-Сис. Итоговый отчет по этим изысканиям (Сыроечковский-мл. и др., 1996) имеет обобщающий характер и содержит кроме полного аннотированного списка видов птиц еще и краткий зоогеографический анализ авифауны региона.

2.5. Краткая история исследований авифауны Колымского нагорья

Территория Колымского нагорья с зоологической точки зрения оставалась не исследованной до конца 1920-х гг.

В 1936 г. А.Н. Шохин собрал коллекцию птиц в верхнем течении р. Колымы, а позднее эти сборы обработал Г.П. Дементьев (Дементьев, Шохин, 1939).

Большой вклад в изучение птиц Колымского нагорья и сопредельных с ним регионов внес геолог А.П. Васьковский. Его многочисленные наблюдения частично опубликованы (Васьковский, 1946, 1949, 1951, 1956, 1966).

Наиболее полные и фундаментальные исследования авифауны Колымского нагорья были проведены А.А. Кищинским в 1963-1964 гг. В 1963 г. он обследовал окрестности пос. Омсукчан и восточные отроги Колымского хребта: бассейны рек Алики, Булуна, Такора, Тополовки, Угулана, Наслачана, Армани, Детрин. В 1964 г. А.А. Кищинский обследовал бассейны двух крупных притоков р.Колымы – рек Детрин и Бохапчи. В итоги этих работ орнитологическими исследованиями оказались охвачены все основные элементы ландшафта и все высотные пояса Колымского нагорья. А.А. Кищинским были собраны материалы по биологии малоизученных горных видов. Это позволило ему высказать на орнитологическом материале некоторые соображения о зоогеографическом положении и фаунистических подразделениях Колымского нагорья. Часть материалов была опубликована в целой серии заметок и статей (Кищинский, 1965 а, б, в, г, д, 1967). Все сводные обобщающие сведения о птицах Колымского нагорья были изложены в специальной монографии (Кищинский, 1968). До настоящего времени эта монография остается основным источником достоверных и детальных сведений об авифауне Колымского нагорья, в частности – по вертикальному распределению птиц в пределах этого региона.

Позднее сведения о распространении и характере пребывания птиц в пределах Колымского нагорья были опубликованы в нескольких обобщающих сводках (Кречмар и др., 1978; Андреев и др., 2006). Новые сведения, содержащиеся в этих работах, касались в основном не собственно горных территорий Колымского нагорья, а сопредельных равнин (Кречмар, Кречмар, 1997; Кречмар, Кондратьев, 2006). При этом основное внимание обычно уделялось водоплавающим птицам.

2.6. Краткая история исследований авифауны Корякского нагорья

Вплоть до середины 1950-х гг. сведения о птицах Корякского нагорья были весьма фрагментарны и касались почти исключительно океанического побережья.

Известна лишь работа Г.П. Дементьева (1940), который обработал и обобщил орнитологические материалы, собранные охотоведческой экспедицией в бассейнах рек Пенжины и Таловки, более западных районах Корякского округа, а также – в самом Корякском нагорье.

Планомерное изучение авифауны этой горной страны началось в 1957 г., когда Л.А. Портенко исследовал побережье залива Корфа и прилежащие горы. Он собрал довольно полные сведения о фауне не только равнинной лесотундры, но и альпийского и субальпийского поясов гор (Portenko, 1960).

В 1959-1960 гг. авифауна Корякского нагорья (бассейны рек Апука, Ачайваям, Аниваям, Великая, Апукваям) изучалась в рамках работы Камчатской комплексной экспедиции. Орнитологические исследования осуществляли Л.А. Портенко, А.А. Кищинский, С.И. Ляссотович, Г.П. Храбров. Сразу по завершении этих работ их результаты были опубликованы лишь частично (Portenko, 1963; Портенко, 1964). Планомерное и целенаправленное изучение птиц Корякского нагорья А.А. Кищинский продолжил в 1975 г. (совместно с П.С. Томковичем и А.В. Постельных) и в 1976 г. (совместно с П.С. Томковичем, В.Е. Флинтом, Н.В. Вронским). В эти годы удалось обследовать северо-восточную часть нагорья, прилегающую к побережьям бухты Угольной, лагуны Лахтиной, а также – бассейн р.Хатырки.

Несколько лет спустя все полученные сведения о птицах Корякского нагорья были обобщены и изложены в специальной монографии А.А. Кищинского (1980). До настоящего времени эта монография остается основным источником достоверных и детальных сведений об авифауне Корякского нагорья, в частности – по вертикальному распределению птиц в пределах этого региона. В этом фундаментальном труде А.А. Кищинский обобщил и проанализировал не только собственные обширные материалы, но и немногочисленные разрозненные, неопубликованные данные других исследователей – прежде всего коллекционные сборы.

Сведения других орнитологов о распространении и характере пребывания птиц на северо-востоке Азии касались в основном не собственно горных районов Корякского нагорья, а сопредельных территорий (Аверин, 1957; Портенко, 1972, 1973; Кречмар и др., 1978, 1991; Кищинский и др., 1983; Томкович, Сорокин, 1983; Лобков, 1986; Андреев и др., 2006; Кречмар, Кондратьев, 2006). При этом основное внимание обычно уделялось гусеобразным и ржанкообразным. Наиболее подробно исследовались кулики (Флинт и др. 1980 а, б; Томкович, 1980, 1984; Томкович, Соловьев, 1988; Tomkovich, 1995, 1996, 1997).

2.7. Общее состояние изученности авифауны гор Азиатской Субарктики

Горы Азиатской Субарктики – обширнейшая территория материковой суши, в целом, изученная пока явно недостаточно. Степень комплексной авифаунистической изученности различных горных систем Азиатской Субарктики была и остается весьма различной: от скрупулезно и систематически обследовавшихся (плато Путорана, Приполярный и Полярный Урал) до почти не изученных (хребет Черского, внутренние области Верхоянского хребта и Колымского нагорья). Несомненно, с периода подведения обобщающих итогов изученности региональных авифаун СССР в 1982 г. (Исаков, 1982) произошло много изменений в сторону расширения наших знаний в этой области. В цепи ГАС за последние 20 лет в сфере повышенного внимания орнитологов чаще оказывалось ее «внутреннее звено» – плато Путорана, а также Приполярный и Полярный Урал, Анабарское плато. Тем не менее, несмотря на неравноценность изученности авифауны отдельных горных систем, следует признать, что к настоящему времени мы располагаем достаточным объемом знаний для составления целостного представления об авифауне гор Азиатской Субарктики и теоретического осмысления процессов и закономерностей, формирующих ее (Романов, 2010 в, 2011 а, б, 2012 а, 2013 а).

В процессе сбора, обобщения и анализа материалов сформировалось достаточно противоречивое впечатление об уровне подробности знаний по авифауне гор Азиатской Субарктики (Романов, 2010 г). Выяснилось, что весьма неравноценно изучена авифауна отдельных регионов, в совокупности составляющих общий географический компонент объекта нашей работы (ГАС). В большинстве горных регионов планомерных многолетних исследований авифауны не велось. Фаунистические обследования носили характер одноразовых маршрутно-экспедиционных проектов, имеющих колоссальный пространственный «разброс». Почти полностью отсутствовал мониторинг авифауны. Огромные пространства горных районов, лежавшие за пределами экспедиционных путей, так и остались пока без внимания исследователей. При этом, принимая во внимание гигантскую площадь обследуемых горных стран, орнитологи совершенно справедливого стремились по крупицам собрать и обобщить все, даже самые незначительные, косвенные и слабо проверенные сведения о птицах какого-либо региона и сопредельных территорий. Зачастую абсолютная неизученность авифауны региона побуждала авторов подготавливать очерки по птицам с учетом сведений о них из сопредельных регионов. Во многих случаях это оправдано и весьма целесообразно, так как позволяло сформировать более полное (или единственно возможное на тот период времени) представление о пребывании или предполагаемом характере пребывания того или иного вида на территории региона. Кроме этого, подавляющее большинство видов птиц в горах Азиатской Субарктики имеет дисперсное, «крайне распыленное» пространственное размещение. Отдельные пары многих видов могут гнездиться на расстоянии нескольких десятков, а то и сотен километров друг от друга. Все вышеуказанное не могло не сказаться на неточности, неопределенности и дискуссионности статуса или даже самого факта пребывания многих видов птиц в ряде горных стран Азиатской Субарктики. Более всего это относится к горам Якутии и Колымскому нагорью. В литературе много неясных фраз (например – «вид встречен в горах», «горные пойменные ивняки»), не дающих никаких точных конкретных сведений и ландшафтно-биотопических привязок. Именно поэтому в нашей работе мы стремились оперировать только точными фактами или обоснованными предположениями. В соответствии с этим подходом в нашей работе мы приняли за основу всесторонний анализ гнездовой авифауны. В качестве «сопутствующей» информации мы принимали во внимание категории видов залетных, с неясным статусом пребывания, гнездящихся на границе рассматриваемого региона или в сопредельных с ним районах. Особенностям динамичных изменений населения птиц в послегнездовой период посвящен специальный раздел.

Возможность дать общий репрезентативный анализ авифауны гор Азиатской Субарктики появилась только в настоящее время, когда уже успешно ликвидирован наиболее существенный пробел в изученности авифауны «внутреннего звена» цепи северных гор Азии – плато Путорана и Анабарского плато. В 1988-2013 гг. список видов, обитающих на плато Путорана, был увеличен на 52 вида, из которых 38 были выявлены в результате наших исследований (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б). Только после 2000 г. усилиями В.Г. Бабенко (2007) и И.Н. Поспелова (2006, 2007) впервые были опубликованы полные списки видов птиц Анабарского плато.

Глава 3. Особенности среды обитания и специфика формирования пространственной дифференциации фауны и населения птиц гор Азиатской Субарктики

3.1. Общие физико-географические особенности гор Азиатской Субарктики как среды обитания птиц

Рассматриваемые горные системы расположены на севере и северо-востоке Евразии (рис. 1). Они образуют хорошо вырисовывающуюся «цепь» различной степени сомкнутости, простирающуюся с востока на запад более чем на 5,5 тыс. км (Атлас СССР, 1983). ГАС – совокупность самых северных горных стран Евразии, где в качестве высотно-ландшафтных поясов представлены горные варианты как тундр и редколесий, так и северной тайги (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Норин и др., 1995; Голубчиков, 1996; Гордеева, Петрушина, 1998).

Горные системы или их части, рассматриваемые в настоящей работе, имеют весьма сходные природные условия (Пармузин, 1979; Атлас СССР, 1983; Голубчиков, 1996; Раковская, Давыдова, 2001) и, как следствие, достаточно однородную среду обитания птиц. Горы Азиатской Субарктики характеризуются следующими основными физико-географическими особенностями, позволяющими рассматривать их как некую условно единую «горную цепь».

1. Горы Азиатской Субарктики расположены на севере Евразии, приблизительно в одном широтном диапазоне (между 60°00' – 70°00' с.ш.), в значительной мере совпадающем с границами Субарктики (Юрцев, 1966; Чернов, 1978; Кищинский, 1988; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006).

2. Горы Азиатской Субарктики – крупные горные системы. Занимаемая ими суммарная площадь около 1 190 000 км^2, что составляет 7% от площади России. Наиболее обширная горная область, в состав которой входят хребты Верхоянский и Черского, Колымское и Корякское нагорья, представляет собой гигантский амфитеатр на северо-востоке Азии, обращенный понижением к бассейну Северного Ледовитого океана. Более обособлено плато Путорана, являющееся максимально приподнятой частью простирающегося далеко к югу Средне-Сибирского плоскогорья. Полярный и Приполярный Урал, составляющие северный фрагмент Уральских гор, – самая изолированная горная территория, почти со всех сторон окруженная обширными равнинами.

3. В целом, если не вдаваться в детали, достаточно **схожи орография и геоморфологические структуры** гор Азиатской Субарктики (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Голубчиков, 1996; Раковская, Давыдова, 2001). По господствующим высотам, лежащим в пределах 1000-3000 м н.у.м., все рассматриваемые регионы принадлежат к низкогорью и среднегорью (Шумилова, 1949). Их внешний облик формируют сочетающиеся в различных пропорциях крутосклонные островершинные хребты

и гребни альпийского типа, сильно разрушенные горные массивы со сглаженными куполообразными вершинами и пологими склонами, а также столовые горные плато с почти идеально плоскими вершинами, приподнятыми в среднем на 900-1200 м н.у.м. Местами горы Азиатской Субарктики обрываются к сопредельным равнинам резкими уступами высотой 300-700 м. Во многих ГАС при неоднократных тектонических подвижках и деформациях возникли глубокие тектонические расколы, в которых заложились долины и котловины современных рек и озер. В некоторых горных странах, таких как, например, плато Путорана и Яно-Адычское плато, последние имеют в настоящее время вид узких и глубоких ущелий и каньонов, склоны которых имеют трапповую структуру. В целом, для гор Азиатской Субарктики характерны глубоко врезанные долины рек и озер с террасированными, ступенчатыми, сильно изборожденными водотоками (деллями) склонами, обилие порогов, водопадов, покинутые древние русла рек, останцы, курумы. Весьма распространены солифлюкционные формы рельефа, осыпи, шлейфы выноса, крупноглыбовые нагромождения. Поверхность склонов покрыта плащом грубообломочных элювиальных накоплений. Оледенение в современную эпоху развито слабо: небольшие ледники встречаются на вершинах наиболее высоких хребтов Урала, Верхоянского хребта, хребта Черского, Корякского нагорья (Голубчиков, 1996; Соломина, 1999). Например, на Полярном и Приполярном Урале в настоящее время известно 143 ледника (общей площадью 28 км^2), крупнейшие из которых – ИГАН, МГУ, Долгушина. Ледники в горах Азиатской Субарктики обычно образуются в глубоких карах на подветренных склонах хребтов (Котляков, 1968; Долгушин, Осипова, 1989; Войтковский, 1999).

4. Характерно сходство и других условий современной внешней среды. Прежде всего, **континентальный или резко континентальный типы субарктического (реже умеренного) климата,** малое количество приходящей солнечной радиации, суровые морозные и долгие зимы, обильная и разветвленная гидросеть, образование наледей на реках, почти повсеместное распространение многолетнемерзлых грунтов и др. (Атлас СССР, 1983).

Горы Азиатской Субарктики расположены в субарктическом климатическом поясе, в основном в Сибирской его области, и лишь на западе захватывая Атлантическую, а на востоке Тихоокеанскую области (Сузюмова, 1976; Атлас СССР, 1983). Климат большей части ГАС характеризуется как эксцессивно-континентальный. Амплитуда абсолютных температур во внутриматериковых областях от гор Якутии до внутренних районов Колымского нагорья приближается к 100° (от –68° зимой до +30° летом) (Земцова, 1975, 1976). Средняя температура января –32-36°, июля +8-12°. В самой западной (Урал) и самой восточной (Корякское нагорье) части цепи ГАС зимние температуры составляют около –20-28°. Лето короткое, с полярным днем от 22 суток на юге до 64 на севере. Зима длинная, с полярной ночью от 22 суток на юге до 60 суток на севере (Земцова, 1975, 1976). Число дней со снежным покровом составляет 220-260. Даже в летний период на почве случаются заморозки, может выпасть снег. Особенно распространены подобные явления в верхней части гор, в подгольцовом и гольцовом поясах. Долгая и суровая зима предопределяет широкое распространение нивальных ландшафтов (то есть ландшафты, в формировании облика которых главную роль играет снег). Снежный покров устанавливается позднее, чем начинаются морозы. В течение зимы

он испытывает значительное ветровое перераспределение. На вершинах ГАС выпадающий за зиму снег образует глубокие наметы и забои на подветренных склонах. Здесь они не всегда успевают растаять за лето, благодаря чему во множестве образуются снежники. Продолжительность залегания сплошного снежного покрова в условиях долгой и суровой зимы следует признать одним из важнейших факторов, определяющих специфику формирования и динамики авифауны ГАС, что вообще характерно для высокоширотных районов (Успенский, 1969; Green et al., 1977; Elkins, 1983). Таяние снега летом вызывает эрозию склонов, поддерживает полноводность рек и ручьев, местами создает избыточное увлажнение почвогрунтов. В наиболее сильно изолированной от влияния океанов части ГАС (горы Якутии, внутренние районы Колымского нагорья, северо-восток плато Путорана) выпадает минимальное количество осадков (около 400 мм в год). На западных склонах Урала и плато Путорана, а также восточных склонах Корякского нагорья выпадает до 800-1000 мм в год. Из них 70% приходится на лето. ГАС расположены в зоне сплошной многолетней мерзлоты. Среди широко распространенных в ГАС климатических явлений следует особо выделить температурную инверсию (Пармузин, 1959 б, 1976, 1981). В свою очередь, она в значительной мере обуславливает инверсию растительных и животных сообществ. Радиационный баланс на вершинах ГАС почти в 2 раза меньше, чем в долинах (Земцова, 1976). Поэтому на фоне суровых горно-субарктических климатических условий всей территории ГАС горные вершины отличаются особой экстремальностью. Это в значительной степени определяет качественную специфичность фауны птиц данных ландшафтов и крайне низкую численность всех видов.

Гидрография гор Азиатской Субарктики определяется в основном системой глубоких долин, образованных в процессе формирования сводово-складчатой макроструктуры хребтов, а также – тектонических разломов и грабенов. Поскольку все рассматриваемые нами горные системы лежат в поясе избыточной влажности Субарктики, здесь, как и в равнинных ее провинциях, создаются благоприятные условия для образования густой озерно-речной сети. Избыток воды в горных субарктических ландшафтах приводит к тому, что ею заполняются все большие и малые котловины и впадины. Срединное звено в цепи ГАС, плато Путорана, выделено в самостоятельную озерную провинцию, занимающую первое место среди всех других субарктических отечественных провинций по объему водной массы (Пармузин, 1975, 1976; История больших озер Центральной Субарктики, 1981).

Относительно малая биологическая продуктивность абсолютного большинства горных субарктических водоемов служит причиной отставания в них биогенного накопления от минералогенного. Это типичные олиготрофные водоемы (Пармузин, 1976). Наиболее крупные тектонические озера (длиной до 130 км) расположены на плато Путорана. Как в этом регионе, так и в других горах Азиатской Субарктики встречаются также другие типы несравненно более мелких по размерам озер – ледниковые, старичные, пойменные и термокарстовые озера. Озера ГАС преимущественно проточные. Ледостав на горных озерах продолжается с первой декады октября до середины июля на севере и до первой декады июля – на юге (Пармузин, 1976). Большинство рек ГАС типично горные: бурные, полноводные, с обилием порогов. Зимой на многих реках образуются наледи. Летом – нередки паводки, имеющие высокий уровень и затяжной характер.

5. Все рассматриваемые регионы или их части в плейстоцене были центрами мощного оледенения, распространявшегося далеко за их пределы (Кинд, 1965, 1969, 1976; Котляков, 1968; Авенариус и др., 1978; Голубчиков, 1996; Соломина, 1999). Во многих районах гор Азиатской Субарктики хорошо представлены следы позднеплейстоценовых горно-долинных оледенений (кары, троги, морена, альпинотипный облик горных гребней). Поэтому логично при анализе путей формирования местной авифауны рассматривать основную часть ГАС как перигляциальные пространства (Вангенгейм, 1976; Матюшкин, 1976; Верещагин, Громов, 1977; Верещагин, Барышников, 1985). Причем в силу горного рельефа они позднее сопредельных равнин или низкогорий освободились от ледников. В силу этих обстоятельств правомерно предположить, что авифауна ГАС (особенно гольцовая) моложе, чем авифауна равнинной Субарктики, и становление ее продолжается.

6. Горы Азиатской Субарктики **расположены в пределах двух основных природно-зональных подразделений: в зоне лесотундры и северной тайги** (Пармузин, 1979; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Раковская, Давыдова, 2001). Местами, в силу мозаичности ландшафтов и нелинейности границ между ними, рассматриваемые территории соприкасаются с участками зональной южной тундры. Подробные описания растительности известны для всех ГАС как в специализированных ботанических (Хохряков, 1985; Норин, 1986; Норин и др., 1995; Куваев, 2006) так и в орнитологических работах (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Романов, 1996, 2004; Головатин, Пасхальный, 2005; Поспелов, 2007), поэтому в нашей работе мы приводим лишь самые общие сведения. Исключение сделано для модельного региона – плато Путорана, данные по растительности которого изложены несколько более детально.

На Приполярном Урале и большей части сопредельной с ним области Полярного Урала широко распространены горные северо-таежные леса (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996). Верхняя граница леса на восточном склоне проходит на высоте 450-650 м н.у.м., на западном – 350-550 м н.у.м. Уральская северная тайга представлена хвойными и смешанными лесами, состоящими преимущественно из ели, лиственницы и березы. Реже, на границе Приполярного и Северного Урала встречаются пихта, кедр, сосна. В подлеске обычны ива и ольха; характерен обильный моховой покров. Выше по склонам, в подгольцовом поясе (до 600 м н.у.м.) распространено хвойное (еловое или лиственничное) редколесье, лиственное (березовое) криволесье, заросли кустарников (ивняк, ерник, ольховник), а таже осоково-разнотравные луга. В гольцовом поясе, занимающем вершины гор (до 1200 м н.у.м.) господствуют мхи, лишайники, кустарнички. Для большинства речных долин Приполярного и Полярного Урала характерны обширные заболоченные участки (особенно в низовьях).

Для плато Путорана типичен более южный характер почв и растительности по сравнению с соответствующими широтами восточной части Западной Сибири. Полноценные северотаежные леса здесь заходят почти на 2° севернее, чем на равнинах (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Более южный облик этих лесов, особенно в западной части плато, объясняется смягчением континентальности климата, обилием осадков (Водопьянова, 1976 а; Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Куваев, 2006).

Большая часть плато Путорана размещена в подзоне северной тайги на стыке Западной и Восточной Сибири (Пармузин, 1959; Павлов и др., 1988). В связи с

этим западная часть плато примерно до 90° в.д. на севере и до 94° в.д. на юге имеет черты, свойственные равнинным лесам запада. До этих меридианов доходят *Picea obovata, Larix sibirica, Betula tortuosa* и их спутники в травяно-кустарничковом ярусе: *Lycopodium annotinum, Diphasium complanatum, Equisetum silvaticum, Ranunculus monophyllus, Cirsium heleniides, Vaccinium myrtillus, Viola uniflora*. Господствующая порода на плато — *Larix gmelinii*. На западе она формирует чистый древостой или входит в состав широко распространенных там елово-березово-лиственничных лесов, а на востоке является единственной лесообразующей породой (Водопьянова, 1976 а). В елово-березово-лиственничных лесах, господствующих в западной части плато, развит очень густой подлесок из ольхи, ерника, ивы. Высота древостоя достигает 20-25 м. В восточной половине господствуют кустарничковые лиственничные редколесья.

Все древесные породы Путорана поднимаются до верхнего предела распространения древесной растительности, но чаще его достигают *Larix gmelinii* и *Betula tortuosa*. Леса западной (оз.Кутарамакан) и юго-западной (оз.Някшингда) частей плато характеризуются значительной сомкнутостью крон (0,3-0,6). К востоку от линии озер Аян-Анама преобладают редкостойные леса (0,2-0,3) (Водопьянова, 1976).

В подлеске обычна *Alnus fruticosa*, в виде примеси встречаются *Ribes triste, Rosa acicularis, Salix glauca, S. phylicifolia, Betula nana, Juniperus sibirica*. В травяно-кустарничковом ярусе чаще других встречаются *Ledium palustre*, *Vaccinium uliginosum, Empetrum nigrum, Calamagrostis lapponica, Ramischia obtusata, Trollius asiaticus, Solidag dahurica, Viola uniflora, Saussurea parviflora, Galium boreale*. Напочвенный покров слагают лишайники и зеленые мхи.

В лесном поясе наряду с господствующим лесным типом растительности выделяются редины, заросли кустарников (ольховники, ерники, ивняки), болота, луга, почти повсеместно встречаются каменные россыпи и скалы, несколько реже — галечники. Вкрапления этих местообитаний в лесном ландшафте существенно расширяют спектр экологических условий, что благоприятно отражается на видовом разнообразии авифауны лесного пояса.

Большая протяженность Путорана в широтном и меридиональном направлениях обуславливает неоднородность растительности вообще и лесной растительности в частности. На юге плато лесной пояс занимает 60-70% площади. На севере, благодаря более высокому широтному положению и большей приподнятости территории над уровнем моря, лесной пояс занимает подчиненное положение. Верхняя граница леса и редколесий повышается от 250 м н.у.м. на северо-западе до 750-800 м н.у.м. на юго-востоке.

Подгольцовый пояс плато Путорана, как и всех других ГАС, ограничен в нижних частях лесной растительностью, а в верхних — сплошными массивами горных тундр. В различных частях плато, в среднем, он лежит в следующих высотных интервалах: на юге — 650—800 м, на западе — 575-750 м, в центре — 550-750 м н.у.м. Подгольцовый пояс занимает предвершинные уступы и террасы, относительно ровные и пологие склоны, а также крутые склоны с обилием скал, осыпей и курумов. Для него характерно развитие редин и зарослей кустарников (преимущественно ольховника высотой до 2 м). На склонах средней крутизны редины и кустарники имеют вид двух последовательно расположенных полос. На крутых

склонах могут расти кустарники *(Salix lanata, Betula nana, Alnus fruticosa)* с участием одиночных и расположенных группами лиственниц, которые выше по склону сменяются зарослями ольховника и ерника. На пологих сильно увлажненных склонах в верхней части подгольцового пояса развивается разнотравно-голубичный ольховник с характерным бугристо-мочажинным микрорельефом, где повсеместно распространены голубика, влажное разнотравье, пушица, осоки. Вблизи ручьев и снежников распространены ивняковые заросли с преобладанием *Salix lanata* (высотой до 1 м). На каменистых сухих склонах встречаются заросли можжевельника (*Juniperius sibirica*). В целом кустарники и редины образуют достаточно сложное кружево, разделенное участками горных тундр, пятнами мерзлотных форм рельефа, россыпями щебня, курумами, останцами, скальными обрывами. Все это создает гораздо больший, по сравнению с горными тундрами, спектр экологических ниш для различных видов птиц. Полоса подгольцовых кустарников, хорошо выраженная на западе плато, с продвижением на восток становится прерывистой и постепенно совсем пропадает. Например, в районе оз. Аян она отсутствует на обращенных к озеру и в долины рек сухих склонах, но формируется в верховьях ручьев. В подгольцовом поясе проходит верхняя граница распространения древесной растительности. В подгольцовом поясе Путорана распространены небольшие по площади осоково-разнотравные лужайки, а также заболоченные моховые участки с богатым разнотравьем – луготундры. Они приурочены к истокам и берегам некоторых ручьев. На всей территории Путорана преобладают редины из *Larix gmelinii*, и лишь на крайнем западе можно встретить редины из *Betula tortuosa, Picea obovata*. Лиственничные редины — это разреженные насаждения с сомкнутостью крон 0,1—0,2. Деревья низкие, 2-8 м высоты, с диаметром ствола — 5-16 см. В кустарниковом ярусе присутствует *Alnus fruticosa*, возможна примесь *Betula nana, Salix phylicifolia, S. saposhnikovii, S. glauca*. В травяно-кустарничковом ярусе постоянно присутствуют *Vaccinium uliginosum, Empetrum nigrum*. В наземном покрове господствуют лишайники *Cladonia alpestris, C. rangiferina, C. sylvatica, Cetraria islandica*, *C. cucullata*. Из выделяемых ботаниками групп ассоциаций подгольцовых лиственничных редин (Водопьянова, 1976) наиболее широко распространены на плато Путорана лишайниковые. Кустарничковые и зеленомошные редины преобладают на севере и северо-востоке, в районе оз. Бокового, Баселак, Нерангда. Причем при почти полном отсутствии в этих районах лесных формаций, повсеместно господствует горная лесотундра, имеющая много общего с зональной и занимающая довольно обширные пространства. Кроме того в долинах оз. Бокового и оз. Нерангда горные редколесья покрывают не только склоны и террасы, но и днища долин, где условия существования для птиц более оптимальны, чем на предвершинных участках плато. Это обусловило наличие там более богатой и разнообразной орнитофауны по сравнению с другими обследованными районами Путорана. В силу известных общегеографических причин подгольцовый пояс Путорана имеет ряд негативных признаков, отличающих его от соответствующих аналогов большинства горных систем Северо-Восточной Азии. Во-первых, подгольцовые ландшафты Путорана представлены в целом очень узкой полосой, занимающей крайне небольшую площадь. Это связано с тем, что подгольцы Путорана занимают зону перегиба трапповых склонов, резкого их перехода в горизонтальные поверхности плато (Пармузин, 1975, 1976, 1981; Куваев, 1980, 2006). Во-вторых, полностью от-

сутствует кедровый стланик. Указанные особенности в значительной мере определяют региональную специфику авифауны подгольцов Путорана.

С высоты 500-800 м н.у.м. на плато Путорана начинается гольцовый пояс, состоящий из участков кустарничковых, лишайниковых, моховых, мелкокочковатых и полигональных тундр, а также крупноглыбовых россыпей – курумов. В гольцах, лежащих выше 1100-1200 м н.у.м., простираются почти совершенно безжизненные щебенисто-глыбовые россыпи, где камни покрыты лишь накипными лишайниками, а в микропонижениях изредка встречаются куртинки алектории, цетрарии, дикрановых мхов.

Со значительными высотами плато Путорана и размещением большей части его территории выше границы древесной растительности связано преобладание гольцовых ландшафтов (Куваев, 1980, 2006), которые на юге Путорана занимают около 50%, а севернее – более 50% территории (Пармузин, 1964). Радиационный баланс на вершинах плато почти в 2 раза меньше, чем в долинах (Земцова, 1976). Поэтому на фоне суровых горно-субарктических климатических условий всей территории Путорана горные тундры отличаются особой экстремальностью. Это в значительной степени определяет качественную специфичность фауны птиц данных ландшафтов и крайне низкую численность всех видов. Подобная закономерность справедлива не только для Путорана, но и для всех прочих ГАС.

На юге и в центре плато Путорана широко распространены лишайниковые тундры с преобладанием на различных высотах кладин, цетрарий или алекторий. К северу лишайниковые тундры вытесняются дерновинными с обилием дриады, мелких злаков и осок, копеечника арктического, остролодочника, горца, новосиверсии. Обилие трав приближает дерновинную тундру к луговым ценозам. Подобная луготундра, а также несколько отличающаяся от нее осоково-кобрезиевая луготундра, занимающая склоны южной экспозиции (Петроченко, 1976), размещается в полосе контакта подгольцового и гольцового поясов, главным образом в северной половине плато. Причем занятая ею площадь возрастает с запада на восток (Водопьянова, 1976 а). Физиономически эта луготундра резко отличается от горной тундры, распространенной на всей остальной территории Путорана, и скорее напоминает участки зональной тундры в области перехода южной ее подзоны в подзону типичной. Повсеместно распространены также кустарничковые тундры с преобладанием дриады и кассиопеи, где из трав обычны новосиверсия ледяная, минуарции, мелкие осоки. Покрытие растениями в них не менее 50%. При застойном повышенном увлажнении формируются осоково-моховые тундры с осокой прямостоячей и пушицей узколистной. С поднятием над уровнем моря задернованность субстрата уменьшается, господствуют щебнистые тундры, где растительные ценозы из кустарничков и трав образуют сетчатый рисунок. Каменистая тундра встречается на верхних террасах гольцового пояса, и растения в них образуют отдельные куртины среди каменных глыб (Павлов и др., 1988; Куваев, 2006). Неотъемлемой частью ландшафта горных тундр являются скальные обрывы, останцы, курумы, россыпи щебня, пятна мерзлопученного грунта.

Для гор Северо-Восточной Сибири (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полоусный, Колымское нагорье), как и для других ГАС, характерны низкие вертикальные пределы распространения древесных пород. Верхняя граница древесной растительности располагается не выше 600-800 м н.у.м., а в крайних северных гор-

ных районах не поднимается выше 200-400 м н.у.м. (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996).

Бореальная растительность на территории субарктических гор Северо-Восточной Сибири представлена притундровыми и северотаежными лесами (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Раковская, Давыдова, 2001). Повсеместно во флоре преобладают бореальные виды. Господствующей породой в западных областях является лиственница Гмелина, в восточных — лиственница Каяндера (граница между ними проходит по 120°-123° в.д.). Лиственничные леса (81,9 % лесопокрытой площади) в наибольшей степени адаптированы к холодным и влажным мерзлотным почвам, к резко континентальному климату с суровой и продолжительной зимой. На долю лиственных лесов, в основном березовых, приходится немногим более 1% общей площади. Большая часть березовых лесов носит вторичный характер и временно занимает гари из-под лиственничных лесов.

Северотаежные леса занимают обширные территории в горах Северо-Восточной Сибири к северу приблизительно от 64° с.ш. (Куваев, 2006). Сомкнутость крон до 0,4-0,6, высота деревьев до 15-18 м. Преобладающая роль принадлежит лиственничным редкостойным лесам с березами тощей и растопыренной, ивами красивой и черничной, багульником, брусникой, зелеными и сфагновыми мхами, кустистыми лишайниками (кладонии и цетрарии). Редкостойные лиственничные леса занимают обычно как предгорья, так и нижние части горных склонов. Под разреженным покровом невысоких (до 10-15 м) лиственниц располагаются заросли низкорослых кустарников — березки (тощей — *Betula exilis*, кустарниковой — *B. fruticosa* и Миддендорфа — *B. middendorffii*), ольховника (*Alnus fruticosa*), можжевельника (*Juniperus sibirica*), рододендронов (*Rhododendron parvifolium* и *R. adamsii*), различных ив (*Salix xerophila, S. glauca, S. lanata*).

Резко отличаются от однообразных светлохвойных редколесий горных склонов галерейные лиственные леса, занимающие дно глубоких речных долин. Эти леса развиваются на хорошо дренируемых аллювиальных почвах и состоят главным образом из благовонного тополя (*Populus suaveolens*), высота которого достигает 25 м, а толщина ствола — 40-50 см, и чозении (*Chosenia macrolepis*), имеющей прямой высокий (до 20 м), но тонкий (20-30 см) ствол. Местами тополево-чозениевые леса обогащены примесью лиственницы, берёзы, осины и рябины сибирской.

Лесной пояс в горах Северо-Восточной Сибири отделяется от гольцового пояса подгольцовым поясом, образованным в самых северных (хребты Кулар, Полоусный) и западных (хребет Орулган) районах зарослями кустарников (ивняк, ерник, ольховник), а восточнее Верхоянского хребта хорошо выраженной полосой кедрового стланика (*Pinus pumila*). В горах восточнее хребта Черского среди подгольцовых кустарников кедровый стланик имеет наиболее широкое распространение и местами образует обширные и густые заросли без примесей других кустарников (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Раковская, Давыдова, 2001; Куваев, 2006). В Колымском и Корякском нагорьях стланик образует подлесок в лесах и спускается на равнину. Высота зарослей в летний период до 4 м, сомкнутость крон 0,4-0,5.

Выше подгольцового пояса на склонах гор Северо-Восточной Сибири (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полоусный, Колымское нагорье) располагается гольцовый пояс, в пределах которого господствуют горные тундры, а местами встречаются небольшие участки осоково-злаковых альпийских лугов. Горная

тундра гольцового пояса занимает примерно 40% площади горных областей гор Северо-Восточной Сибири. Наиболее обычны пятнистые алекториево-дриадово-кассиоповые тундры, в сочетании с травяно-зеленомошными, зеленомошными и лишайниковыми (цетрариево-кладиновыми) тундрами. Гребни самых высоких массивов, где экстремальные климатические условия препятствуют существованию даже самых неприхотливых растений, представляют собой безжизненную холодную пустыню и покрыты сплошным плащом каменных россыпей и осыпей, над которыми поднимаются скалистые вершины.

Лесной пояс рассматриваемой нами южной части **Корякского нагорья** в целом отличается пространственной фрагментарностью и весьма своеобразен физиономически (Кищинский, 1988). На песчано-галечниковых отложениях таликовых участков речных пойм распространены ленточные леса из благовонного тополя и чозении с примесью кустарниковых ив, берез, ольхи. Эти леса проникают в зону тундры к северу вплоть до бассейна Анадыря. Местами днища горных долин покрыты редкостойными лиственничными лесами. Повсеместно распространенный кедровый стланик не только входит в состав этих лиственничных редколесий, но и образует самостоятельные обширные заросли, поднимающиеся по склонам Корякского нагорья до высоты 200-250 м н.у.м. Многие горные склоны заняты смешанными зарослями кедрового стланика, кустарниковой ольхи и березки Миддендорфа. Высота зарослей кедрового стланика в летний период составляет до 4 м, а сомкнутость крон 0,4-0,5. В обширных районах Корякского нагорья кедровый стланик формирует своеобразные стланиковые криволесья или стланиковую лесотундру. Область распространения столь специфической мозаики из насаждений, формируемых кедровым стлаником, а также лесов и редколесий, приуроченных к речным долинам, в Корякском нагорье получила название «берингийской лесотундры» (Кищинский, 1988). В долинах Корякского нагорья распространены осоково-пушицевые кочкарные, а также крупнокустарниковые тундры с ольховником и кедровым стлаником. На южных склонах, берегах ручейков и рек встречаются заросли рододендронов, малины, курильского чая, спиреи, шиповников, поляны из пышного разнотравья.

В подгольцовом поясе Корякского нагорья, как и в межгорных долинах, широко распространен кедровый стланик. Его заросли повсеместно перемежаются с обширными участками горных тундр.

В гольцовом поясе Корякского нагорья, занимающем верхние части склонов гор и невысокие вершины, господствуют лишайниковые, травянисто-лишайниковые и мохово-травянисто-лишайниковые тундры. На самых высоких горных вершинах преобладают каменистые холодные пустыни, занимающие в пределах Корякского нагорья (как и в других ГАС) большие площади.

7. Для гор Азиатской Субарктики характерна **однотипность основных черт высотной поясности** и, как следствие, схожая общая схема высотно-ценотических групп растений (Норин, 1986, Норин и др., 1995). В связи с горным ландшафтом хорошо развита вертикальная поясность, согласно которой снизу вверх последовательно сменяются следующие высотно-ландшафтные пояса: лесной (горно-северотаежный) пояс, подгольцовый пояс (горные редколесья, криволесья, стланики и кустарники), гольцовый (горнотундровый) пояс. Выше горных тундр расположены каменистые пустыни, представляющие собой абсолютно безжизнен-

ные пространства каменных россыпей (курумов) и голых скал (Водопьянова, 1976 а, б; Куваев, 2006). Со значительными высотами ГАС и размещением обширных их частей выше границы древесной растительности связано широкое распространение, а местами и преобладание гольцовых ландшафтов (Куваев, 2006). В Северо-Восточной Сибири гольцовый пояс занимает примерно 50% площади горных областей. Гольцы на юге плато Путорана занимают около 50%, а севернее – более 50% территории (Пармузин, 1964).

Весьма суровые в целом физико-географические условия в ГАС предопределили: во-первых, очень небольшой набор поясов в целом (в отличие, например, от гор юга Палеарктики); во-вторых – явное преобладание территорий с особенно экстремальными условиями (гольцы и подгольцы), приближающими их по условиям жизни к арктическим тундрам и даже полярным пустыням (Александрова, 1958; Норин и др., 1995), в том числе широкое распространение абсолютно безжизненных каменистых пространств; лесная растительность в ряде случаев (как, например, в Корякском нагорье) вообще распространена лишь относительно узкими полосами по днищам межгорных котловин, ущелий или распадков.

Характерна сжатость жизненного (обитаемого) пространства по вертикали, что обусловлено пониженным расположением «снеговой линии» в горах Субарктики относительно более южных широт, например, гор юга Палеарктики (Голубчиков, 1996). Благодаря этому птицы самых различных фаунистических и географогенетических комплексов, и имеющие специфические адаптации к жизни в тайге, тундре и горах, оказываются в ГАС в непосредственной близости друг от друга (по соседству). При определенных условиях они имеют возможность не только достаточно быстрого перемещения из пояса в пояс, но и в ряде случаев, при наличии соответствующих экологических предпосылок, возможность образования совместных «смешанных территориальных группировок» (сообществ).

Все это предопределило достаточно высокую степень общности фауны в самом ее общем виде, так сказать, в макромасштабе. Формирующиеся в горах Азиатской Субарктики факторы среды обитания, определяющие пространственную дифференциацию фауны и населения птиц, имеют ряд особенностей, с одной стороны, характерных в целом для горных областей, а с другой – в целом для всей Субарктики. Совокупность всех этих особенностей формирует вполне однородную специфическую физико-географическую среду, условия которой, соответственно, предопределяют не только достаточно высокую общность специфики авифауны всей рассматриваемой части Евразии, но и ее зоогеографическое единство и цельность.

При этом между горами Азиатской Субарктики, занимающими обширную область евразийской суши, объективно существуют и отличия в физико-географических условиях. Они обусловлены конфигурацией, структурой и степенью расчлененности горных массивов, их высотой и ориентацией в пространстве, удаленностью от океанов и степенью континентальности климата, особенностями сопредельных территорий, возрастом и спецификой формирования современных ландшафтов и т.д. Благодаря имеющимся различиям в ландшафтах рассматриваемой цепи ГАС, в них формируются авифауны, которые не являются абсолютными аналогами друг друга, а потому обладают определенной региональной спецификой, что отражено в таблицах 1, 2, 3, 4 приложения и подробно рассмотрено в главе 4.

3.2. Формирование авифауны в ледниковых ландшафтах гольцов

Горы Азиатской Субарктики – это районы, подвергавшиеся в прошлом с различной степенью интенсивности масштабным оледенениям (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996; Соломина, 1999). Более того, обширные части именно этих горных стран служили центрами покровного, горно-покровного или горного оледенения (в небольших количествах сохраняется и сейчас). Вопрос количества, мощности и пространственного распространения оледенений, а, следовательно, и механизмы и детали их влияния на формирование флор и фаун до настоящего времени остается достаточно дискуссионным (Большиянов, 2005). Это в полной мере относится, в том числе, и к последнему позднеплейстоценовому Валдайскому (Висконсинскому, Вюрмскому) оледенению, завершившемуся внезапным разрушением ледникового щита около 12 000 лет назад. Особенно велик разброс мнений при характеристике оледенения на севере Азии. По этой причине теоретические построения многих специалистов вступают в прямое противоречие. Например, объяснение разрывов ареалов птиц в Средней Сибири (Матюшкин, 1976; Баранов, 2003, 2007) покровными оледенениями и мнением о том, что даже в горных частях на севере данного региона оледенение носило фрагментарный или даже локальный характер (Пармузин, 1975, 1976, 1981). Как это ни парадоксально, все взгляды аргументированы, и это лишь указывает на необходимость дальнейшего исследования обсуждаемой проблемы.

При этом, в соответствии с консолидированными геологическими представлениями не подвергается сомнению то, что последнее плейстоценовое (Валдайское) оледенение имело максимальную мощность на обширнейших пространствах от Урала и западнее. К востоку от Урала воздействие ледников имело, в целом, не столь глобальные масштабы и было более дифференцировано в пространстве (Пармузин, 1976; Голубчиков, 1996; Соломина, 1999).

Тем не менее, следы оледенений, выраженные в современной орографии и типах господствующих геоморфологических структур, имеются во всех рассматриваемых горных странах Азиатской Субарктики (Голубчиков, 1996). Некоторые из этих следов, проявляющиеся в современном ландшафте ГАС, не оказывают специфического влияния на формирование фауны. Например, во всех ГАС широко распространены крупные троговые долины длиной от 20 до 100 км (иногда больше), выработанные движением основного тела ледника. Если не вдаваться в детали, то с точки зрения формирования авифауны, никаких принципиальных отличий от аналогичных по размеру горных долин, не обработанных ледниками, они не имеют. В противоположность этому, нашими исследованиями впервые было выявлено существенное значение более мелких геоморфологических структур в процессе формирования фауны и населения птиц горных тундр гольцового пояса ГАС. Как выяснилось, они создают предпосылки для обогащения местной авифауны вполне определенным «негорным» комплексом видов и в значительной мере предопределяют пространственное распределение птиц. При этом, такие мелкие структуры почти отсутствуют на острых гребнях и пиках крутосклонных горных хребтов, но зато получают широчайшее распространение в верхней части плосковершинных гор или на «равнинообразной» столовой поверхности вершин горных плато (плато Путорана, Анабарское плато, хребет Кулар). С максимальной подробностью выявленные закономерности были исследованы на плато Путорана (Романов, 2010 а).

С 1988 по 2007 гг. в самых различных районах плато Путорана мы исследовали 40 участков горных тундр, лежащих на высоте 700-1400 м н.у.м. В каждом участке протяженность маршрута количественного учета птиц составляла 10-20 км, а площадь обследованной территории – 20-40 км^2. Для выявления связи птиц с различными элементами рельефа параллельно с изучением собственно авифауны мы вели подробную идентификацию и описание всех ледниковых геоморфологических структур.

Современное оледенение плато Путорана, несмотря на широкие предпосылки для его развития, ничтожно мало. На севере и северо-востоке региона известны около 20 маленьких «ледничков», общей площадью около 2,5 км^2. Вершины плато как бы касаются нижней границы снеговой линии и находятся «на грани оледенения» (Голубчиков, 1996).

При этом, следует констатировать следующее: Во-первых, вопреки мнению некоторых специалистов, весьма скептически оценивавших возможность более или менее значимого оледенения, на столовых вершинах плато Путорана ледниковые формы рельефа обнаруживаются почти повсеместно. Они не редки даже на относительно сухой восточной окраине региона. Столь широкая география их распространения и вполне читаемые линейные масштабы самих объектов (5-30 км) доказывают, что последнее оледенение гольцов Путорана (на рубеже плейстоцена и голоцена) представляло собой, как минимум, сплошную мозаику из множества относительно небольших ледников и свободных ото льда участков. Экологические условия именно такого рода, по нашему мнению, предопределили в значительной мере закономерности формирования современной авифауны гольцов. Более того, с большой долей достоверности правомерно полагать, что объект наших исследований в горах Азиатской Субарктики – авифауна обширных и сплошных перигляциальных пространств. Следы предполагаемого более древнего покровного оледенения в современной морфоскульптуре гольцов почти не различимы. Поэтому в дальнейших рассуждениях значительные части территории Путорана, где нет локальных признаков относительно недавнего оледенения, мы условно будем называть «территориями без признаков оледенения».

Во-вторых, на плоских вершинах плато представлен весь спектр сопутствующих деятельности ледников основных геоморфологических структур (троги, кары, озерные ванны, выпаханные ледником, боковые и конечные морены, каскады озер, образованные на подпруженных моренами водотоках, крайне редко – аналоги «бараньих лбов»). Некоторые из них напоминают миниатюрные копии структур, обычно формировавшихся ледником на равнинах (камы, озы, друмлины). И главное, что независимо от «набора» структур, оставленных тем или иным ледником, все они создавали (или усиливали) орографические нарушения почти идеально ровного пространства застывших лавовых потоков, формируя предпосылки неоднородности рельефа, ландшафта и, следовательно, биологического разнообразия, в частности, авифауны. Заложенная ледниками неоднородность «пересеченной местности» исключительно важна для формирования облика современной фауны и населения птиц гольцов, о чем будет сказано специально.

В-третьих, выявлена основная превалирующая тенденция в пространственном распределении птиц, обитающих в гольцах плато Путорана: пребывание абсолютного большинства особей всех видов строго приурочено к геоморфологическим структурам ледникового происхождения (табл. 2). Рассмотрим эти закономерности.

Таблица 2. Распределение птиц по различным типам геоморфологических структур гольцов Путорана (гнездовой период)

Вид	Количество отмеченных территориальных пар	
	на ледниковых структурах (%)	на структурах без признаков деятельности ледника (%)
Чернозобая гагара	100	–
Морянка	100	–
Тундряная куропатка	20	80
Золотистая ржанка	65	35
Азиатская бурокрылая ржанка	50	50
Галстучник	100	–
Хрустан	30	70
Сибирский пепельный улит	100	–
Турухтан	100	–
Кулик-воробей	100	–
Белохвостый песочник	100	–
Серебристая чайка	100	–
Сизая чайка	100	–
Полярная крачка	100	–
Рогатый жаворонок	–	100
Американский конек	15	85
Краснозобый конек	70	30
Весничка	100	–
Таловка	100	–
Обыкновенная каменка	25	75
Варакушка	100	–
Бурый дрозд	100	–
Обыкновенная чечетка	100	–
Полярная овсянка	100	–
Лапландский подорожник	80	20
Пуночка	–	100

Примечание: за одну территориальную пару принимались также выводки некоторых видов с птенцами в возрасте 1-3 дней.

В таблице 2 представлены 26 (из 40 отмеченных в гольцах) видов, пространственное распространение которых в гольцах Путорана благодаря находкам гнезд, встречам выводков и территориальных пар прослеживается достаточно четко.

Среди обитателей горных тундр гольцов плато Путорана выделяется три группы видов: 1 – экологически очень тесно связанные в своем распространении с ледниковыми формами рельефа (более 50% пар встречены в ледниковых ландшафтах); 2 – заселяющие преимущественно территории, не обработанные ледником (более 50% пар встречены за пределами ледниковых ландшафтов); 3 – не проявляющие никаких предпочтений и с одинаковым успехом гнездящихся на участках со следами деятельности ледника и без них. Достоверность выявленных тенденций поч-

ти у всех видов подтверждена статистически (табл. 3) с применением программы С.П. Харитонова (1999) part.exe и part_fix.exe «Сравнение выбора долей по методу критерия Стьюдента для выборочных долей».

Таблица 3. Достоверность распределения птиц по различным типам геоморфологических структур гольцов Путорана (гнездовой период)

Виды	N	N1	N2	P
Чернозобая гагара	7	7	0	0.003
Морянка	13	13	0	0.00004
Тундряная куропатка	75	15	60	0.00002
Золотистая ржанка	221	144	77	0.000007
Азиатская бурокрылая ржанка	6	3	3	1.0
Галстучник	19	19	0	0.00001
Хрустан	131	39	92	0.00001
Сибирский пепельный улит	21	21	0	0.00001
Турухтан	9	9	0	0.0006
Кулик-воробей	38	38	0	0.00002
Белохвостый песочник	73	73	0	0.00002
Серебристая чайка	5	5	0	0.013
Сизая чайка	3	3	0	0.071
Полярная крачка	9	9	0	0.0006
Рогатый жаворонок	169	0	169	0.00002
Американский конек	1487	223	1264	0.00006
Краснозобый конек	293	205	88	0.00002
Весничка	20	20	0	0.00001
Таловка	19	19	0	0.00001
Обыкновенная каменка	982	246	736	0.00004
Варакушка	87	87	0	0.00002
Бурый дрозд	71	71	0	0.00001
Обыкновенная чечетка	303	303	0	0.0000001
Полярная овсянка	41	41	0	0.00002
Лапландский подорожник	85	85	0	0.00001
Пуночка	104	0	104	0.00001

Примечание: за одну территориальную пару принимались также выводки с птенцами в возрасте 1-3 дней; **N** *- общее число зарегистрированных территориальных пар;* **N1** *- число территориальных пар, зарегистрированных на ледниковых структурах;* **N2** *- число территориальных пар, зарегистрированных на структурах без признаков деятельности ледника.*

Первую категорию составляет большинство видов (n=19), представленных в таблице: чернозобая гагара, морянка, галстучник, кулик-воробей, весничка, варакушка, полярная овсянка, лапландский подорожник и др. Этой же группе принадлежат не вошедшие в таблицу редкие или предположительно гнездящиеся во-

дные и околоводные виды (n=8): чирок-свистунок, синьга, обыкновенный турпан, длинноносый и большой крохали, фифи, горная и белая трясогузки. Таким образом, в целом с ледниковыми формами рельефа связано 67,5% авифауны гольцов плато Путорана.

Число видов во второй категории значительно меньше (n=6): тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, американский конек, обыкновенная каменка, пуночка. Особенности экологии позволили отнести к этой же группе зимняка, воронка и ворона, не включенных в таблицу 2 из-за скудности материалов по их пребыванию в гольцах. В целом с ландшафтами без явных признаков деятельности ледников связано 22,5% авифауны гольцов плато Путорана.

В группе видов с индифферентным отношением к ледниковым ландшафтам только азиатская бурокрылая ржанка. Предполагаем аналогичный статус у белой куропатки, обыкновенной кукушки и пепельной чечетки, не включенных в таблицу 2 по причине недостатка наблюдений. Возможно, какие-либо экологические предпочтения существуют и у этих видов, но выражены они не столь явно, как у других, и выявить их можно лишь с получением более обширного полевого материала. В авифауне гольцов виды этой группы составляют 10%.

Самые последние реконструкции развития ледников на плато Путорана в конце плейстоцена – начале голоцена (Соломина, 1999), и выявленные нами современные экологические связи и пространственное распределение птиц (табл. 2, 3) позволяют восстановить гипотетическую картину формирования современной авифауны гольцов гор Азиатской Субарктики.

Судя по характеру последней стадии оледенения, выявленного на плато Путорана, многочисленные ледники занимали более или менее выраженные понижения в достаточно плоской поверхности столовых гор. Наряду с этим оставались огромные пространства, свободные от ледникового покрова. Они представляли собой комбинацию каменных террас, невысоких скальных обрывов и останцов, шлейфов грубообломочного материала, состоявших из каменистых россыпей (курумов) и крупноглыбовых нагромождений. В целом ледники представляли собой как бы систему островов, окруженных плоскими базальтовыми вершинами гольцов, покрытых с различной степенью сомкнутости скудной арктоальпийской и тундровой растительностью (Соломина, 1999; Куваев, 2006). Нет оснований предполагать, что эти перигляциальные ландшафты с точки зрения населения птиц были безжизненны. Как можно видеть, например, сейчас в Гренландии (Johnsen, 1953; Solomonsen, 1960; Green et al., 1977) даже мощное оледенение не изгоняет птиц полностью; в укрытых от моря не заполненных льдом долинах и на нунатаках обитает довольно много горных и арктических птиц (Кищинский, 1980). Аналогичные примеры известны также, например, с архипелагов Земля Франца-Иосифа (Томкович, 1984 а; Uspenskiy, Tomkovich, 1987) и Шпицберген (Løvenskiold, 1964). Поэтому логично полагать, что свободные ото льда пространства были населены формами, наиболее адаптированными к суровым перигляциальным условиям. К тому времени уже сформировался в ландшафтах Северо-Восточной Азии и получил широкое распространение на севере Евразии арктоальпийский комплекс видов птиц (Кищинский, 1988). Видимо, арктоальпийские виды вместе с настоящим альпийским видом – американским коньком, первыми освоили межледниковые пространства вершин плато Путорана и в дальнейшем широко распространились в каменистых

местообитаниях гольцов с фрагментарной и низкорослой горной растительностью. Позднее, когда ледники начали разрушаться и вскоре исчезли, все виды птиц гольцового комплекса полностью или почти полностью сохранили преимущественно горно-вершинный характер своего распространения. Активного их перемещения в освободившиеся ледниковые долины, расположенные на меньших высотах, не произошло. Подтверждением этому служит тот факт, что в настоящее время почти все территориальные пары этих видов мы находим в верхних или внедолинных частях гольцов без явных признаков последнего оледенения (табл. 2, 3). Условно принимая эти виды за обитателей своеобразных горно-тундровых плакоров, можно утверждать, что они так и остались «плакорными по своей экологической сути». Некоторые из них (рогатый жаворонок, пуночка), будучи характерными обитателями наиболее высоких гольцовых участков, вообще не проникают в более низкие уровни высотного профиля. Наши исследования и литературные данные (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Борисов и др., 1996, 2007; Селиванова, Естафьев, 2004; Головатин, Пасхальный, 2005; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007; Селиванова, 2002 б, 2008) подтверждают, что они не опускаются ниже 1000-900 м н.у.м. и все наблюдавшиеся территориальные особи (100%) строго связаны с участками, лежащими выше ледниковых долин. Аналогичным образом, с горно-вершинными участками связано большинство территориальных особей тундряной куропатки (80%), хрустана (70%), американского конька (85%) и обыкновенной каменки (75%). При этом, ограниченное количество территориальных пар этих четырех видов (15-30%) все же проникают в долины со следами деятельности ледника, что может расцениваться как признак начальной стадии возможного освоения этими видами ледниковых долин и продолжения расширения области своего обитания в гольцах за счет ледниковых долин.

Ледники, занимавшие понижения вершин плато Путорана, в конце плейстоцена начали таять и исчезать. На их месте, в ледниковых долинах, остался комплекс характерных геоморфологических структур, образованных экзарационной и аккумулятивной деятельностью ледников (Соломина, 1999). Таким образом, появились относительно небольшие участки с повышенным разнообразием физико-географических условий (в первую очередь, специфической литогенной основой), что предопределило формирование на них более разнообразной авифауны. Но не за счет видов «плакорно-гольцового» комплекса, а за счет видов-вселенцев из сопредельных равнин.

Ледниковые долины после разрушения ледников трансформировались в долины водотоков, экологические условия в пределах которых оказались не только мягче и разнообразнее, но и в целом ближе к зональной тундре, чем к суровым горно-субарктическим условиям «гольцовых плакоров». В настоящее время в ледниковых долинах господствует сплошной и густой растительный покров, сформированный, в основном, мхами, лишайниками, голубикой, ерником, кассиопеей, дриадой, осоками и злаками, местами – с существенной примесью ивняка, можжевельника и рододендрона золотистого (Норин, Китсинг, 1982). Широко распространены: мерзлотные медальоны, сухие щебнистые бугры, покрытые лишайником и дриадой, мохово-осоковые болота с редкой порослью низких ерников и ивняков, переувлажненные мелкобугристые кочкарники, прибрежные осоковники, обширные куртины плотных приземистых зарослей ерника и ивняка. Это позволило группе

равнинных видов проникнуть и фрагментарно освоить перигляциальные участки горных вершин. В составе этой группы гемиаркты (20%), гипоаркты (20%), бореально-гипоарктические (40%) и широкораспространенные (20%) виды.

Привлекательность и значение речных долин для птиц равнинной Арктики и Субарктики подтверждена большим количеством исследований (Успенский, 1960, 1969; Чернов, 1975, 1978, 1980; Рыжановский, 1978; Равкин, Глейх, 1981; Вахрушев, Вахрушева, 1987; Покровская, 1990; Тертицкий, 1990), в том числе и наших (Романов, 1988). Нами впервые на примере плато Путорана показана роль горно-ледниковых долин в процессе формирования гольцовой авифауны горных регионов Азиатской Субарктики (Романов, 2009 г). С ледниковыми долинами, занимающими на плато Путорана не более 25-30% площади горных вершин, связано распространение более 2/3 всего видового состава авифауны этих районов, тогда как с более обширными пространствами гольцовых водоразделов (70-75% площади горных вершин) связано не более 1/4 всех видов. Суммарные показатели обилия птиц в ледниковых долинах всегда в 2-4 раза выше, чем на водоразделах. Возможно, это связано также с тем, что ледники могли быть источником повышенной продуктивности сопредельных экосистем. На это указывают некоторые современные исследования, например, на Аляске (Hood et al., 2009).

Закономерности освоения гольцов равнинными видами птиц обусловлены их экологическими адаптациями. Разные экологические группы равнинных птиц осваивают ледниковые долины, используя в качестве местообитаний определенные типы ледникового ландшафта. Водные и околоводные заселяют блюдцеобразные котловины ледниковых озер, равнинно-тундровые хорошо дренированные склоны блюдцеобразных озерных котловин, склоны и поверхности боковых и конечных морен, лугово-кустарниковые влажные долинки речек, сток которых зарегулирован конечной мореной, и т.д.

На относительно неглубокие ледниковые озера проникли чернозобая гагара, чирок-свистунок, морянка, большой и средний крохали, серебристая и сизая чайки, полярная крачка. Эти виды гнездятся здесь на берегах и небольших островках. Есть основание предполагать гнездование синьги, обыкновенного турпана, фифи, горной и белой трясогузок.

Большое количество камней, песка и глины было неравномерно отсортировано и переотложено у края исчезнувших ледников в виде прибрежных наносов вдоль озерных берегов, на очень пологих склонах их блюдцеобразных котловин, а также в боковых и конечных моренах. Обилие привнесенного мелкодисперсного материала и микроэлементов, устойчивое увлажнение грунтов в нижней части котловин, а также повышенные показатели радиационного баланса в блюдцеобразных котловинах и хороший дренаж на их склонах предопределили развитие здесь более разнообразных и продуктивных сообществ растений и беспозвоночных животных, чем на гольцовых плакорах. В результате в ледниковых долинах сформировались небольшие «оазисы» кормовых, гнездовых и защитных биотопов, подходящих для многих равнинных видов птиц, что и позволило им по этим местообитаниям локально (или точечно) распространиться в пределах гольцов. В основном, это представители отрядов ржанкообразных и воробьинообразных. Некоторые из них, например, сибирский пепельный улит, белохвостый песочник, краснозобый конек, с одинаковым успехом осваивают также и другие разновидности «перигляциальной

среды» – участки зарастающих наледных полей, широко распространенных в лесном поясе.

На пляжах из мелкой гальки и песка по берегам ледниковых озер и на песчано-илистых отмелях в устьях ручейков, впадающих в эти озера, встречаются галстучник, белохвостый песочник, кулик-воробей и сибирский пепельный улит. Последний, кроме этого, охотно держится также на берегах водотоков, заваленных крупными камнями. В различные варианты тундр, покрывающих склоны и днища ледниковых долин, проникают золотистая ржанка, краснозобый конек, весничка, варакушка, полярная овсянка, лапландский подорожник.

Еще более определенна связь равнинных вселенцев с ледниковыми формами рельефа при выборе мест гнездования. Гнездо белохвостого песочника и небольшое поселение лапландских подорожников мы обнаружили на каменистой гряде конечной морены небольшого ледника, два гнезда сибирского пепельного улита – на разрушенной конечной морене, представлявшей собой неровную обширную россыпь обкатанных камней диаметром 15-30 см. На склонах боковых морен, имевших вид сухих щебнистых бугров, мы находили гнезда морянок и золотистых ржанок, а на их вершинах – гнезда полярных крачек. На конусообразных каменных буграх (камах) отмечено успешное гнездование морянки, золотистой ржанки, сизой чайки. Гнездовые местообитания краснозобого конька, весничк, варакушки и полярной овсянки в пределах ледниковых долин тесно связаны с низинными переувлажненными или даже заболоченными участками. Как правило, это – наиболее широкие части долинок многочисленных речек с мохово-осоковой кочкарней и зарослями низкорослого ивняка (высотой до 0,5 м). Подавляющее большинство гнездящихся лапландских подорожников проникает в ледниковые долины по иным биотопам. Они заселяют преимущественно осоково-моховые кочкарные тундры по подножию пологих склонов сильно разрушенных боковых морен.

Подавляющее большинство равнинных птиц, осваивающих ледниковые долины, не выходят в своем распространении за их пределы. При этом, экологически адаптированные к условиям плакоров в зональной тундре золотистая ржанка, краснозобый конек и лапландский подорожник проникают в горные тундры, лежащие выше ледниковых долин. Во внеледниковых ландшафтах гольцов гнездится 20-35% пар этих видов, что, несомненно, отражает их более широкое участие в формировании современной авифауны гольцов в целом. Возможно, в условиях потепления климата и трансформации тундровых ландшафтов гольцов в благоприятном направлении освоение внеледниковых ландшафтов этими видами будет активно продолжаться.

Таким образом, приведенные выше данные доказывают, что арктоальпийские и альпийские виды птиц, приспособившиеся к жизни в условиях каменистых и скальных местообитаний субарктических гор, почти не связаны (или связаны в меньшей степени) с ледниковыми геоморфологическими структурами. Почти все равнинно-тундровые вселенцы полностью зависят от «нефоновых» нестандартных условий горных вершин. Для них определяющее значение имеют специфические условия местообитаний, генезис которых связан с ледниками. Например, мелкие сортированные грунты являются определяющим фактором для галстучника, мелкая прибрежная мохово-осоковая поросль на заиленном субстрате для кулика-воробья, густые мохово-осоково-разнотравные мелкокочкарные участки – для

краснозобого конька, золотистой ржанки, лапландского подорожника, куртинки невысоких кустарников – для веснички, варакушки, полярной овсянки.

В авифауне горных вершин в современном ее виде четко прослеживается пространственная сегрегация сообществ птиц, формирующихся в условиях гольцовых плакоров с одной стороны, и ледниковых долинах – с другой. Лишь единичные виды и в очень ограниченном числе проникают за пределы основного ландшафта своего распространения.

Выявленная закономерность пространственной дифференциации двух вышеуказанных групп видов полностью согласуется с историей их формирования и различиями в стратегии освоения гольцов. Арктоальпийские и альпийские виды осваивали горные вершины во многом благодаря уже выработавшимся у них специальным адаптациям к экстремальным условиям внешней среды (Кищинский, 1974, 1977 а, б, 1988). Равнинно-тундровые вселенцы, не имея столь глубоких адаптаций, при проникновении в горы использовали традиционные для себя экологические условия, сформировавшиеся на локальных участках перигляциальных ландшафтов, связанных с деятельностью ледников. Вероятно, комплекс видов горных плакоров (альпийские и арктоальпийские виды), освоив межледниковые пространства, вошел в состав гольцовой авифауны еще в период оледенения и может считаться ее более древним элементом. Равнинно-тундровые (и некоторые другие) виды расширили видовое богатство этой авифауны значительно позднее, проникая на вершины гор по участкам былого расположения ледников по мере их интенсивного таяния. Таким образом, особенности экологии видов могут служить своеобразным индикатором последовательности освоения ими гольцов, а, следовательно, и динамики формирования авифауны в целом. Учитывая выявленные закономерности, нет оснований полагать, что в период последнего оледенения в пределах ледниковых долин хотя бы где-нибудь могли сохраняться рефугиумы равнинно-тундровых видов. Их пребывание в составе современной авифауны гольцов следует признать итогом расселения в постледниковую эпоху. Имеющиеся предположения о наличии позднеплейстоценовых рефугиумов в Корякском нагорье также относятся лишь к альпийским, арктоальпийским и, возможно, морским видам, но – не к равнинно-тундровым (Кищинский, 1980).

Анализ закономерностей формирования авифауны перигляциальных ландшафтов гор Азиатской Субарктики мы проводили, опираясь на основные постулаты геозоологических исследований, разработанные Ю.И. Черновым (1971). Это позволило нам сформулировать некоторые общие выводы.

Наибольшую роль в формировании неоднородности авифауны и населения горных вершин Азиатской Субарктики, в прошлом подвергавшимся оледенению, играют геоморфологические структуры ледникового генезиса, механический состав грунтов и гидрологические условия (в частности, дренаж поверхности). Учитывая, что эти факторы в совокупности определяют многие особенности структуры растительного покрова, а мезоклиматические различия в пределах гольцового пояса обусловлены особенностями рельефа, в качестве главного фактора пространственной дифференциации авифауны гольцов следует признать литогенную основу, с которой связаны и гидрологические условия. Литологические условия определяют также основные закономерности пространственной дифференциации фауны

и населения птиц в других регионах с экстремальной внешней средой, например, на арктическом о.Врангеля (Стишов, 1985, 1989) или в песчаных пустынях Средней Азии (Даниленко, Рустамов, 1982). Таким образом, можно предполагать ведущее значение литогенной основы в формировании авифауны и дифференциации населения птиц однородных в зональном (Чернов, 1971) или высотно-поясном (Романов, 2009 г) отношении территорий, находящихся в экстремальных условиях. В пределах этих территорий средообразующая роль растительности снижается и усиливается воздействие на органический мир абиогенных факторов.

3.3. Формирование сообществ птиц в районах образования долинных наледей

Одна из важнейших особенностей ледового режима рек гор Азиатской Субарктики – широкое распространение долинных наледей (Колосов, 1938; Котляков, 1968; Голубчиков, 1996). В условиях суровой и длительной зимы наледи «живут» до 6-8 месяцев, а многие являются многолетними образованиями. Их образование в руслах рек теснейшим образом связано с многолетней мерзлотой. На отмели, где русло промерзает значительно быстрее, в результате резко сокращается сечение речного потока и создается дополнительный напор, приводящий к вытеснению воды через трещины на поверхность льда, где она скоро замерзает (Котляков, 1968). На небольших речках и ручьях часто встречаются наледи смешанного характера, формирование которых сначала происходит за счет поверхностных вод водотока, далее за счет подрусловых грунтовых вод, а к концу зимы и началу весны – за счет талого снега (Пармузин, Карпов, 1994). Существует также гипотеза о том, что питание наледей происходит не за счет вод самой реки, а за счет выхода глубинных подмерзлотных вод из земных горизонтов, расположенных значительно ниже уровня многолетней мерзлоты. Согласно этой гипотезе образование наледей не связано с речными водами, несмотря на то, что они располагаются в речных долинах. Подтверждением теории о питании наледей подмерзлотными водами служит и тот факт, что наледи приурочены к горным районам Азиатской Субарктики с активными современными тектоническими процессами, где характерны разломы земной коры, с которыми, очевидно, и связаны выходы подмерзлотных вод (Толстихин, 1965, 1966). В наледях за зиму накапливается огромное количество воды. Эти естественные хранилища льда летом активно тают и являются немаловажным источником питания рек. Большинство небольших наледей за лето полностью растаивают. При этом, нередко встречаются и обширные многолетние наледи, достигающие 5-10 км в длину, с мощностью ледяного пласта 5-6 м (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Голубчиков, 1996). На таежных реках окрестности наледей заняты открытыми безлесными тундроподобными ландшафтами со специфическими сообществами птиц, закономерности формирования которых в какой-то мере моделируют процесс формирования авифауны перигляциальных областей. Эти закономерности выявлены нами на примере речных наледей, распространенных в нижней части лесного пояса плато Путорана (Романов, 2010 б). Суммарно мы обследовали 36 км^2 наледных полей на 17 реках, в том числе на рр. Амнундакта, Капчуг, Някшингда, Муксун, Дынкенда, некоторых речках, впадающих в оз. Дюпкун Котуйский.

Наледи, имеющие небольшие размеры (до 100 м в длину) или образующиеся в каньонах, не оказывают какого-либо заметного специфического влияния на фауну и население птиц окружающих ландшафтов. В весенне-летний период на месте их разрушения возобновляется сток воды, заполняющей основное русло или веер более мелких проток, разделенных галечными косами. Линейно вдоль водотока с малой плотностью распространены виды, обычные для берегов большинства рек гор Азиатской Субарктики (сибирский пепельный улит, перевозчик, горная и белая трясогузки, серебристая чайка, полярная крачка).

Более крупные наледи образуются на плоских широких участках речных долин вдоль русла или в обширных дельтах и достигают в длину 3-4 км, в ширину – 1-2 км. В районах образования крупных наледей происходит существенная трансформация ландшафта (Фотиев, 1962), оказывающая существенное влияние на формирование специфических сообществ птиц. Параметры многолетней наледи не постоянны во времени. На определенном этапе своего развития она достигает максимальных размеров, и большая ее часть сохраняется весь летний период. Постепенно от года к году происходит сокращение ее размеров и мощности. На каком-то этапе, несмотря на ежегодное образование зимой, она начинает фенологически раньше разрушаться, а затем полностью стаивать за лето, активизируются процессы зарастания и смены сукцессий на освобождающихся ото льда грунтах (Работнов, 1937). Сокращение наледей и интенсивное зарастание наледных полей стало особенно заметно в условиях потепления климата (Материалы отчетов Красноярского краевого и Норильского городского туристических клубов, 1959-2009). У различных наледей эти процессы не синхронны, что позволяет выявить закономерности формирования авифауны наледных полей на более ранних и более поздних стадиях их существования. Нами выявлено 3 этапа формирования сообществ птиц, связанных с многолетним сокращением летних размеров наледей и хронологически соответствующих 3 этапам постепенного зарастания наледных полей (Работнов, 1937).

Формирование сообществ птиц сопряжено с зарастанием наледных полей растительностью. Пути, скорость и характер зарастания в значительной степени определяют темп и характер формирования сообществ птиц (рис. 3).

Там, где после таяния (обычно к 10-20 августа) наледи освобождаются лишь обширные галечники, лишенные всякой растительности, птицы вообще не гнездятся. В поисках корма здесь периодически концентрируются галстучники, несколько реже – белые трясогузки, единично – сибирские пепельные улиты. В целом, приналедные галечники можно считать почти совершенно безжизненным пространством.

Пионерное покрытие песчано-галечных грунтов мхами и травянистыми растениями еще не привлекает птиц на гнездование, особенно в условиях фенологически позднего разрушения наледи. На наледных полях гнездящиеся пары появляются там, где мохово-травяно-кустарничковый покров образует сомкнутые группировки хотя бы небольшими участками с проективным покрытием на них не менее 40-50%. Одними из первых такие места заселяют полярная крачка и галстучник, характерные представители арктического типа фауны, связанные в своем современном распространении в основном с типичной тундрой (гемиарктры). На первых стадиях заселения их численность очень низка, местами они гнездятся единичными парами.

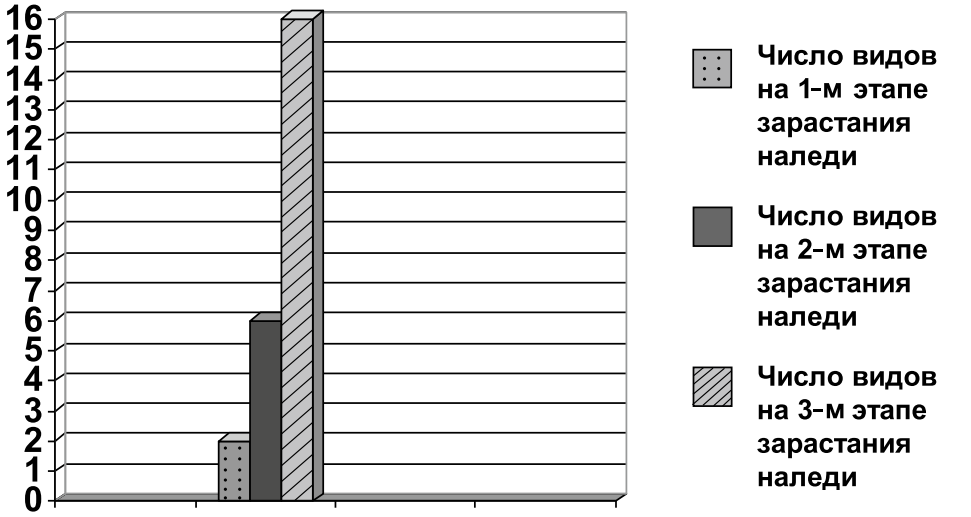


Рис. 3. Увеличение числа гнездящихся видов птиц на наледных полях в процессе их зарастания; по вертикальной оси отмечено число видов

Когда проективное покрытие растительного покрова приближается к 90% и получают широкое распространение обширные поляны низкорослой, но пышной травяно-кустарничковой растительности, на гнездовье появляются сибирский пепельный улит, мородунка, белохвостый песочник, краснозобый конек. Характерно, что на данном этапе сообщество птиц наледных полей формируется вселенцами, представленными в равной пропорции сибирскими бореало-гипоарктами и арктическими гипоарктами.

На более поздних этапах развития наледных полей на них уже сформирован довольно мощный слой торфа. Дальнейшее зарастание идет с повсеместно активным участием ерника на сухопутных участках, низкого ивняка вдоль галечников по берегам проток, а также ольховника по периферии наледного поля вдоль границы коренного берега. С развитием разноярусности появляются фифи, средний кроншнеп, желтоголовая трясогузка, весничка, варакушка, черноголовый чекан, полярная овсянка, овсянка-крошка. Многочисленные ниши в торфяных обрывчиках и под слоем свисающей у берегов проток дернины позволяют гнездиться белой трясогузке и обыкновенной каменке. Как видно, последнее и существенное расширение видового разнообразия сообществ птиц наледных полей происходит за счет видов образующих более пеструю группу с точки зрения типов фаун и географо-генетических групп.

В процессе зарастания наледных полей формируется необычный в пределах лесного пояса «тундроподобный ландшафт», где 16 гнездящихся видов формируют весьма специфичное сообщество (табл. 4).

Приблизительно в равной пропорции его слагают представители отрядов ржанкообразных (7 видов – 44%) и воробьинообразных (9 видов – 56%). Виды арктического типа фауны (n=4) составляют в сообществах наледных полей – 25%, сибирского (n=7) – 44%, широкораспространенные (n=5) – 31%.

Таблица 4. Население птиц «тундроподобных ландшафтов» в районах образования речных наледей (гнездовой период)

Виды	Плотность населения	
	(ос/км^2)	Доля участия (%)
Галстучник	13,0	19,1
Фифи	0,7	1,0
Сибирский пепельный улит	5,0	7,2
Мородунка	5,0	7,2
Белохвостый песочник	8,0	11,6
Средний кроншнеп	0,5	0,7
Полярная крачка	6,0	8,7
Краснозобый конек	3,0	4,3
Желтоголовая трясогузка	3,4	4,9
Белая трясогузка	5,0	7,2
Пеночка-весничка	4,7	6,8
Черноголовый чекан	2,8	4,0
Обыкновенная каменка	3,7	5,4
Варакушка	4,2	6,1
Полярная овсянка	2,0	2,9
Овсянка-крошка	2,0	2,9
Итого	**69**	**100**

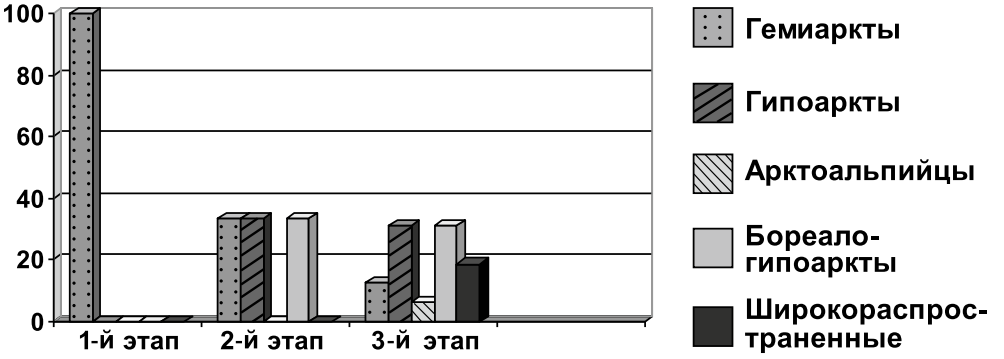


Рис. 4. Изменение соотношения видов различных типов фаун на 3-х этапах зарастания наледных полей; по вертикальной оси отмечены %

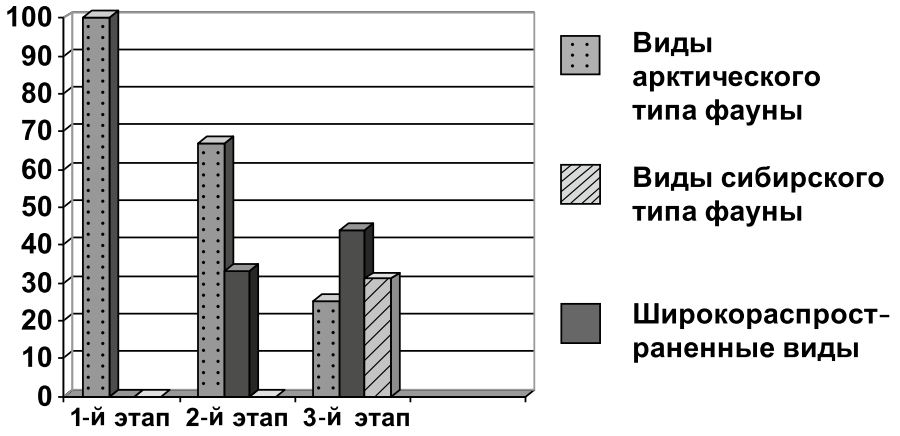


Рис. 5. Изменение соотношения видов различных географо-генетических групп на 3-х этапах зарастания наледных полей; по вертикальной оси отмечены %

С точки зрения различных географо-генетических групп эти сообщества более разнообразны. В их состав входят гемиарктические виды — 2 (12%), гипоарктические — 5 (31%), бореально-гипоарктические — 5 (31%), широкораспространенные — 3 (20%), арктоальпийские — 1 (6%) виды. Очевидно, что структура сообществ птиц наледных полей имеет определенное сходство со структурой сообществ тундровой зоны (Успенский, 1969; Лаппо, 1996).

Но особенно показательны изменения в соотношении таксономических групп, типов фаун и географо-генетических групп в процессе формирования сообществ птиц по мере зарастания наледных полей (рис. 4, 5).

На первом этапе зарастания наледных полей, когда экологические условия еще очень однообразны и суровы, среди первых вселенцев – только виды арктического типа фауны и гемиарктической географо-генетической группы. То есть, виды, во всех отношениях связанные с наиболее экологически экстремальными высокоширотными областями. Первые вселенцы успешно гнездятся в открытом грунте. Но определенная зависимость от степени зарастания наледных полей все же существует. Это объясняется тем, что поля состоят, как правило, из достаточно крупной гальки, и возможность формировать гнездовые лунки первые вселенцы получают лишь при образовании моховой дернины между камнями.

На втором этапе зарастания образование почти сплошного растительного покрова позволяет войти в сообщества наледных полей еще четырем видам. Для всех, кроме мородунки, – это основной фактор, позволяющий осваивать данные аналоги перигляциальных ландшафтов. Мородунка может гнездиться и в открытом грунте: известны случаи находок гнезд на прибрежных песчаных косах, лишенных всякой растительности (Романов, 2006 б). Вселенцы второго этапа представлены видами не только арктического, но и сибирского типа фауны, а также – более южными географо-генетическими группами (гипоарктами

и бореало-гипоарктами). То есть видами, связанными с экологически менее экстремальными ландшафтами.

На третьем этапе зарастания образование принципиально нового субстрата (дернины или торфа), появление кустарников и развитие ярусности позволяет войти в состав сообществ наледных полей 10 новым видам. Их появление становится возможным благодаря существенному расширению спектра экологических условий. Вселенцы третьего этапа представлены только видами сибирского типа фауны и широкораспространенными видами, а также – 4-мя географо-генетическими группами (гипоарктами, бореало-гипоарктами, арктоальпийцами, широкораспространенными).

Важно, что наледные поля на пионерном этапе зарастания осваиваются только ржанкообразными (100%), на втором этапе – преимущественно ржанкообразными (75%) и лишь на третьем этапе – преимущественно воробьинообразными (80%).

Обязательное условие гнездования птиц на наледных полях – наличие более или менее сплошного и достаточно густого растительного покрова. Птицы не заселяют участки лишенные растительности, поскольку здесь нет мест для формирования гнездовых лунок и укрытий для гнезд, да и вытаивают они из-подо льда слишком поздно. Птицы гнездятся за пределами незаросших участков, иногда вдоль окраин наледей, на лесных опушках. Например, мы находили гнезда бурых дроздов (n=4) в ольховнике коренного берега, на расстоянии 1,5-2,5 м от тела мощной наледи. Поливидовые сообщества птиц начинают формироваться в районах зимнего образования мощных наледей только в процессе приобретения этими обширными участками южно-тундрового облика. Птицы, гнездящиеся в этих местообитаниях, – те же характерные представители региональной авифауны. В нашем примере – авифауны плато Путорана. Экологические особенности тех или иных биотопов наледных полей определяют своеобразное сочетание вобранных видов птиц. В основном, это – околоводные северные виды и широкораспространенные виды, связанные с азональными зарослями кустарников и берегами водоемов.

Территориальные пары полярной крачки, галстучника, белохвостого песочника, среднего кроншнепа и краснозобого конька гнездятся во внутренних частях тундроподобных местообитаний, как в непосредственной близости от главного русла или второстепенных проток, так и на удалении от них. Близость или удаленность гнездовых местообитаний от коренных берегов в целом для этих видов, видимо, не имеет большого значения. Во внутренних частях наледных полей гнездится 5 видов, что составляет ровно третью часть от всего комплекса гнездящихся видов. Полярная крачка и галстучник предпочитают открытые участки примятой моховой дернины или небольшие поляны из уплотненного песка и гальки, фрагментарно покрытые тонким слоем мха. Более сухих вариантов мохово-кустарничковых или ерниковых участков придерживаются средний кроншнеп и краснозобый конек, а более влажных, с вкраплением небольших осоковых лужиц и ручейков – белохвостый песочник. Территориальные пары остальных видов (n=11, 2/3 всего видового состава), по нашим наблюдениям, тяготеют к периферии наледных полей, сопредельных с лесными опушками на коренных берегах. Здесь богаче растительный покров, в частности, выше и гуще заросли ивняка и ерника, появляются кусты ольховника, луговое разнотравье, заросли осоки. Разнообразные экологические усло-

вия окраин наледных полей позволяют гнездиться видам воробьинообразных, связанным в своем распространении с лесными опушками и зарослями кустарников (весничка, варакушка, полярная овсянка), предпочитающим открытые луговые, закустаренные пространства (желтоголовая трясогузка, черноголовый чекан), разреженные осветленные леса или редколесья (овсянка-крошка), а также видам, связанным в период гнездования с прибрежными биотопами (белая трясогузка, обыкновенная каменка). Кулики (сибирский пепельный улит, мородунка, фифи), населяющие окраины наледных полей, в какой-то мере также связаны с указанными местообитаниями.

Обилие гнездящихся птиц на обширных тундроподобных участках в районах зимнего образования мощных наледей невелико – 69 ос/км^2 (табл. 4). Доминирует один вид – галстучник. Основных содоминантов 5 видов – белохвостый песочник, полярная крачка, сибирский пепельный улит, мородунка, белая трясогузка. Суммарная плотность населения максимальна на периферии наледных полей, минимальна – в срединной их части.

Экологические связи птиц с ландшафтами наледных полей не ограничиваются только гнездованием ряда видов. Многие виды, в том числе и гнездящиеся, появляются на них во время сезонных миграций (гуменник, пискулька, золотистая ржанка, американский конек), вождения выводков (сибирский пепельный улит, фифи, белая куропатка), послегнездовых кочевок (белые и горные трясогузки, сибирский жулан, варакушка, полярная овсянка). Некоторые охотно используют наледные поля как кормовые биотопы (гуменник, орлан-белохвост, перевозчик, серебристая чайка, рябинник, белобровик, бурый дрозд).

В случаях, когда наледь разрушается поздно (к концу июля – началу августа), основная часть ее наледного поля используется птицами только как кормовой биотоп. Для некоторых видов, например сибирских пепельных улитов, пространства таких «поздних» наледей являются характерными местообитаниями выводков (Кречмар, 1966; Романов, 2008 б). Здесь они предпочитают широкие участки речных русел, ветвящихся боковыми второстепенными руслами с широкими плоскими безлесными берегами, где мозаично чередуются галечные, песчаные и илистые участки, фрагментарно задернованные и покрытые мхом, осокой, луговым разнотравьем, кустами ивняка. Местами эти участки переувлажнены или заболочены. Благодаря постепенному оттаиванию наледи, на освобождающейся территории постоянно поддерживается полноводность мелких ручейков, обилие лужиц, высокая влажность грунта. Это в свою очередь поддерживает в районе наледи обилие беспозвоночных, которые служат кормом куликам. На других участках речных русел и устьев, где уровень воды летом обычно резко понижается, а берега обсыхают, поиски корма для сибирских пепельных улитов становятся не столь продуктивными. Интересно, что ареал сибирского пепельного улита полностью лежит в пределах обширной части Северной Азии, где процессы наледообразования достигают максимального распространения и интенсивности (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996).

Процесс формирования сообществ птиц на наледных полях, в определенной мере, демонстрирует общие закономерности экологического пути освоения птицами перигляциальных пространств – то есть участков суши, освобождающихся от ледовых образований или находящихся в непосредственной близости от их границ.

3.4. Гидрологические факторы, определяющие формирование авифауны

Из гидрологических факторов, определяющих закономерности формирования фауны и населения птиц ГАС, наиболее существенны 4 из них: сроки вскрытия водоемов, динамика уровня воды, степень развития и характер гидросети, охлаждающий эффект крупных водоемов.

Сроки вскрытия водоемов и продолжительность низкого уровня воды в ранневесенний период лимитируют в горах Азиатской Субарктики время пролета водных и околоводных птиц. К появлению первых из них (15-20 мая), например на плато Путорана, снежный покров обычно находится в полноценном зимнем состоянии, а единичные небольшие промоины в руслах и устьях рек только начинают образовываться. В это время, когда еще на плато Путорана обычны отрицательные температуры, на локальных полыньях в устьях рек и узких разводьях у берегов озер появляются первые малые лебеди и лебеди-кликуны, гуменники, пискульки, серебристые чайки. Спустя несколько дней, после того, как начинают вскрываться путоранские реки и оттаивать первые береговые отмели (1-7 июня), появляются гагары, стаи уток и куликов. Пока участков акваторий, освободившихся ото льда немного и они невелики по площади, все прилетающие птицы образуют крупные скопления в излучинах и устьях горных рек, где много доступного корма. Такие скопления насчитывают до 1500-2000 особей и объединяют гуменников, чирков-свистунков, свиязей, шилохвостей, морянок, синьг, галстучников, куликов-воробьев, белохвостых песочников, чернозобиков, плосконосых плавунчиков. Массовое появление уток на водоемах Путорана всегда сопряжено с появлением значительных по площади свободных ото льда поверхностей воды. А основная масса куликов появляется, как только протаивает верхний слой обширных участков прибрежных илистых отмелей и грязей. Пока не наступил пик таяния снега в горах и уровень воды в водоемах невысок, мигранты имеют возможность в течение нескольких дней кормиться на вытаявших из-подо льда открытых участках илистых отмелей и мелководий, прибрежных пойменных осоковниках, задернованных песчаных берегах. Завершение активного весеннего пролета на плато Путорана всегда связано с резким подъемом уровня воды (9-12 июня) в реках и озерах приблизительно на 2-3 метра, в процессе которого кормовые местообитания мигрантов на береговых отмелях и мелководьях оказываются полностью затоплены (Романов, 1996, 2003 б, 2005 б, 2006 г). Русла некоторых рек гор Азиатской Субарктики в условиях сухого континентального климата, за зиму полностью иссушенные, заполняются водой лишь после начала интенсивного таяния снега в горах (Голубчиков, 1996). Это характерно, например, для таких крупных рек на востоке Путорана, как Котуй и Хибарба. Поздний и очень бурный подъем уровня воды делает подобные водотоки абсолютно недоступными для водных и околоводных птиц во время весеннего пролета, что в немалой степени определяет географию миграционных путей в пределах обширной горной страны на севере Средней Сибири (Романов, 2005 б, 2006 а, 2007 а). Выявленную закономерность подтверждают следующие данные (рис. 6). На сухой восточной окраине Путорана уровень воды в реках в период весеннего пролета составляет всего 10% от уровня летнего максимума, поэтому скоплений мигрантов практически не наблюдается. В более влажных центральных

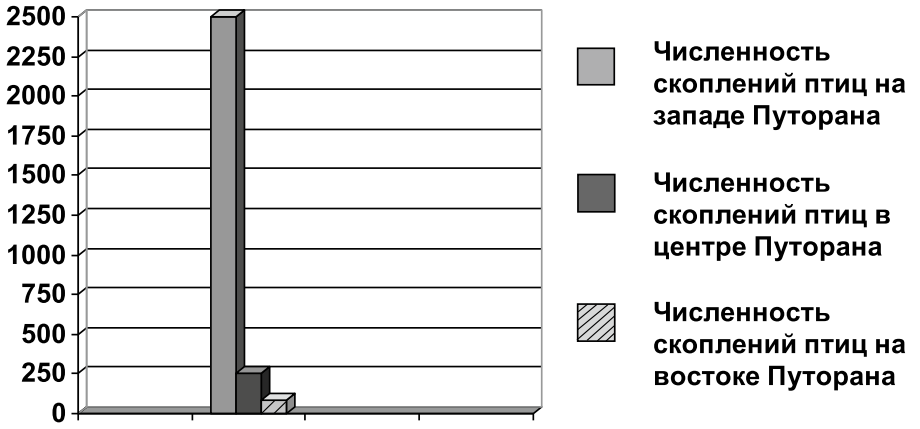


Рис. 6. Сокращение в восточном направлении числа особей в миграционных скоплениях птиц, сопряженное с уменьшением полноводности рек; по вертикальной оси отмечено число особей

районах Путорана уровень воды в реках в период весеннего пролета приближается к 50% от уровня летнего максимума. Здесь местами весной встречаются достаточно обводненные кормные участки, на которых образуются скопления мигрантов, насчитывающие до 200-240 особей (Романов, 1996). На влажной западной окраине Путорана (в наибольшей степени испытывающей влияние западного воздушного переноса) уровень воды в реках в период весеннего пролета обычно не бывает менее 80% от уровня летнего максимума. На полноводных реках запада Путорана много участков, на которых весной образуются крупные скопления мигрантов, насчитывающие до 2500-3000 особей (Кречмар, 1968; Романов, 2005 б, 2006 а, г).

Динамика уровня воды также исключительно важна в гнездовой период. От уровня воды на горных водоемах зависит характер устройства гнезд, начало откладки яиц и успех размножения многих околоводных видов птиц, например галстучника (Морозов, 1984; Романов, 1996, Романов и др., 2007). На крупных путоранских озерах галстучники начинают гнездиться только после того, как уровень весеннего подъема воды достигает максимума. Выявленные закономерности прослеживаются на графиках (рис. 7, 8).

На оз. Някшингда в 1991 г. подъем воды прекратился 18 июня, на оз. Агата Верхняя в 2003 г. – 15 июня. Откладка яиц у галстучника начинается после прекращения подъема уровня воды в озерах, в период его стабилизации и дальнейшего плавного снижения. Активное формирование гнездовых лунок и начало откладки первого яйца у наиболее рано гнездящихся пар иногда довольно точно совпадает с днем максимального уровня воды. При этом, чем раньше пара начинает гнездование, тем выше место для гнезда она выбирает. Пары, приступающие к гнездованию позднее остальных, устраивают свои гнезда на самых низких участках берега. Возможно, это объясняется тем, что пары, приступающие к гнездованию раньше, как бы на самом последнем этапе подъема воды, «перестраховываются», занимая самые высокие участки берегов. Птицы, гнездящиеся позднее, имеют возможность «убе-

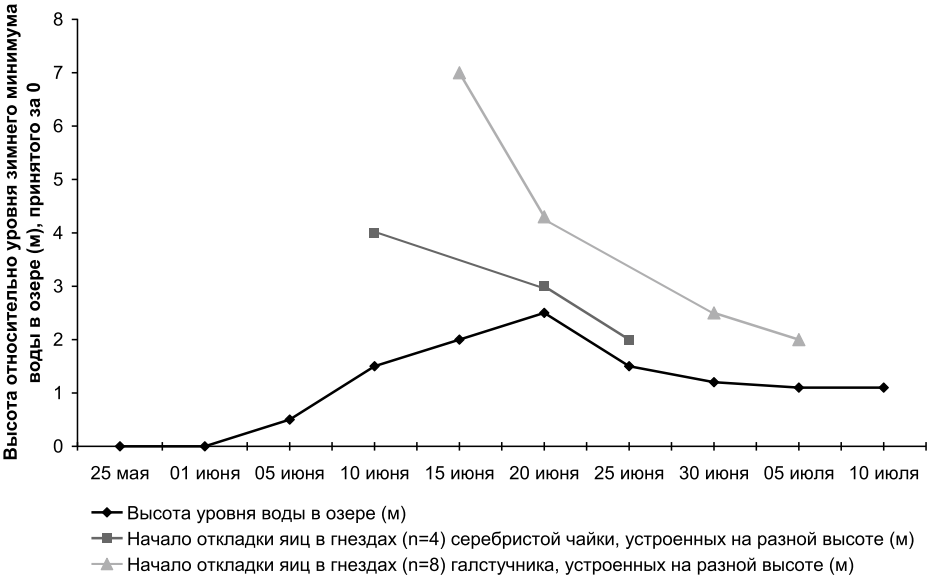


Рис. 7. Сроки откладки яиц в гнездах, устроенных на разной высоте (оз.Някшингда, 1991 г.)

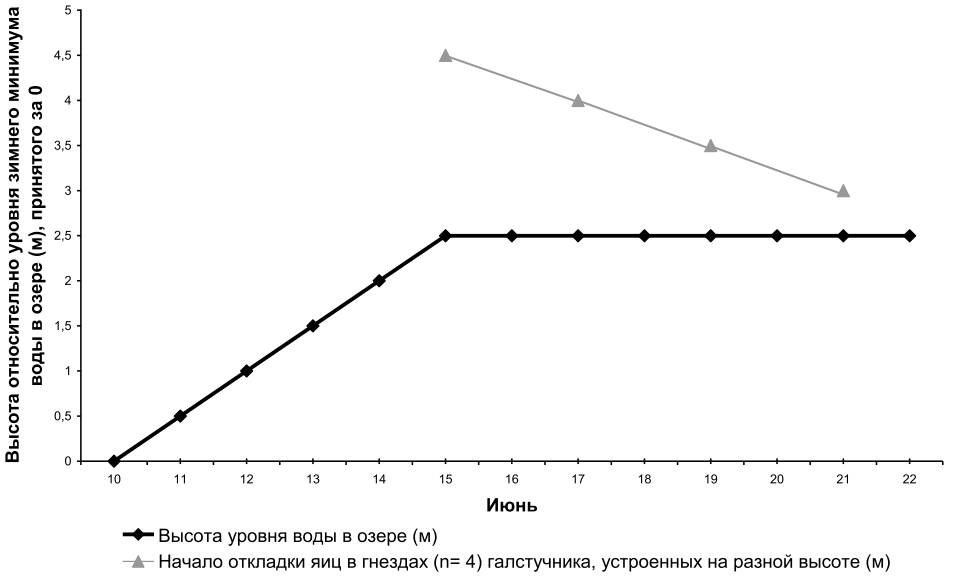


Рис. 8. Сроки откладки яиц в гнездах, устроенных на разной высоте (оз.Агата Верхняя, 2003 г.)

диться» в стабильности или падении уровня воды, и затем устраивать свои гнезда на более низких берегах, в том числе и на песчаных пляжах, обсохших после ухода паводковой воды.

Абсолютную независимость от уровня воды получают лишь пары, занимающие гнездовые участки на вершинах очень высоких берегов или островов, которые никогда не затапливаются. Подходящих местообитаний с таким положением немного, но они охотно заселяются галстучником (Кречмар, 1966; Романов, 1996, 2006 б, в; Романов и др., 2007). В таких гарантированно недоступных для воды гнездах откладка яиц может начаться и раньше окончания весеннего половодья. Например, в 1991 г. на оз. Някшингда вода прибывала до 18 июня, а в гнезде на вершине берегового мыса на высоте 5 м кладка началась 14-15 июня; в 2006 г. на оз. Дюпкун Курейский вода прибывала до 29 июня, а в гнезде на плоской поверхности высокого песчаного берега на высоте 7 м кладка началась 25-26 июня.

Динамика уровня воды в водоемах определяет также высоту устройства гнезд и сроки начала гнездования у серебристых чаек (рис. 7). Например, в небольшой колонии, устроенной в 1991 г. на островке одного из путоранских озер, лишь 1 пара загнездилась в разгар весеннего подъема воды – 10 июня (Романов, 1996). При этом, она заняла самое высокое и, следовательно, безопасное, с точки зрения возможности затопления, место. Вторая пара, загнездившаяся позднее (20 июня), во время стабилизации уровня воды, разместила свое гнездо значительно ниже. Следующие две пары, устроившие гнезда в самой нижней части берегового склона островка, смогли приступить к гнездованию в еще более поздние сроки (25 июня), лишь когда песчаный береговой склон обсох после ухода паводковой воды.

Поздняя и затяжная весна и обильные дожди в начале лета способствуют поддержанию очень высокого уровня воды в реках гор Азиатской Субарктики. Отрицательное влияние паводков на размножение околоводных птиц очевидно. Например, на р. Аян (плато Путорана) летом 1989 г. в результате аномально высокого и длительного паводка, затянувшегося до конца июля, оказались затопленными прирусловые и даже пойменные участки: заросли ивняков и ольховников, илистые и песчаные отмели, хвощовые и разнотравно-злаковые луговины, галечники. В результате затопления многих островов и кос в русле р. Аян полярные крачки и галстучники лишились в 1989 г. доступа к своим и без того немногочисленным потенциальным гнездовым биотопам, а кладки многих пар перевозчиков и белых трясогузок, загнездившихся в прирусловой полосе, оказались смытыми водой (Романов, 1996). Не столь длительные, но не менее мощные паводки стали причиной гибели кладок белых трясогузок, перевозчиков и полярных крачек на р.Курейка в 2006 г., на р.Котуй в 2007 г. Подобные паводки не являются редкостью в ГАС (Пармузин, 1959 а, 1964; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Голубчиков, 1996) и, следовательно, в значительной мере определяют успех размножения, а, соответственно, лимитируют численность околоводных птиц, гнездящихся на земле.

Примером зависимости распространения от особенностей гидросети могут служить краснозобая и чернозобая гагары. В условиях плато Путорана наиболее многочисленна встречающаяся во всех районах плато чернозобая гагара. Краснозобая гагара крайне редка (а в некоторые годы, видимо, полностью отсутствует) в центральных и восточных частях плато Путорана и обычна – в западных и юго-западных. Связано это, вероятно, с тем, что при выборе мест для устройства

гнезд краснозобые гагары ориентируются, главным образом, на мелкие водоемы (Кречмар, 1966; Романов, 1996), которые почти вовсе не встречаются в центре и на востоке Путорана, тогда как на западе в силу геоморфологических и климатических особенностей местности они весьма обычны. Чернозобая гагара, в противоположность краснозобой, использует в качестве гнездового биотопа крупные и средние водоемы (Кречмар, 1966), которые распространены по всей территории плато, что, в свою очередь, и позволило ей повсеместно расселиться в пределах Путорана.

Выявлено также, что существенные качественные и количественные различия гидросети центральных и западных районов плато Путорана (лежащих на одной широте) в значительной мере определяют неоднородность гнездовой фауны гусеобразных этих районов. Видовой состав гусеобразных значительно обеднен во внутренних, в целом более горных, частях плато Путорана, где гнездятся всего 4 вида: чирок-свистунок, морянка, длинноносый крохаль и, вероятно, большой крохаль. Бедность фауны гусеобразных центрального сектора плато связана, на наш взгляд, с весьма локальным распространением мест, пригодных для гнездования этих птиц, а также с ограниченностью кормовой базы. Гидросеть внутренних частей Путорана спроецирована на систему узких тектонических каньонов среди мощных горных массивов. Даже самые крупные элементы этой гидросети (оз. Аян; длина 60 км, ширина 1-3 км) не представляют благоприятных условий для водных и околоводных птиц. Отрицательные особенности этих водоемов: очень большие глубины при почти полном отсутствии прибрежных мелководий; прямолинейность, узость и невыраженность береговой полосы (шириной от 1 до 3 м), зажатой между крутым береговым склоном и урезом воды и представляющей завалы из базальтовых глыб и реже пляжи из грубообломочного материала; поздние сроки разрушения льда; наконец, типичная олиготрофность озер. На западе Путорана прямые или косвенные доказательства гнездования были получены для гораздо большего числа видов (n=19). Среди них — лебедь-кликун, белолобый гусь, пискулька, гуменник, клоктун, чирок-свистунок, свиязь, шилохвость, широконоска, морская, хохлатая и красноголовая чернети, морянка, обыкновенный гоголь, синьга, обыкновенный турпан, луток, длинноносый и большой крохали. Формирование столь разнообразной фауны гусеобразных на западе Путорана связано с рядом особенностей местной гидросети, обуславливающих более благоприятные условия существования водных и околоводных видов птиц, в частности, обилием кормных озерных мезотрофных систем, предоставляющих одновременно широкий спектр экологических условий для размножения самых различных видов. Птиц привлекают многочисленные реки и озера, лежащие в очень широких, сильно разрушенных горных долинах запада Путорана. Положительные отличительные особенности этих водоемов: более ранние сроки освобождения ото льда; извилистость береговой линии, изобилующей небольшими бухточками и мысами; относительно широкая береговая полоса, представляющая собой на значительном протяжении песчаные и галечные пляжи, часто заиленные или даже задернованные и, как правило, фрагментарно заросшие осокой, разнотравьем, низкорослыми ивняками; наличие во многих прибрежных районах озер мелководий, а в некоторых — островов; наконец, богатая кормовая база.

Внутрирегиональные отличия в фауне гусеобразных, связанные с пространственной неоднородностью местной гидросети, отмечены А.А. Кищинским (1980)

в Колымском нагорье. Большинство различных видов гусеобразных придерживается узкой предгорной равнины, простирающейся между отрогами Колымского нагорья и Охотским морем. Внутрь самой горной страны проникают немногие виды, и – в очень небольшом количестве.

Благодаря охлаждающему влиянию морей северной части Тихого океана, имеющих «полярный» гидрологический режим, ареалы многих видов птиц, зонально ориентированные в Азиатской Субарктике по широте, в горных районах ее северо-восточной части характерной ступенью «опускаются» на юг в меридиональном направлении. Для многих из них пределы распространения на Корякском и Колымском нагорьях – одни из самых южных в их ареалах. Общее число северных тундровых видов птиц, проникающих до южных окраин Колымского нагорья, невелико. Тем не менее, именно по узкой прибрежной полосе некоторые элементы арктической фауны проникают на юг до 59° с.ш., до Тауйской губы и залива Бабушкина. Узкая полоса североохотской прибрежной лесотундры служит путем проникновения далеко к юго-западу таких северных видов, как белоклювая гагара, морянка, зимняк, чернозобик, белохвостый песочник, круглоносый плавунчик, лапландский подорожник, краснозобый конек (Кищинский, 1968). Таким образом, формируются «инверсионные» гипоарктические сообщества птиц в пределах бореальной зоны умеренных широт. Этот феномен – характерная зоогеографическая особенность северо-востока Азии (Кищинский, 1988; Лобков, 2003) и Колымского нагорья, в частности (Кищинский, 1968, 1988). Он представляет собой одно из проявлений известной широтной «инверсии» природных зон, вызванной своеобразным сочетанием климатических условий, сформированных под влиянием холодных морей и орографических барьеров на северо-тихоокеанском побережье (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Раковская, Давыдова, 2001). Широтная «инверсия» выражается в том, что границы природных зон здесь резко отклоняются к югу и, повторяя в общих чертах ориентацию береговой линии, приобретают меридиональное направление. Становится понятным, почему авифауна своеобразной притихоокеанской лесотундры (Кищинский, 1988), сформировавшейся в условиях низких летних температур, высокой влажности и близости моря, имеет заметный арктический облик.

В горах Азиатской Субарктики широкое распространение получило также явление охлаждающего эффекта крупных внутренних водоемов на формирование авифауны. Наиболее полно закономерности этого явления были выявлены нами на плато Путорана, где насчитывается более 25000 озер. Озера – один из главных ландшафтообразующих компонентов этой горной страны (Пармузин, 1959 а, 1964). Они занимают около 10% площади плато. Хотя на окружающих плато равнинах площадь, занимаемая мелководными озерами, достигает 30 и даже 60%, объем воды в них значительно меньше. В мире нет другой столь возвышенной провинции, которая могла бы сравниться по количеству и глубине озер с Путоранской. Здесь только очень крупных озер с площадью зеркала от 135 до 560 км^2 – 8; от 51 до 100 км^2 – 10; от 21 до 50 км^2 – 12; от 6,1 до 20 км^2 – 16; от 1,1 до 6 км^2 – 56; от 0,2 до 1 км^2 – 9415, а озер с площадью менее 0,2 км^2 – более 9000. Нигде в мире на относительно ограниченной площади нет такого количества длинных (50-150 км) и глубоких (50-420 м) озер, как на плато Путорана, особенно в западной его части (Пармузин, 1964). Наряду с огромным количеством малых озер, что характерно для

Субарктики вообще, здесь сосредоточено значительное число самых глубоких и длинных озер Сибири, если не считать Байкала и Телецкого озера. Вместе взятые, Путоранские озера образуют второй по объему поверхностный резервуар пресной воды в России после Байкала. Среди всех субарктических провинций Евразии плато Путорана выделено в самостоятельную озерную провинцию, занимающую первое место по объему водной массы (Пармузин, 1975, 1976, 1981). Ледостав на путоранских озерах продолжается с октября по июль. Весь вегетационный период озерная вода имеет температуру значительно более низкую, чем воздух, и в совокупности с постоянными ветрами оказывает сильнейшее охлаждающее влияние на растительность прибрежных пространств (приозерий) на расстоянии до 1-1,5 км (Водопьянова, 1976 а, б, в). В приозерьях получают широкое распространение открытые тундроподобные ландшафты. Наиболее обширные их участки сосредоточены в лесном поясе западных и южных районов Путорана (Водопьянова, 1976 в). Эти участки, как правило, расположены на примыкающих к крупным озерам обширных низинах или водоразделах мелких речек. Они представляют собой переувлажненные открытые пространства или болота, по своему облику напоминающие южнотундровые или лесотундровые ландшафты. Растительный покров болот состоит из мхов, лишайников, осок, карликовой березки, багульника; местами встречаются отдельные чахлые лиственницы. В некоторых местах расположены заросли низкорослых полярных ив, которые, как правило, густо покрывают берега мелких озер и ручейков, повсеместно разбросанных по бугристым торфяникам. Почти всегда развит кочкарник. Закономерности формирования авифауны подобных гипновых или сфагновых болот приозерий, более или менее значимые по площади, были исследованы нами в котловинах крупнейших (60-120 км длиной) путоранских озер: Аян, Кутарамакан, Хантайское, Кета, Северное, Някшингда, Виви, Харпича.

Сильный охлаждающий эффект и отсутствие развитой древесно-кустарниковой растительности приводит к довольно низкому разнообразию биоты приозерий, в частности, бедности видового состава гнездовой авифауны (27 видов) и низким суммарным показателям обилия птиц (50-170 ос/км^2). При этом, сообщества птиц, формирующиеся в специфичных экологических условиях приозерий, в целом имеют хорошо выраженный гипоарктический облик (Романов, 1996). Благодаря ландшафтному и физиономическому сходству приозерий с тундровыми и лесотундровыми местообитаниями, «очаги» гипоарктической авифауны формируются в пределах северной тайги, что значительно южнее областей ее господства. К специфическим видам авифауны приозерий, очень редко встречающихся в других местообитаниях лесного пояса, следует отнести гипоарктов – щеголя, белохвостого песочника, среднего кроншнепа, краснозобого конька, полярную овсянку, гемиарктов – морянку и малого веретенника, бореало-гипоарктов – золотистую ржанку, мородунку, турухтана, гаршнепа, желтоголовую трясогузку.

Типичными обитателями описанных выше ландшафтов являются средний кроншнеп, желтая и желтоголовая трясогузки. Вероятно, эти виды находят в данных местообитаниях в пределах плато Путорана свой экологический оптимум. Оба вида трясогузок достигают в этих биотопах одних из самых высоких показателей своей локальной численности (40 и 160 ос/км^2 соответственно), а средний кроншнеп, обилие которого здесь достигает 6 ос/км^2, очень редко встречается за

их пределами (Романов, 1996). Заросли кустарников и куртинки чахлых лиственниц среди болот населяют весничка, таловка, черноголовый чекан, варакушка, обыкновенная чечевица, полярная овсянка, овсянка-крошка. Достаточно обычны на болотах краснозобая и чернозобая гагары, чирок-свистунок, синьга, морянка, фифи, белохвостый песочник, бекас и азиатский бекас, полярная крачка. В местах с зарослями ивняка и ольховника изредка встречается белая куропатка, а на торфяных обрывчиках – обыкновенная каменка. На открытых болотистых участках периодически охотятся полевой лунь, зимняк, дербник, болотная сова. По данным А.В. Кречмара (1966), на болотах приозерий в районе крупных Норильских озер также встречаются золотистая ржанка, щеголь, турухтан, краснозобый конек и, как редкость, гаршнеп и малый веретенник. На болотах в окрестностях оз. Виви на юге плато Путорана возможно гнездование черного журавля (Рогачева, 1988). Мы полностью согласны с точкой зрения Э.В. Рогачевой (1988), что эта информация требует проверки. При этом, гигантские размеры и внешний облик «классической восточносибирской мари» одного из болот у места впадения р. Корито в оз. Виви, которое мы, к сожалению, не смогли обследовать, но осмотрели с вершины плато, не оставляют у нас сомнений в возможности подобных явлений. Видимо, не исключено гнездование в этих районах также серого журавля. Уместно напомнить, что одиночную особь этого вида наблюдали в 1991 г. поблизости от тех мест на оз. Някшингда (Романов, 1996).

Охлаждающий эффект крупных водоемов, обуславливающий локальное формирование сообществ птиц более северных типов, известно также и в Арктике. Например, оз. Таймыр – самое крупное в тундровой зоне России (площадь – 4560 км^2). Оно покрыто льдом около 10 месяцев в году, что оказывает сильный охлаждающий эффект (Грезе, 1957). У его северных берегов сформировался очаг эоарктической фауны. Там в небольшом количестве гнездятся птицы, характерные для арктического побережья Таймырского полуострова: черная казарка, сибирская гага, морской песочник, исландский песочник, песчанка (Лаппо, 1996). Предполагается, что такой очаг эоарктической авифауны образовался благодаря ландшафтному и физиономическому сходству берегов оз. Таймыр с морскими побережьями Северного Ледовитого океана – обычными местообитаниями этих видов.

Глава 4. Общие закономерности высотно-ландшафтной дифференциации авифауны гор Азиатской Субарктики

4.1. Структура гольцовой авифауны гор Азиатской Субарктики

Количество видов, формирующих авифауну гольцового пояса различных ГАС, неодинаково. Видовое разнообразие наиболее богатой (n=52) гольцовой авифауны Полярного и Приполярного Урала в три раза превышает самую бедную (n=18) гольцовую авифауну Анабарского плато (табл. 5). По относительно высокому видовому богатству к уральской гольцовой авифауне достаточно близки аналогичные авифауны гор Якутии (n=43) и плато Путорана (n=40). Кроме Анабара, бедностью видового состава гольцовой авифауны отличаются Колымское (n=19) и Корякское (n=21) нагорья. Представленность видового состава гольцовой авифауны ГАС в каждом рассматриваемом регионе находится в прямой зависимости от уровня видового разнообразия местной гольцовой авифауны. В наиболее богатых видами уральских, путоранских и якутских гольцах представлено не менее половины гольцовой авифауны всей цепи ГАС, в более бедных анабарских, колымских и корякских гольцах – не более 22-26%.

Таблица 5. Число видов в авифаунах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Показатели	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	**Суммарное число гнездящихся и вероятно гнездящихся видов**	52 48 / 20	40	18	43	19	21
2	**Представленность гнездящихся в каждом регионе видов от общего числа гнездящихся в ГАС (в %)**	64 58 / 24	49	22	52	23	26

Примечание: общий показатель для Полярного и Приполярного Урала – верхняя цифра; раздельные показатели приведены ниже (слева от черты – для Полярного Урала, справа – для Приполярного Урала).

К ключевым экологическим факторам, регионально специфичное сочетание которых определяет закономерности формирования видового богатства (равно как и других ее параметров) современной гольцовой авифауны ГАС, мы относим следующие. Во-первых, степень контакта или изоляции гольцов каждой горной

страны Азиатской Субарктики от пояса гор Южной Сибири и Центральной Азии. Во-вторых, пространственная близость горных и равнинных тундр, а также – протяженность области их соприкосновения. В-третьих, региональная специфика современных экологических условий гольцовых ландшафтов, позволяющая или наоборот исключающая возможность проникновения туда горных или равнинно-тундровых видов. Сам по себе один и тот же фактор в различных горах Азиатской Субарктики может иметь как определяющее значение, так и почти никак не проявлять себя. Например, непосредственная близость горных и равнинных тундр имеет совершенно различный эффект на Полярном Урале и на Анабарском плато. В этой ситуации правомерно предположить, что лишь совокупность всех взаимообуславливающих факторов, приобретающая в разных частях горной Субарактики свои специфические особенности, определяет различия количественных и качественных характеристик региональных гольцовых авифаун. Кроме различий в видовом разнообразии, это влечет также пространственные изменения в таксономической структуре, соотношениях различных типов фаун и географо-генетических групп (табл. 6, 7, 8, 9, 10, 11).

Соотношение таксономических групп, слагающих основу авифауны гольцов, в целом сохраняется на всем протяжении цепи ГАС от Урала до Корякского нагорья. Повсеместно наиболее значимы воробьинообразные и ржанкообразные. В таксономической структуре гольцовой авифауны почти всех ГАС воробьиноо-

Таблица 6. Таксономическая структура гнездовых авифаун гольцового пояса гор Азиатской Субарктики, число видов

№	Отряды	Полярный Урал	Приполярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	1	–	1	1	1	–	–	1
2	Гусеобразные	7	3	6	–	–	1	1	11
3	Соколообразные	5	1	1	–	3	1	–	7
4	Курообразные	2	1	2	1	2	1	1	2
5	Ржанкообразные	11	3	12	7	12	7	4	23
	в т. ч.:								
	кулики	8	2	9	6	10	7	3	19
	чайковые	3	1	3	1	2	–	1	4
6	Кукушкообразные	–	–	1	–	1	1	–	1
7	Совообразные	–	–	–	–	1	–	–	1
8	Стрижеобразные	–	–	–	–	–	1	1	1
9	Воробьинообразные	22	12	17	9	23	7	14	35
	Итого	**48**	**20**	**40**	**18**	**43**	**19**	**21**	**82**

бразные занимают лидирующее положение. В разных горных странах Азиатской Субарктики на их долю приходится 42-67% видового состава. Меньше воробьинообразных только в Колымском нагорье, где они представлены в равных долях (каждая из которых составляет около 37%) с ржанкообразными. Последние, по доле в таксономической структуре авифаун гольцов всех регионов, занимают второе место. Удельный вес гусеобразных оказывается достаточно высок (около 15%) лишь в авифауне горнотундрового пояса Урала и Путорана, т.е. там, где выпадает максимальное количество осадков, наиболее выражено избыточное увлажнение и формируется густая и разветвленная гидросеть. Это в какой-то мере сближает таксономическую структуру авифаун двух самых западных горных регионов Азиатской Субарктики и одновременно отличает ее от тех, что расположены восточнее.

Соотношение доли видов различных фаунистических комплексов, слагающих основу авифауны гольцов достаточно изменчиво в различных ГАС. Особую региональную специфику придают виды европейского типа фауны, встречающиеся только в гольцах Урала, а также комплекс тибетских и китайских видов, встречающихся только в самой восточной области Азиатской Субарктики – в горах Якутии, в Колымском и Корякском нагорьях. Более того, в Колымском нагорье виды тибетского типа фауны (с долей участия 21%) составляют одну из трех наиболее значимых по доле участия фаунистических групп. Последнее

Таблица 7. Соотношение таксономических групп в гнездовых авифаунах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Отряды	Полярный Урал	Приполярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	2,0	0	2,5	5,5	2,3	0	0	1,2
2	Гусеобразные	14,3	15,0	15,0	0	0	5,3	4,8	13,4
3	Соколообразные	10,2	5,0	2,5	0	7,0	5,3	0	8,5
4	Курообразные	4,1	5,0	5,0	5,5	4,6	5,3	4,8	2,4
5	Ржанкообразные	23,4	15,0	30,0	39,0	27,9	36,8	19,0	28,0
	в т. ч.:								
	кулики	16,8	10,0	22,5	33,5	23,5	36,8	14,2	23,2
	чайковые	6,6	5,0	7,5	5,5	4,6	0	4,8	4,8
6	Кукушкообразные	0	0	2,5	0	2,3	5,3	0	1,2
7	Совообразные	0	0	0	0	2,3	0	0	1,2
8	Стрижеобразные	0	0	0	0	0	5,3	4,8	1,2
9	Воробьинообразные	46,0	60,0	42,5	50,0	53,6	36,8	66,7	42,9
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Таблица 8. Число видов различных типов фаун в авифаунах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	18	16	12	12	3	6	22
2	Сибирский	15	10	4	12	4	6	23
3	Европейский	4	–	–	–	–	–	4
4	Китайский	–	–	–	3	1	1	4
5	Тибетский	–	–	–	3	4	2	4
6	Широкораспространенные	15	14	2	13	7	6	25
	Итого	**52**	**40**	**18**	**43**	**19**	**21**	**82**

Таблица 9. Соотношение авифаунистических комплексов в авифаунах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	34,7	40,0	66,7	27,9	15,8	28,6	26,8
2	Сибирский	28,8	25,0	22,2	27,9	21,0	28,6	28,0
3	Европейский	7,7	0	0	0	0	0	4,9
4	Китайский	0	0	0	7,0	5,3	4,7	4,9
5	Тибетский	0	0	0	7,0	21,0	9,5	4,9
6	Широкораспространенные	28,8	35,0	11,1	30,2	36,9	28,6	30,5
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

объясняется непосредственным контактом восточных ГАС с обширной территорией остальной горной Азии, где расположены центры тибетского и китайского типа фаун.

Широкораспространенные, сибирские и арктические виды являются в гольцах гор Азиатской Субарктики наиболее значимыми по доле участия фаунистическими группами. В Корякском нагорье все они представлены в равных долях. На Урале, при несколько более высоком удельном весе арктических видов, в равных долях представлены сибирские и широкораспространенные виды, а в горах Якутии, при

Таблица 10. Число видов различных географо-генетических групп в авифаунах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Эоарктры	–	–	2	–	–	–	2
2	Гемиарктры	7	7	4	6	1	2	9
3	Гипоарктры	11	5	1	3	–	2	12
4	Бореально-гипоарктические	12	13	4	9	1	3	15
5	Бореальные	3	1	0	4	1	2	9
6	Широкораспространенные	14	8	1	11	7	4	24
7	Арктоальпийские	5	5	5	5	3	4	5
8	Альпийские	–	1	1	5	6	4	6
	Итого	**52**	**40**	**18**	**43**	**19**	**21**	**82**

Таблица 11. Соотношение географо-генетических групп в авифаунах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Эоарктры	0	0	11,1	0	0	0	2,4
2	Гемиарктры	13,4	17,5	22,2	13,9	5,3	9,5	11,0
3	Гипоарктры	21,1	12,5	5,5	6,9	0	9,5	14,6
4	Бореально-гипоарктические	23,2	32,5	22,2	20,9	5,3	14,5	18,3
5	Бореальные	5,7	2,5	0	9,3	5,3	9,5	11,0
6	Широкораспространенные	27,0	20,0	5,5	25,6	36,7	19,0	29,3
7	Арктоальпийские	9,6	12,5	28,0	11,7	15,8	19,0	6,1
8	Альпийские	0	2,5	5,5	11,7	31,6	19,0	7,3
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

преобладании широкораспространенных, – сибирские и арктические. В гольцовой авифауне Анабарского плато, занимающего в цепи ГАС наиболее высокоширотное положение, максимальна доля арктических видов и минимальна доля широкораспространенных. В гольцовой авифауне Колымского нагорья, занимающего в цепи

ГАС наиболее южное положение, максимальна доля широкораспространенных видов и минимальна доля арктических.

Соотношение доли видов различных географо-генетических групп, слагающих авифауну гольцов в различных ГАС, особенно изменчиво. Причем изменчивость эта в значительной степени «хаотична».

В каждой горной стране Азиатской Субарктики сочетание и соотношение трех наиболее значимых в авифауне групп регионально специфично и отличается от остальных. Можно выделить лишь две пары регионов (Путорана и горы Якутии; Корякское и Колымское нагорья), где по количеству представленных видов лидируют аналогичные географо-генетические группы. Особая региональная специфика авифауны Путорана обусловлена максимальным участием бореально-гипоарктических видов, Урала – максимальным участием гипоарктов. Закономерностями, в значительной степени связанными с широтой, можно объяснить максимальное (в пределах ГАС) участие эоарктов, гемиарктов и арктоальпийцев в формировании авифауны Анабара, широкораспространенных – в формировании авифауны Колымского нагорья. Четко прослеживается увеличение доли альпийских видов в гольцовых авифаунах Азиатской Субарктики при движении с запада на восток. Альпийские виды приобретают роль одной из ведущих географо-генетической групп в гольцовых авифаунах восточных регионов Азиатской Субарктики (от Корякского нагорья до Верхоянского хребта), где они представлены максимально, как по числу видов (n=5-6), так и по доле участия (11,7-31,6%). Это объясняется тем, что гольцы восточных ГАС образуют с альпикой остальной горной Азии достаточно цельное ландшафтное пространство. В западные горные системы, не имеющие экологических «мостов перехода», большинство из альпийских видов не проникает. В более западные горные страны Азиатской Субарктики проникает только один из них – американский конек. Его доля в авифауне Анабарского плато и плато Путорана незначительна (2,5-5,5 %), а западнее он не распространяется: на Приполярном и Полярном Урале его нет. Обширные равнинные или холмисто-низкогорные пространства, окружающие западные ГАС, в целом, являются эффективным экологическим препятствием для проникновения туда большинства альпийских видов. Однако ряд фактов свидетельствует о том, что не следует абсолютизировать изоляционную роль этого препятствия. На плато Путорана мы обнаружили горного дупеля и длиннопалого песочника (пока без доказательств их гнездования). Юго-западнее Путорана, в долине Енисея в Центрально-Сибирском заповеднике, зарегистрированы встречи 2 молодых горных дупелей и 1 взрослого монгольского зуйка, а ниже по течению этой реки, у пос. Алинское (62° 20' с.ш.) – гнездование длиннопалого песочника (Рогачева, 1988). Все это дает основание предполагать, что проникновение, а, возможно, и гнездование этих горных (или связанных с горами на значительной части своего ареала) видов на плато Путорана, хотя бы в качестве крайне редких, – не исключено.

4.1.1. Гольцовая авифауна Приполярного и Полярного Урала

Специфический «горный» аспект авифауны гольцового пояса рассматриваемой части Уральских гор формируется за счет очень небольшого числа арктоальпийских видов – тундряной куропатки, хрустана, рогатого жаворонка, пуночки и обыкновенной каменки. Значительно более многочисленна в авифауне уральских гольцов группа видов, экологически не связанных с горами, но широко распространенных в зональной

тундре и лесотундре. Почти все они безразличны к степени расчлененности рельефа и чаще всего населяют пологие горно-тундровые склоны, высокие межгорные котловины и плато. Благодаря очень активному проникновению в гольцы Урала многих негорных видов птиц, видовое разнообразие авифауны этого высотно-ландшафтного пояса приобретает достаточно высокие показатели. Это особенно характерно для Полярного Урала, почти со всех сторон окруженного ландшафтами равнинной тундры и лесотундры, где негорные виды широко распространены и откуда многие из них свободно проникают по соответствующим биотопам на склоны и вершины гор. Среди наиболее типичных представителей таких видов – зимняк, дербник, белая куропатка, золотистая ржанка, фифи, луговой и краснозобый коньки, желтоголовая трясогузка, варакушка, овсянка-крошка, лапландский подорожник.

Те или иные виды птиц, будучи обычными в одних частях Полярного и Приполярного Урала, могут отсутствовать в других. При этом, всесторонний анализ авифауны позволяет признать сравнительную однородность гольцовой авифауны региона в макромасштабе (Естафьев, 1977; Рябицев, 2001; Головатин, Пасхальный, 2005; Селиванова, 2002 б, 2008). Одна часть имеющихся различий связана непосредственно с зональностью, другая – с региональной спецификой экологических условий (геологическое строение, орография, геоморфология, степень континентальности климата).

В гольцах Полярного Урала типичным обитателем собственно горных местообитаний – скал и каменистых склоновых шлейфов, является пуночка (Головатин, Пасхальный, 2005). Кроме нее, со скалами связаны и некоторые другие виды птиц, устраивающие здесь свои гнезда: зимняк, ворон, в безлесных районах – рябинник. Каменистым тундрам свойственны тундряная куропатка, хрустан, обыкновенная каменка, а также вездесущий в горах Полярного Урала луговой конек. Все указанные виды птиц распространены на Полярном Урале повсеместно, с той лишь оговоркой, что пуночка приурочена к самым вершинам гор с выраженным альпийским ландшафтом, а ворон – к местам выпаса домашних северных оленей. Поэтому весь этот комплекс видов практически без изменений встречается среди скал и каменных россыпей по всему Полярному Уралу (Рябицев, 2001; Головатин, Пасхальный, 2005). Ряд других видов птиц связан в гольцах Полярного Урала с иными, значительно более локально распространенными местообитаниями. Золотистая ржанка, фифи, бекас, краснозобый конек (а также очень редкие, встречающиеся «точечно» большой улит, средний кроншнеп, длиннохвостый поморник, лапландский подорожник) – с травяно-моховыми горными тундрами. Азиатский бекас, желтоголовая трясогузка, весничка, варакушка, обыкновенная чечетка, полярная и тростниковая овсянки, овсянка-крошка – с участками низкорослых ерниковых и ивняково-ерниковых тундр. Белая куропатка и особенно луговой конек населяют самые разнообразные ландшафтные участки гольцов Полярного Урала, а потому имеют наиболее широкое и повсеместное распространение. Среди видов, имеющих в пределах гольцов Полярного Урала распространение, ограниченное северными районами, – рогатый жаворонок и длиннохвостый поморник. В различных районах Полярного Урала на гольцовых скалах-останцах нередко гнездятся кречет и сапсан. Это объясняется удачным пространственным сочетанием мест гнездования на недоступных скалах гольцов и обширных кормных предгорных или межгорных долин, занятых равнинно-тундровыми ландшафтами (Морозов, 1989; Головатин, Пасхальный, 2005).

На скалистых останцах и горных гребнях верхней части гольцового пояса Приполярного Урала гнездится только зимняк (Селиванова, 2002 б, 2008). Остальные представители соколообразных (полевой лунь, чеглок, дербник, обыкновенная пустельга) в гольцах Приполярного Урала регулярно охотятся. В каменистых горных тундрах Приполярного Урала гнездятся тундряная куропатка и обыкновенная каменка, в мохово-лишайниковых – золотистая ржанка и хрустан. Повсеместно в горно-тундровых ландшафтах распространен луговой конек (Естафьев, 1977; Рябицев, 2001; Селиванова, 2002 б, 2008). К влажным участкам горных тундр в гольцовых котловинах приурочены желтоголовая трясогузка, краснозобый конек, лапландский подорожник и единично – лебедь-кликун, длиннохвостый поморник. Наиболее богаты по видовому составу кустарничковые тундры и луга, занимающие пологие склоны гор и горные плато. Здесь формируется своеобразный комплекс птиц, состоящий из видов, предпочитающих кустарничковые и луговые формации, а также видов, проникающих сюда из криволесья нижележащих подгольцов и горно-лесного пояса. Среди них весничка, таловка, варакушка, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка. В ерниково-ивняковых зарослях вдоль ручьев, берущих начало в гольцах, к ним добавляются луговой и черноголовый чеканы (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002 б, 2008).

4.1.2. Гольцовая авифауна Плато Путорана

Среди гнездящихся птиц наиболее типичными обитателями гольцовых ландшафтов плато Путорана являются тундряная куропатка, золотистая ржанка, хрустан, рогатый жаворонок, американский конек, обыкновенная каменка, а местами пуночка (Романов, 1996, 2004). Для горных тундр блюдцеобразных озерных котловинок с более сомкнутым и пышным растительным покровом, или луготундр, распространенных на севере плато, к этому списку видов могут быть добавлены сибирский пепельный улит, краснозобый конек, варакушка, весничка, полярная овсянка, лапландский подорожник, и в качестве либо спорадически распространенных, либо крайне редких (единично гнездящихся) – галстучник, куликворобей, белохвостый песочник, турухтан, полярная крачка, таловка, горная трясогузка, бурый дрозд (Романов, 1996, 2004, 2006 б; Романов и др., 2007).

Ядро горнотундровой фауны плато Путорана составляют обычные почти для всех гор Азиатской Субарктики арктоальпийцы: тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, пуночка. К этой же группе видов относится обыкновенная каменка и настоящий альпийский вид (Кищинский, 1988) – американский конек (*Anthus rubescens Tunst.*). Последний является единственным типичным представителем горной авифауны северо-востока Азии (Кищинский, 1988), встречающийся на плато Путорана и находящий там западный предел распространения на севере своего гнездового ареала. Такие характерные для гнездовой авифауны гольцов северо-востока Азии виды, как горный вьюрок, большой песочник, а также горный дупель и альпийская завирушка, отмечавшиеся К.А. Воробьевым (1963) и А.А. Кищинским (1988) в южной части этого региона, на плато Путорана не гнездятся. Лишь для горного дупеля известны единичные встречи, не проясняющие статус его пребывания. Имеющая место явная качественная обедненность «горного аспекта» фауны гольцов Путорана объясняется, вероятно, значительной его

удаленностью к северу и западу от границ ареалов этих горных видов птиц. Кроме того, плато Путорана не имеет непосредственного контакта с горными системами Восточной и Южной Сибири, а соседство невысокого и сильно выступающего на север Анабарского плато не компенсирует этой изоляции. Возможно, на плато Путорана отсутствуют экологические условия для обитания там многих вышеназванных видов птиц. Важность этого фактора отметил К.А. Воробьев (1963), связывая, например, расселение альпийской завирушки в Верхоянском хребте с областями распространения луговой растительности.

В состав авифауны гольцового пояса плато Путорана входят также виды, экологически не связанные с горами, но являющиеся типичными обитателями зональных тундр (Романов, 1996, 2004, 2006 б; Романов и др., 2007). Среди них морянка, золотистая и азиатская бурокрылая ржанки, кулик-воробей, белохвостый песочник, краснозобый конек, варакушка и лапландский подорожник. Причем, даже принимая во внимание единичные локальные участки гнездования этих видов в юго-западных и восточных частях Путорана, все они населяют гольцы на севере региона с повсеместно более высокой численностью. Это объясняется проникновением и довольно широким распространением в северном секторе Путорана растительных ассоциаций, напоминающих зональные тундры (Павлов и др., 1988). Они являются наиболее оптимальными, а местами единственно доступными для существования вышеназванных видов птиц в условиях гольцовых вершин плато. Кроме этого, немаловажно, видимо, и то, что северные отроги Путорана окаймлены у подножий главным образом редколесьями и тундрами, где эти виды весьма обычны, и откуда они беспрепятственно могут проникать в гольцы Путорана.

Локальные очаги гнездования лапландского подорожника известны в гольцах запада (Кречмар, 1966), северо-запада (Рупасов, Журавлев, 2006), юго-запада (Романов, 2006 б) и востока плато Путорана (Зырянов, 1988). Подорожники населяют осоково-моховые кочкарные тундры на выположенных основаниях приозерных возвышенностей и местами достаточно многочисленны. Выше, по пологим гольцовым склонам поднимаются лишь одиночные особи. Отдельные возможно гнездившиеся пары лапландских подорожников отмечены нами в горных тундрах северной части плато Путорана (среднее течение р. Аян), а единичные кочующие особи – в аналогичных ландшафтах южной части (оз. Някшингда). Суммируя все наблюдения, с достаточно высокой степенью уверенности можно констатировать, что лапландские подорожники гнездятся отдельными очагами в горных тундрах, покрывающих высоко лежащие долины периферийных частей плато Путорана, главным образом – северной его половины. Схожий характер расселения имеет, видимо, пуночка, найденная на гнездовье в гольцах северо-западных (Рупасов, Журавлев, 2006), западных (Сыроечковский, 1962, 1965; Морозов, 1984) и северо-восточных (Зырянов, 1988) окраин этой горной страны. Пребывание этого вида на плато Путорана в масштабе севера Средней Сибири носит, в целом, достаточно четко выраженный островной характер. Кроме того, для пуночки, а также для золотистой ржанки горные тундры Путорана – южный форпост их гнездового ареала на севере Средней Сибири, лежащий далеко за пределами полосы их основного расселения на равнинах. То же значение для пуночки имеют гольцы Полоусного кряжа на севере Якутии (Сыроечковский-мл. и др., 1996).

В гольцах плато Путорана повсеместно встречаются в небольшом количестве, но почти не гнездятся ворон и обыкновенная чечетка. Появление в путоранских гольцах обыкновенной кукушки на начальном этапе исследований расценивалось нами как чисто случайное явление. Последующие наблюдения показали, что в некоторых небольших по площади районах вершин плато, где в силу различных причин формируются сообщества воробьинообразных с относительно повышенным видовым разнообразием и обилием, обыкновенные кукушки держатся постоянно и в достаточно большом количестве (Романов, 1996, 2004, 2006 б; Романов и др., 2007). Наиболее высока вероятность откладывания ею яиц в гнезда широко распространенного в гольцовом и подгольцовом поясах американского конька. Аналогичный характер пребывания обыкновенной кукушки был выявлен и в ряде других гор Азиатской Субарктики (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Борисов и др., 1996, 2007; Головатин, Пасхальный, 2005).

Белые совы периодически кочуют в горных тундрах Путорана в летний период. Фактов гнездования не зарегистрировано. Не гнездится в гольцах Путорана и большинство дневных хищных птиц. Они используют вершины плато исключительно в качестве охотничьего биотопа. Кречет и дербник охотятся там очень редко, так как в 1988-2007 гг. отмечены лишь единичные встречи каждого вида. Зимняк регулярно встречается по всей территории вершин плато Путорана, но гнездится там единично. При этом численность охотящихся в гольцах зимняков зависит не только от общей численности гнездящихся в данном районе (и сезона) птиц, но и от особенностей господствующего в долинах ландшафта. К примеру, 1988 и 1990 гг. были годами высокой общей численности птиц. Однако если в горных тундрах у оз. Кутарамакан (1990 г.) они были обычны и даже многочисленны, то у оз. Аян (1988 г.) – встречались единично. Это объясняется следующим. Зимняки специализируются на добыче мелких млекопитающих в безлесных открытых ландшафтах или с разреженным и угнетенным древостоем. Долина оз. Аян покрыта, главным образом, лиственничным редколесьем (сомкнутость крон 0,2-0,3), где условия охоты для хищников вполне удовлетворительны, в связи с чем у них нет необходимости «подниматься» на вершины плато и вести поиск корма в гольцах. В долине оз. Кутарамакан господствуют лесные (северотаежные) формации, где охота зимняков затруднена из-за большой сомкнутости крон (0,3-0,6) и обильного подлеска. Поэтому птицы вынуждены концентрироваться в оптимальных охотничьих биотопах – горных тундрах.

4.1.3. Гольцовая авифауна Анабарского плато

В числе наиболее типичных обитателей гольцового пояса Анабарского плато 9 видов. Ядро гольцовой авифауны Анабара составляют арктоальпийские виды – тундряная куропатка, азиатская бурокрылая и золотистая ржанки, хрустан, рогатый жаворонок, американский конек, пуночка, а также обыкновенная каменка, и 1 альпийский вид – американский конек (Бабенко, 2007; Поспелов, 2007).

В состав гольцовой авифауны Анабара входят также виды, экологически чуждые собственно горным ландшафтам, но являющиеся типичными обитателями зональных тундр. Среди них азиатская бурокрылая и золотистая ржанки, а также лапландский подорожник. Последний образует повсеместно достаточно обычные

локальные очаги гнездования в осоково-моховых кочкарных горных тундрах, покрывающих наиболее увлажненные участки вершин плато. В гольцы Анабара по долинкам с короткой порослью ерника и ивняка из ниже расположенных поясов изредка проникает овсянка-крошка.

В анабарских гольцах единственным элементом фаунистических комплексов, господствующих западнее Енисейской зоогеографической границы, является золотистая ржанка. В горных системах, простирающихся к востоку от Анабарского плато, влияние этих западно-тундровых орнитокомплексов почти полностью отсутствует, что отличает их гольцовую авифауну от анабарской. По данным И.Н. Поспелова (2007), в гольцах Анабарского плато повсеместно встречаются оба вида ржанок (со значительным численным перевесом азиатской бурокрылой ржанки). Но уже несколько северо-восточнее, в окрестностях хр. Прончищева гнездятся только азиатские бурокрылые ржанки (Успенский, 1965; наши наблюдения). К западу от Анабара, на плато Путорана, складывается обратная картина: этот массовый сибирский кулик почти не проникает в гольцовый пояс плато Путорана. Там известна находка лишь 1 гнезда азиатской бурокрылой ржанки на севере региона, и лишь несколько единичных встреч вида в других его частях (Сыроечковский, 1961; Зырянов, Ларин, 1983; Романов, 1996; Романов и др., 2007).

Эоарктический комплекс видов представлен в гольцах северной части Анабара крайне редкими, гнездящимися на локальных участках и единичными парами – тулесом и краснозобиком.

4.1.4. Гольцовая авифауна гор Якутии

Гольцовая авифауна гор Якутии формируется из трех разнородных групп. Собственно горных (в терминологии А.К. Воробьева – «типично высокогорных») видов в ней немного: сибирский вьюрок, альпийская завирушка, американский конек. К этой же группе А.К. Воробьев (1963) относит характерных горных куликов – большого и длиннопалого песочников, сибирского пепельного улита, монгольского зуйка. Вторую группу составляют виды, распространенные как в зональной тундре на равнинах, так и в горной тундре гольцов. Среди них белая и тундряная куропатки, хрустан, полярная овсянка, рогатый жаворонок, краснозобый конек. Третья группа объединяет широко распространенные эвритопные виды птиц, проникающие в гольцы на гнездовье. Из них в качестве примера можно привести обыкновенную пустельгу, ворона, обыкновенную каменку, варакушку.

Видовой состав гольцовой авифауны различных горных систем Якутии, при несомненном его общем сходстве, имеет и вполне определенные пространственные различия. Это является отражением специфики закономерностей формирования гольцовой авифауны в каждом отдельно взятом горном регионе: Верхоянском хребте, хребте Черского, а также на Полоусном кряже и хребте Кулар.

Среди гнездящихся птиц хребта Черского наиболее типичными обитателями гольцовых ландшафтов являются обыкновенная пустельга, белая куропатка, хрустан, большой и длиннопалый песочники, американский конек, обыкновенная каменка, варакушка, ворон, сибирский вьюрок (Воробьев, 1963).

Для гольцовой авифауны Верхоянья наиболее типичны обыкновенная пустельга, хрустан, рогатый жаворонок, краснозобый и американский коньки, обыкно-

венная каменка, варакушка, ворон, сибирский вьюрок (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996). Для гольцов, распространенных на востоке Верхоянья, к этому списку добавляется монгольский зуек.

Гнездовая авифауна гольцовых ландшафтов самых северных горных хребтов Якутии (Полоусного и Кулар) характерна присутствием пуночки, лапландского подорожника и азиатской бурокрылой ржанки (Сыроечковский-мл. и др., 1996). Кроме них, в нее входят тундряная куропатка, хрустан, большой песочник, рогатый жаворонок, краснозобый и американский коньки, обыкновенная каменка, варакушка, сибирский вьюрок. В состав гольцовой авифауны хребтов Полоусного и Кулар, кроме азиатской бурокрылой ржанки, коньков и варакушки, входит также еще ряд видов, экологически не связанных с горным ландшафтом и являющихся типичными обитателями зональных южных тундр и редколесий, которые мозаично окружают подножия этих хребтов (Сыроечковский-мл. и др., 1996). Среди них – кулик-воробей, турухтан, круглоносый плавунчик, длиннохвостый поморник, а также широко распространенные обыкновенная кукушка, белая трясогузка, бурый дрозд.

4.1.5. Гольцовая авифауна Колымского нагорья

Основу своеобразной гольцовой авифауны Колымского нагорья составляют тундряная куропатка, большой песочник, американский конек, обыкновенная каменка, сибирский вьюрок. Эти виды обитают в большинстве горных массивов Северо-Восточной Сибири и населяют только гольцовый пояс или имеют арктоальпийское распространение (Кищинский, 1968). Еще два альпийских вида – горный дупель и альпийская завирушка – найдены лишь до 61-62° с.ш., и северные границы их ареалов проходят через Колымское нагорье. Кроме этого, в гольцовый пояс нагорья проникают по благоприятным для них местообитаниям птицы, свойственные в основном нижележащим поясам гор или даже приморской равнине (длиннопалый песочник, монгольский зуек), а также ворон и беркут. Численность этих видов очень низка, и редкость их, по мнению А.А. Кищинского (1968), лишь подчеркивает своеобразие гольцовой авифауны.

В разных частях Колымского нагорья гольцовая авифауна более или менее одинакова по составу. При этом, она не вполне однородна в вертикальной плоскости. Особенно суровые климатические условия и фрагментарный растительный покров самых верхних частей гольцового пояса сближают их по параметрам внешней среды с «высокогорной каменистой пустыней» (Кищинский, 1968). Только в верхней части гольцов нагорья гнездятся хрустан, большой песочник, альпийская завирушка. Наоборот, численность тундряной куропатки, обыкновенной каменки и американского конька там гораздо ниже.

Процесс формирования гольцовой авифауны Колымского нагорья совершенно справедливо рассматривался А.А. Кищинским (1968) как органичная часть процесса формирования единой альпийской фауны Северо-Восточной Сибири, распространенной в верхнем поясе гор от Джугджура до Хараулахского хребта и гор Чукотки. Эта авифауна близка к гольцовой авифауне Забайкалья, от которой отличается наличием эндемичного вида *Calidris tenuirostris* и подвида *Leucosticte arctoa curilica* и отсутствием ряда более южных форм центральноазиатского происхожде-

ния – *Columba rupestris, Pyrrhocorax pyrrhocorax, Phoenicurus erythrogaster, Laiscopus himalayana* (Кищинский, 1968). Несколько сильнее она отличается от авифауны высокогорий Южной Сибири. Основные генетические корни ее лежат в горной фауне Центральной Азии. Заметное, но более позднее влияние на нее оказала и фауна тундр (Кищинский, 1968). Определенное место в сложении авифауны нагорья, и в частности, гольцов занимают виды, не приуроченные к тому или иному поясу, но связанные с горным ландшафтом как таковым или с отдельными его внепоясными элементами. Так, скалы служат местом гнездования ворона, белопоясничного стрижа, беркута. Однако, в целом, внепоясная «скальная» авифауна, так богато представленная в горах юга Палеарктики (Беме, Банин, 2001), в Северо-Восточной Сибири почти не выражена.

4.1.6. Гольцовая авифауна Корякского нагорья

Гольцовый пояс, занимающий в Корякском нагорье огромные площади, населяют обыкновенная каменка, специфические горные формы – американский конек, сибирский вьюрок, большой песочник, арктоальпийцы – тундряная куропатка, пуночка, вид со своеобразным «горно-приморским» распространением – монгольский зуек, петрофильные убиквисты – беркут, белопоясничный стриж, воронок, ворон (Кищинский, 1980). Последние 4 вида свойственны, особенно, горному ландшафту вообще и используют для кормежки его весь от пойм до вершин, но часто встречаются в гольцах и гнездятся там в скалах. В горах у восточного края Хатырской котловины в небольшом количестве обитает рогатый жаворонок. Из альпийцев и арктоальпийцев пуночка и сибирский вьюрок приурочены к скалистым участкам горных вершин; прочие безразличны к степени расчлененности рельефа и чаще всего населяют пологие горно-тундровые склоны и плато. Помимо названных видов в нижние части гольцового пояса проникает лапландский подорожник, а в горную тундру регулярно летают на кормежку чечетки и бурые дрозды; дрозды пытаются даже гнездиться там на останцах.

Тундряная куропатка, американский конек, обыкновенная каменка спускаются по горно-тундровым растительным ассоциациям в подгольцовый пояс и даже ниже, на открытые террасы верховий рек, где живут в обстановке, сходной с гольцовыми котловинами и плато (Кищинский, 1980).

Те или иные виды птиц, будучи обычными в одних частях Корякского нагорья, могут отсутствовать в других. При этом признается сравнительная однородность гольцовой авифауны нагорья (Кищинский, 1980). Некоторые имеющиеся различия связываются с зональностью. В северо-восточной части нагорья, особенно у тихоокеанского побережья, где выклинивается подгольцовый пояс, горные тундры спускаются почти до уровня моря и вступают в непосредственный контакт с зональными. Пуночка и обыкновенная каменка обитают там от моря до вершин гор. В некоторых невысоких приморских массивах с пологими склонами в гольцовый пояс (где отсутствует американский конек) поднимается краснозобый конек. В гольцах северо-восточной части нагорья спорадически гнездится рогатый жаворонок, которого нет южнее, и не найден сибирский вьюрок, экологическую нишу которого там занимает пуночка (Кищинский, 1980). Далее к юго-западу, в пределах лесотундровой зоны, пуночки и сибирские вьюрки обитают среди ска-

листых горных вершин совместно. Пуночка и обыкновенная каменка становятся там обитателями исключительно гольцов, а на крайнем юге нагорья они вообще очень редки и спорадичны. Американский конек повсеместно распространен по гольцам всего нагорья. Распространение пуночки и сибирского вьюрка связано не с абсолютной высотой местности, а с наличием скалистых обнажений поблизости от снежников и альпийских лужаек. По этим биотопам оба вида проникают в самые верхние уровни гольцового пояса. Все прочие виды птиц наиболее обычны в нижней части гольцов. Выше, где растительный покров становится прерывистым, численность их снижается и они постепенно исчезают. У самых горных вершин изредка появляются единичные пуночки да охотящиеся в воздухе белопоясничные стрижи и воронки (Кищинский, 1980).

В общем гольцовая авифауна Корякского нагорья сходна с гольцовой авифауной других горных стран Северо-Восточной Сибири. От фауны арктических гор, лежащих к северу от бассейна Анадыря, она отличается значительно более существенной долей настоящих горных форм и меньшей численностью арктоальпийцев, особенно пуночки; от авифауны более континентальных массивов Колымского нагорья – иным соотношением арктоальпийцев (есть рогатый жаворонок и пуночка, нет хрустана), более низкой численностью сибирского вьюрка и отсутствием более южных горных видов – альпийской завирушки и горного дупеля (Кищинский, 1980).

Внепоясной петрофильный элемент гольцовой авифауны нагорья представлен белопоясничным стрижом и воронком.

4.1.7. Гольцовая авифауна гор Азиатской Субарктики как отражение трансконтинентальных закономерностей ее формирования

Сравнительный анализ региональных гольцовых авифаун позволил выявить наиболее существенные, в ряде случаев общие, закономерности формирования авифауны гольцового пояса на всем протяжении цепи гор Азиатской Субарктики.

Выявлено общее ядро авифауны гольцового пояса ГАС. Его составляют арктоальпийцы: тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, пуночка, а также обыкновенная каменка и настоящий альпийский вид центральноазиатского генезиса (Кищинский, 1988) – американский конек (*Anthus rubescens* Tunst.).

Все эти виды, будучи обычными, одновременно участвуют в формировании гольцовой авифауны почти всех горных стран Азиатской Субарктики. Глобально повсеместный характер их распространения в этой обширной области Азии нарушает лишь отсутствие хрустана в Корякском нагорье, рогатого жаворонка и пуночки в Колымском нагорье, американского конька на Приполярном и Полярном Урале.

В отличие от Субарктики и Арктики в широком смысле, где арктоальпийские виды населяют как горные, так и равнинные местообитания, в пределах ГАС и, в частности, в гольцах, их распространение носит исключительно горный характер. В соответствии с этим мы считаем, что в процессе формирования авифауны гольцового пояса ГАС эта группа видов усиливает непосредственно горный ее аспект.

Горный аспект авифауны гольцов ГАС (за исключением Урала) определяет также и ряд других видов птиц. Среди них исконно горные формы – монгольский

зуек, горный дупель, альпийская завирушка, сибирский вьюрок, основным очагом становления которых признается Центральная Азия (Stresemann, 1920; Сушкин, 1925; Кищинский, 1988), а также виды, связанные в своем генезисе с Азиатской Субарктикой (длиннопалый песочник (Леонович, 1973; Томкович, 1980), в частности, горными ее районами (сибирский пепельный улит (Воробьев, 1963; Андреев, 1980; Кищинский, 1988; Романов, 2008 б), большой песочник (Tomkovich, 1997; Томкович, 2001). Все эти виды формируют в настоящее время своеобразный горный комплекс, представленный в наиболее полной форме в восточной половине цепи ГАС от Корякского нагорья до Верхоянского хребта. Западнее, на плато Путорана, обнаружить этот комплекс в более или менее «целостном виде» уже не удается. Здесь повсеместно обычен лишь сибирский пепельный улит. При этом, учитывая единичные случаи встреч в Средне-Сибирском регионе монгольского зуйка, длиннопалого песочника и горного дупеля (Рогачева, 1988; Романов, 2006 б), можно сделать осторожные предположения о том, что на современном этапе не исключено дальнейшее формирование авифауны центрального звена цепи ГАС, плато Путорана, за счет этих типичных представителей горной авифауны северо-востока Азии. Сокращение числа горных видов в региональных гольцовых авифаунах с востока на запад следует признать объективной закономерностью пространственного формирования гольцовой авифауны Азиатской Субарктики. Причина преимущественного распространения горных видов центральноазиатского генезиса в восточных ГАС – в их непосредственном контакте с обширной территорией остальной горной Азии. Более или менее устойчивые гнездовые популяции этих видов не встречаются западнее Верхоянья. Кроме этого, в обширной почти повсеместно горной Северо-Восточной Азии сформировались свои специфические горные формы: сибирский пепельный улит и большой песочник. Последний – достаточно древний альпийский эндемик Северо-Восточной Азии. А.А. Кищинский (1988) связывает его генезис с мощными горными хребтами, обрамлявшими в неогене северо-западную часть тихоокеанского бассейна. Западная граница его современного распространения в горах Азиатской Субарктики проходит по северо-якутским хребтам Кулар и Полоусный (Сыроечковский-мл. и др., 1996). Детали биологии и экологии этого вида позволяют рассматривать их как модельные с точки зрения познания закономерностей формирования гольцовой авифауны Северо-Восточной Азии (Tomkovich, 1995, 1996, 1997; Томкович, 2001, 2002). Сибирский пепельный улит – один из самых специфичных видов авифауны всей цепи ГАС за исключением Приполярного и Полярного Урала, куда он не распространяется. И хотя оптимальные местообитания этого кулика приурочены главным образом к подгольцам (Воробьев, 1963; Андреев, 1980; Кищинский, 1988), он характерен также и для гольцовых вершин. Это подтверждает, например, тот факт, что из 5 известных находок жилых гнезд на плато Путорана, 2 сделаны в гольцах (Романов, 2008 б). Пребывание сибирского пепельного улита в гольцах ГАС – неотъемлемый элемент формирования горной специфики авифауны рассматриваемой области Северной Азии.

Кроме видов, генезис и современное распространение которых тесно связаны с горами, в гольцовой авифауне гор Азиатской Субарктики выявлена также группа равнинных видов, имеющая достаточно устойчивый состав в большинстве рассматриваемых регионов. Эти равнинные виды экологически не связаны с горами, и в

целом все они имеют в гольцах статус более или менее успешных «вселенцев» из ниже расположенных подгольцового и лесного поясов, или зональных тундры и лесотундры в случае их непосредственного контакта с гольцами.

Основное ядро той части гольцовой авифауны ГАС, что представлена равнинными вселенцами, составляют широкораспространенные белая трясогузка и ворон, а также гемиаркт арктического происхождения – лапландский подорожник. Все эти виды при сильно отличающихся уровнях численности одновременно участвуют в формировании гольцовой авифауны почти всех горных стран Азиатской Субарктики. Глобально повсеместный характер их распространения в этой обширной области Азии нарушает лишь отсутствие данных о гнездовании белой трясогузки в Корякском нагорье, ворона – на Анабарском плато, лапландского подорожника – в Колымском нагорье. Несколько более фрагментированно в цепи ГАС распространение чернозобой гагары, золотистой и азиатской бурокрылой ржанок, галстучника, длиннохвостого поморника, краснозобого конька, горной трясогузки, варакушки, обыкновенной чечетки, овсянки-крошки. Все они также имеют сильно отличающиеся уровни численности, и при этом каждый из них одновременно участвует в формировании гольцовой авифауны четырех из шести горных стран Азиатской Субарктики (табл. 2 приложения). Ряд равнинных видов формирует гольцовую авифауну только западной половины цепи ГАС. Среди них луговой конек, желтоголовая трясогузка, рябинник и тростниковая овсянка, ограниченные в своем распространении на уровне гольцов лишь Уралом, а также весничка, не проникающая в гольцы восточнее плато Путорана.

«Равнинный» элемент в процессе формирования гольцовой авифауны гор Азиатской Субарктики существенно повышает ее видовое разнообразие, разнородность ее генезиса и в определенной мере качественно сближает ее с авифаунами более низких поясов и ландшафтов равнинных предгорий.

Выявленный нами комплекс наиболее типичных представителей гольцовой авифауны ГАС почти полностью соответствует списку видов Р.Л. Беме (1963). Согласно этому списку для Восточно-Сибирской части гольцового (горно-тундрового) типа авифауны характерны тундряная куропатка, хрустан, азиатская бурокрылая ржанка, горный вьюрок, полярная овсянка, горный конек, рогатый жаворонок, а также иногда заходящие туда горная трясогузка, альпийская и черногорлая завирушки, оляпка.

В зоогеографическом отношении гольцовая авифауна гор Азиатской Субарктики, на современном этапе ее формирования, имеет вполне определенные специфичные черты. Совокупность данных, анализируемых в нашей работе, подтверждает вывод А.А. Кищинского (1988) о том, что от авифауны горно-лесного и подгольцового поясов она отличается коренным образом. Даже в наиболее северных отрогах ГАС, где она вступает в непосредственный контакт с авифауной зональных тундр, различия между ними существенны. В наибольшей степени это проявляется на востоке цепи ГАС (Кищинский, 1988). Определенно, что с авифаунистической точки зрения гольцовый пояс не только северо-востока Азии (Кищинский, 1988), но и всей цепи ГАС нельзя рассматривать как гипсохтонный (Куренцов, 1963) вариант равнинных тундр, поднятый выше границы кустарников или леса. Это настоящие высокогорные сообщества, хотя рельеф там не всегда сильно расчленен, а абсолютные высоты ограничены пределами в 1000-2500 м н.у.м.

4.2. Структура подгольцовой авифауны гор Азиатской Субарктики

Видовое разнообразие наиболее богатой (n=61) подгольцовой авифауны Полярного и Приполярного Урала более чем в четыре раза превышает самую бедную (n=14) подгольцовую авифауну Анабарского плато (табл. 12). Относительно высокое видовое богатство, кроме уральской подгольцовой авифауны, демонстрируют аналогичные авифауны плато Путорана (n=52), Корякского нагорья (n=52), гор Якутии (n=48). Заметно беднее видовой состав подгольцовой авифауны Колымского нагорья (n=34). Представленность видового состава подгольцовой авифауны ГАС в каждом рассматриваемом регионе находится в прямой зависимости от уровня видового разнообразия местной подгольцовой авифауны. В наиболее богатых видами уральских, путоранских и корякских подгольцах представлено не менее половины подгольцовой авифауны всей цепи ГАС, в самых бедных анабарских подгольцах – не более 13%.

Таблица 12. Число видов в авифаунах подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Показатели	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	**Суммарное число гнездящихся и вероятно гнездящихся видов**	61	52	14	48	34	52
2	**Представленность гнездящихся в каждом регионе видов от общего числа гнездящихся в ГАС (в %)**	59	51	13	47	33	51

К ключевым экологическим факторам, регионально специфичное сочетание которых определяет закономерности формирования видового богатства (равно как и других ее параметров) современной подгольцовой авифауны ГАС, мы относим следующие. Во-первых, степень выраженности подгольцов каждой горной страны Азиатской Субарктики в пространстве, т.е. площадь, занимаемая отчетливо выраженными подгольцовыми ландшафтами (ширина пояса). Во-вторых, региональная специфика современных экологических условий подгольцовых ландшафтов, определяющая возможность и интенсивность проникновения туда птиц одновременно из гольцового и лесного поясов. Едва ли не основные среди этих условий – характер мозаичного сочетания различных растительных формаций и господствующий тип растительности. Совокупность этих взаимосвязанных факторов, приобретающая в разных частях горной Субарактики свои специфические особенности, определяет различия количественных и качественных характеристик региональных подгольцовых авифаун. Кроме различий в видовом разнообразии, это влечет также пространственные изменения в таксономической структуре, соотношениях различных типов фаун и географо-генетических групп (табл. 13, 14, 15, 16, 17, 18).

Таблица 13. Таксономическая структура гнездовых авифаун подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики, число видов

№	Отряды	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	1	1	–	1	–	–	1
2	Гусеобразные	5	6	–	3	4	6	12
3	Соколообразные	3	4	–	5	2	5	8
4	Курообразные	2	2	2	2	2	2	2
5	Ржанкообразные	6	11	2	6	3	8	18
	в т. ч.: кулики	6	9	2	5	3	8	15
	и чайковые	–	2	–	1	–	–	3
6	Кукушкообразные	1	1	–	1	2	2	2
7	Совообразные	1	1	–	–	–	1	1
8	Воробьинообразные	42	26	10	30	21	28	59
	Итого	**61**	**52**	**14**	**48**	**34**	**52**	**103**

Таблица 14. Соотношение таксономических групп в гнездовых авифаунах подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Отряды	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	1,6	1,9	0	2,1	0	0	0,9
2	Гусеобразные	8,2	11,5	0	6,2	11,8	11,5	11,6
3	Соколообразные	4,9	7,7	0	10,4	5,9	9,6	7,8
4	Курообразные	3,3	3,8	14,3	4,2	5,9	3,8	1,9
5	Ржанкообразные	9,8	21,1	14,3	12,5	8,8	15,4	17,5
	в т. ч.: кулики	9,8	17,3	14,3	10,4	8,8	15,4	14,6
	и чайковые	0	3,8	0	2,1	0	0	2,9
6	Кукушкообразные	1,6	1,9	0	2,1	5,9	3,8	1,9
7	Совообразные	1,6	1,9	0	0	0	1,9	0,9
8	Воробьинообразные	69,0	50,2	71,4	62,5	61,7	54,0	57,5
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Таблица 15. Число видов различных типов фаун в авифаунах подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	6	13	7	7	4	9	15
2	Сибирский	25	21	4	23	15	18	42
3	Европейский	6	–	–	–	–	–	6
4	Китайский	1	–	–	4	5	5	7
5	Тибетский	–	–	–	–	–	1	1
6	Широкораспространенные	23	18	3	14	10	18	31
7	Американский	–	–	–	–	–	1	1
	Итого	**61**	**52**	**14**	**48**	**34**	**52**	**103**

Примечание: к видам сибирского типа фауны в горах Якутии, Колымском и Корякском нагорьях и колонке «Всего» отнесен также 1 сибирско-американский вид.

Таблица 16. Соотношение авифаунистических комплексов в авифаунах подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	9,8	25,0	50,0	14,6	11,8	17,4	14,7
2	Сибирский	41,0	40,4	28,6	47,9	44,1	34,6	40,5
3	Европейский	9,8	0	0	0	0	0	5,8
4	Китайский	1,6	0	0	8,3	14,7	9,6	6,8
5	Тибетский	0	0	0	0	0	1,9	0,9
6	Широкораспространенные	37,8	34,6	21,4	29,2	29,4	34,6	30,4
7	Американский	0	0	0	0	0	1,9	0,9
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Схема таксономической структуры авифауны подгольцов в самых общих чертах сохраняется на всем протяжении цепи гор Азиатской Субарктики от Урала до Корякского нагорья. Наиболее сходно соотношение ведущих таксономических групп, слагающих основу подгольцовой авифауны, – на Урале, плато Путорана, в

горах Якутии и Корякском нагорье. В отличие от этих четырех горных массивов, в таксономической структуре подгольцовой авифауны самой северной (Анабарское плато) и самой южной (Колымское нагорье) части цепи ГАС сильнее выражены специфические региональные черты. В таксономической структуре подгольцовой авифауны всех гор Азиатской Субарктики воробьинообразные занимают лидирующее положение. В разных горных странах Азиатской Субарктики на их долю приходится 50-71% видового состава. Вслед за воробьинообразными по доле в таксономической структуре авифаун подгольцов всех регионов следует «сборная» группа, объединяющая в разных сочетаниях представителей ржанкообразных (9-21%), гусеобразных (6-12%), соколообразных (5-10%). Выявлено, что удельный вес ржанкообразных оказывается достаточно высок (около 21%) лишь в авифауне пояса горных редколесий плато Путорана, региона с густой и разветвленной гидросетью.

В соотношении доли видов различных фаунистических комплексов, слагающих основу авифауны подгольцов различных гор Азиатской Субарктики, выявлены определенные различия. Особую региональную специфику придают виды европейского типа фауны, встречающиеся лишь в подгольцах Приполярного и Полярного Урала, а также китайские виды, встречающиеся только в восточной половине цепи ГАС – в горах Якутии, в Колымском и Корякском нагорьях. Более того, в Колымском нагорье виды китайского типа фауны (с долей участия около 15%) составляют одну из трех наиболее значимых по доле участия фаунистических групп.

Широкораспространенные и сибирские виды являются в подгольцах почти всех гор Азиатской Субарктики безусловно наиболее значимыми по доле участия фаунистическими группами. Виды арктического типа фауны составляют третью по значимости группу в подгольцовой авифауне плато Путорана. Восточнее, в горах Якутии, Колымском и Корякском нагорьях третью по значимости группу составляют представленные в разных долях арктические и китайские виды. Западнее, на Урале, третью по значимости группу составляют представленные в равных долях арктические и европейские виды. В подгольцовой авифауне Анабарского плато, занимающего в цепи ГАС наиболее высокоширотное положение, максимальна доля арктических видов и минимальна доля широкораспространенных. В подгольцовой авифауне Колымского нагорья, занимающего в цепи ГАС наиболее южное положение, максимальна доля видов китайского типа фауны.

Основу авифауны подгольцов почти всей цепи ГАС (за исключением Анабара) слагают в различном сочетании виды трех географо-генетических групп: широкораспространенные (21-41%), бореально-гипоарктические (23-43%) и бореальные (13-25%). В Колымском нагорье и на плато Путорана к ним добавляются также гипоарктические виды. Одновременно с этим в подгольцовой авифауне Путорана заметно снижено участие бореальных видов.

На Анабарском плато, занимающем в цепи ГАС наиболее высокоширотное положение, соотношение наиболее значимых географо-генетических групп в структуре подгольцовой авифауны наиболее специфично. Анабарская подгольцовая авифауна в основном слагается из двух почти равных частей. Одна представлена, как и в других ГАС, бореально-гипоарктическими видами, а другая, «сборная» часть, объединяет в равных пропорциях гемиарктов, гипоарктов и арктоальпийцев. В подгольцовой авифауне Анабара минимально (7%) участие широкораспространенных видов и полностью отсутствуют бореальные.

Таблица 17. Число видов различных географо-генетических групп в авифаунах подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гемиаркты	3	5	2	4	1	5	8
2	Гипоаркты	5	11	2	6	1	7	12
3	Бореально-гипоарктические	14	15	6	12	11	16	23
4	Бореальные	12	6	–	12	8	7	23
5	Широкораспространенные	25	11	1	12	10	13	32
6	Арктоальпийские	2	3	2	1	2	2	3
7	Альпийские	–	1	1	1	1	2	2
	Итого	**61**	**52**	**14**	**48**	**34**	**52**	**103**

Таблица 18. Соотношение географо-генетических групп в авифаунах подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	9,8	25,0	50,0	14,6	11,8	17,4	14,7
2	Сибирский	41,0	40,4	28,6	47,9	44,1	34,6	40,5
3	Европейский	9,8	0	0	0	0	0	5,8
4	Китайский	1,6	0	0	8,3	14,7	9,6	6,8
5	Тибетский	0	0	0	0	0	1,9	0,9
6	Широкораспространенные	37,8	34,6	21,4	29,2	29,4	34,6	30,4
7	Американский	0	0	0	0	0	1,9	0,9
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

4.2.1. Подгольцовая авифауна Приполярного и Полярного Урала

Основу авифауны подгольцовых кустарниковых тундр Полярного Урала и господствующих в пределах лесного пояса лесотундровых ландшафтов формируют одни и те же виды птиц (Головатин, Пасхальный, 2005). И это закономерно, так как кустарниковые тундры – наиболее обычный тип растительности лесотундры.

В составе авифауны подгольцовых кустарниковых тундр Полярного Урала оказываются не только типичные обитатели ерниковых и ивняковых тундр (белая куропатка, азиатский бекас, болотная сова, луговой конек, полярная овсянка), но также и массовые обитатели высокорослых кустарников и редколесий, поселяющиеся в лесотундре и в зарослях низкорослых кустарников (весничка, варакушка, овсянка-крошка). Наиболее характерным видом подгольцовых кустарниковых тундр Полярного Урала, встречающимся практически только в данном биотопе, является полярная овсянка (Головатин, Пасхальный, 2005).

Авифауна подгольцового пояса Приполярного Урала на современном этапе ее формирования имеет вполне определенные черты вертикально-пространственной переходности от авифауны более низко расположенного лесного пояса к авифауне расположенного выше гольцового пояса. Это в свою очередь определяет повышенное видовое разнообразие подгольцовой авифауны, особенно за счет большого количества видов, проникающих сюда из лесного пояса и широко осваивающих подгольцы. Усиливает этот эффект исключительно высокая биотопическая мозаичность подгольцового пояса (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002 б, 2008). Сочетание участков парковых редколесий, густых стлаников, мохово-разнотравных луговин, зарослей кустарников разной высоты привлекает сюда виды самой различной экологической ориентации. Среди них: белая куропатка, азиатский бекас, камышевка-барсучок, пеночки-весничка, таловка, зарничка, сибирская завирушка, дрозды чернозобый, рябинник, белобровик, луговой и черноголовый чеканы, варакушка, бурогловая и черноголовая гаички, обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, вьюрок, белокрылый клест, овсянка-ремез, овсянка-крошка. Все эти виды тяготеют в пределах подгольцового пояса к его нижней полосе. Спорадически на гнездовье встречается черногорлая завирушка. Есть основание полагать, что в пределах Урала и сопредельных территорий этот вид тяготеет именно к подгольцовым ландшафтам, так как по данным В.К. Рябицева (2001), поющих самцов встречали в основном в подгольцовом поясе, у верхней границы леса, в горном редколесье с кустарниками и лишь изредка – в смешанных лесах на равнине. Ядро подгольцовой авифауны Приполярного Урала формируют весничка, таловка, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002 б, 2008).

В верхнюю полосу подгольцового пояса Приполярного Урала, с максимально разреженной растительностью, из горных тундр гольцового пояса спускаются немногие виды: зимняк, тундряная куропатка, луговой и краснозобый коньки, обыкновенная каменка (Селиванова, 2002 б, 2008). Они распространены локально и с очень низкой численностью.

4.2.2. Подгольцовая авифауна плато Путорана

Авифауна подгольцов плато Путорана в целом носит достаточно четко выраженный переходный характер между лесным и гольцовым поясами (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б). В подгольцовый пояс из гольцового спускаются не только американский конек, тундряная куропатка, обыкновенная каменка, аналогично ведущие себя в горах северо-востока Сибири, но и хрустан, а также виды – типичные для зональных тундр (населяющие при этом горные тундры Путорана): золотистая ржанка и краснозобый конек. Горнотундровых участков в пределах подгольцов строго при-

держиваются лишь тундряная куропатка и хрустан. Остальные из перечисленных видов не проявляют явной биотопической избирательности и встречаются также среди лиственничных редин, куртин кустов ольховника, на опушках горных редколесий. Все упомянутые выше виды птиц гнездятся в подгольцовом поясе плато, а такие характерные представители гольцовой авифауны, как пуночка и рогатый жаворонок, туда вовсе не проникают. Гнездящиеся лапландские подорожники в пределах этого пояса были обнаружены на северо-западе (Кречмар, 1966) и северо-востоке Путорана (Зырянов, 1988), где населяли участки приозерных террас, покрытые тундровой растительностью. Золотистая ржанка, американский и краснозобый коньки, обыкновенная каменка распространены почти на всей территории пояса горных редколесий Путорана. Краснозобый конек повсеместно значительно более многочислен в обширной «пограничной полосе», охватывающей подгольцы северных окраин Путорана и равнинную лесотундру, вплотную примыкающую к предгорьям плато.

Более многочисленную группу составляют виды, характерные в пределах Путорана для лесного пояса, откуда они с различной степенью интенсивности и проникают в подгольцовый пояс (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б). Среди таких вселенцев, повсеместно достаточно обычных в полосе горных редколесий Путорана, наиболее характерны белая куропатка, обыкновенная кукушка, кукша, ворон, сибирская завирушка, весничка, таловка, варакушка, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, белокрылый клест, овсянка-крошка, полярная овсянка. К этой же группе можно отнести и не столь распространенных (а местами даже редких) – обыкновенную кукушку, бекаса и азиатского бекаса, среднего кроншнепа, сибирского конька, желтую и желтоголовую трясогузок, зарничку, синехвостку, белобровика, вьюрка, сибирскую чечевицу, пепельную чечетку.

Водные и околоводные птицы в небольшом количестве местами гнездятся в пределах подгольцового пояса Путорана. Они наиболее характерны для локальных авифаун, формирующихся в обширных блюдцеобразных котловинах (как правило, ледникового происхождения) с относительно крупными озерами или скоплениях мелких озер. Птиц привлекают разливы рек, небольшие пойменные озера и более крупные мезотрофные озера, окруженные сырыми лиственничными рединами, разреженными зарослями кустарников (ерника, ольховника, ивняка), болотами и открытыми участками с тундровой растительностью. Наиболее характерные обитатели таких мест – чернозобая гагара, чирок-свистунок, свиязь, шилохвость, морская чернеть, синьга, обыкновенный турпан, морянка, галстучник, белохвостый песочник, сибирский пепельный улит, горная и белая трясогузки. На путоранских подгольцовых озерах известны единичные встречи кочующих белолобых гусей, гуменников, круглоносых плавунчиков, турухтанов, средних поморников (Зырянов, 1988). Современными исследованиями выявлено, что в предотлетный период на подгольцовые озера перемещаются из лесного пояса вставшие на крыло выводки пискулек (Романов, 2009 а).

На гнездовье в путоранских подгольцах сибирские пепельные улиты ориентируются на нижние части долин различных водотоков. При этом они предпочитают переувлажненные участки достаточно хорошо выраженных пойм с разнотравно-кустарниковыми и тундроподобными растительными ассоциациями и прирусловыми галечниками. В подгольцовом поясе Путорана такие биотопы распростране-

ны лишь на отдельных участках, в связи с чем гнездование сибирских пепельных улитов в его пределах носит несколько более локальный характер, чем в других горах Азиатской Субарктики. Восточнее, в подгольцовой авифауне Колымского и Корякского нагорий и горных хребтов Якутии этот вид куликов является одним из наиболее характерных ее представителей (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988). Кроме этого, горная и белая трясогузки, обычные на гнездовье в подгольцах Колымского и Корякского нагорий (Кищинский, 1968, 1980), гор Якутии (Воробьев, 1963), более или менее регулярно встречающиеся в полосе горных кустарников на Приполярном Урале (Естафьев, 1981), в подгольцах Путорана редки, а единичные достоверно гнездящиеся пары наблюдались лишь в нескольких точках (Зырянов, 1988; Романов, 1996, 2003 а, 2004 б).

В формировании авифауны путоранских подгольцов участвуют 4 вида соколообразных: полевой лунь, зимняк, кречет и дербник (Кречмар, 1966; Дорогов, 1988; Романов, 1996). Дербник редко использует горные редколесья в качестве гнездового биотопа. Встречи территориальных пар известны в юго-западных, западных (Романов, 2006 б) и северо-восточных (Дорогов, 1988; Зырянов, 1988) районах плато. В гнездовой период дербников встречали также в подгольцовых поясах гор Якутии (Воробьев, 1963) и Корякского нагорья (Кищинский, 1980), а в аналогичных ландшафтах Приполярного Урала находили их гнезда (Естафьев, 1981). Зимняк и кречет гнездятся на скалах среди подгольцовых редколесий Путорана только в достаточно широких, высоко приподнятых долинах. Так, В.А. Зырянов (1988) и В.Ф. Дорогов (1988) в 1986 г. нашли гнездящихся зимняков и кречетов на востоке Путорана, у оз. Нерангда. Мы находили гнезда зимняков (занимавшиеся, судя по размерам, более 10 лет) в подгольцах севера плато, у оз. Бокового. Поблизости от этого озера мы также обнаружили присады кречетов на вершинах щебнистых возвышенностей и береговых скалах рек и ручьев, а также пустые гнезда воронов, охотно занимаемые кречетом в период размножения. Предполагаем, что эти соколы могут гнездиться в указанном районе (Романов, 1996). Широко распространенный на плато Путорана орлан-белохвост лишь изредка залетает на крупные подгольцовые озера в поисках корма (Романов, Рупасов, 2009). Для сравнения укажем, что в подгольцовом поясе Колымского и Корякского нагорий встречаются, соответственно, зимняк, беркут, чеглок и – зимняк, беркут, кречет, сапсан, дербник (Кищинский, 1988), а в подгольцах гор Якутии – беркут, сапсан, чеглок, дербник, обыкновенная пустельга (Воробьев, 1963).

Значительная часть птиц путоранских подгольцов, для которых установлено или предполагается гнездование, в той или иной степени экологически связаны с зарослями кустарников, луговой и кустарничковой растительностью, лесной подстилкой. Большинство из них предпочитает территории, где сочетаются наличие лесных опушек, полян и кустарниковых куртин. Виды аналогичной экологической ориентации составляют основу подгольцовой авифауны гор Якутии (Воробьев, 1963), северо-востока Сибири (Кищинский, 1988), Приполярного Урала (Естафьев, 1977, 1981). Собственно дендрофильных видов в подгольцовой авифауне Путорана немного – лишь кукша и вьюрок.

Лиственничные редины и кустарники подгольцового пояса Путорана «фаунистически безлики». Характерно лишь то, что здесь обычна или многочисленна на гнездовье варакушка, связанная с зарослями ольховников. В обширных районах

южного, юго-западного и северного секторов плато численность ее в подгольцовом поясе была намного больше, чем в лесном, а в центре плато варакушка почти вовсе не встречалась в других ландшафтах. Несомненно, что это единственный вид, находящий в полосе горных редколесий некоторых обследованных районов Путорана свой экологический оптимум (Романов, 1966, 2003 а). Хотя известны единичные локальные участки, где данная закономерность не проявляется в полной мере. Например, наблюдения В.В. Морозова (1984) свидетельствуют о том, что в окрестностях оз.Капчуг, на западе плато, варакушка гнездилась в подгольцовом поясе значительно реже, чем в речных поймах лесного пояса. Не столь четко, но, все же прослеживается связь с подгольцовыми ландшафтами и у полярной овсянки.

В силу известных общегеографических причин в пределах подгольцового пояса Путорана полностью отсутствует кедровый стланик, широко распространенный в соответствующих аналогах горных систем Северо-Восточной Азии и являющийся там одним из главных ландшафтообразующих элементов (Голубчиков, 1996). Именно это в значительной мере определяет качественные отличия в формировании подгольцовых авифаун Путорана и расположенных восточнее других крупных горных стран Азиатской Субарктики. Основное качественное отличие подгольцовой авифауны Путорана, резко отличающее ее от аналогов в горах, простирающихся к востоку от плато, заключается в полном отсутствии очень характерного для последних орнитокомплекса. Этот комплекс состоит из кедровки и щура, экологически и географически связанных с кедровым стлаником, а также чечеток и таловки, населяющих ольховые стланики и ивняки (Кищинский, 1988). Кедровка *(Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis Barr.-Ham.)* и щур *(Pinicola enucleator kamtschatkensis (Dyb.)* находят экологический оптимум в подгольцовых поясах как гор Южной Якутии[1], так и северо-востока Сибири (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988), а таловка – главным образом, в подгольцах Колымского и Корякского нагорий (Кищинский, 1968, 1980). Абсолютное отсутствие в подгольцовой орнитофауне плато Путорана *P. e. kamtschatkensis* и *N. c. kamschatkensis* объясняется тем, что кедровый стланик в пределах плато также отсутствует. Кроме того, *P. e. kamtschatkensis*, распространенный к востоку от Путорана, не проникает даже в лесной пояс плато, где обитает только *P. e. enucleator.*

Для подавляющего большинства видов, встречающихся в подгольцовом поясе Путорана, характерно точечное или узколокальное распространение. Более или менее повсеместно и равномерно распределены по территории подгольцов лишь золотистая ржанка, американский конек, обыкновенная каменка, варакушка, обыкновенная чечетка, полярная овсянка, в меньшей степени – бурый дрозд и овсянка-крошка. Последние шире распространены в некоторых районах севера, юга и юго-запада плато. Там они держатся среди лиственничных редин и зарослей ольховников на пологих склонах обширных озерных долин или на широких предвершинных террасах, где ширина полосы горных редколесий была максимальна и достигала 1-2 км. Есть основания полагать, что значительное число видов, не имеющих специальных адаптаций к экстремальным условиям подгольцов, видимо, даже в подходящих биотопах гнездятся не ежегодно. К таковым, из числа гнездящихся, очевидно, относятся все бореальные, большинство бореально-гипоарктических, гипоарктических и широкораспространенных видов птиц.

[1] В северных районах Верхоянья (хр. Орулган), где кедровый стланик не распространяется, кедровка и щур также не встречаются (Воробьев, 1963).

Принимая глубоко обоснованную точку зрения А.А. Кищинского (1988) о молодости подгольцовой (субальпийской в терминологии А.А. Кищинского) авифауны северо-востока Азии, мы полагаем, что имеются все основания аналогично оценивать и возраст подгольцовых авифаун других гор Азиатской Субарктики и, в частности плато Путорана. Дальнейшее формирование путоранской подгольцовой авифауны, вероятно, следует ожидать за счет расширения проникновения и дальнейшего освоения горных редколесий, прежде всего, такими видами, как бурый дрозд, таловка, сибирская завирушка, синехвостка, полярная овсянка, овсянка-крошка. Участки подгольцов, еще не заселенные этими видами, но потенциально наиболее пригодные для этого, расположены на западных, южных и частично северных окраинах плато. Здесь подгольцовый пояс занимает обширные пространства с большим биотопическим разнообразием и имеет наиболее оформленные черты целостного высотного пояса.

4.2.3. Подгольцовая авифауна Анабарского плато

Авифауна подгольцов Анабарского плато формируется одновременно видами – типичными обитателями редкостойной лиственничной тайги лесного пояса, а также видами из состава авифаун горных и равнинных тундр, различными путями проникающими в подгольцы (Бабенко, 2007; Поспелов, 2006, 2007).

По открытым тундровым участкам в подгольцовый пояс из гольцового проникают характерные обитатели последнего – тундряная куропатка, американский конек, обыкновенная каменка. Проникновение в подгольцы Анабара видов, типичных для зональной тундры и лесотундры (населяющих при этом и горные тундры), может идти как сверху из гольцов, так и снизу, где лиственничники лесного пояса чередуются с заходящими сюда обширными участками зональных лесотундровых и тундровых ландшафтов, непосредственно смыкающимися с подгольцами (Бабенко, 2007; Поспелов, 2006, 2007). «Двойной вектор» вхождения в авифауну подгольцов Анабара имеют белая куропатка, азиатская бурокрылая и золотистая ржанки, краснозобый конек, лапландский подорожник. Пространственное распространение этих видов в подгольцах в целом локализовано в обширной переходной полосе, охватывающей подгольцы периферийных районов Анабарского плато и участки равнинной тундры и лесотундры, мозаично вплотную примыкающие к его подножию. Своеобразно распространение краснозобого конька, который находит на Анабаре верхний предел своего распространения в подгольцовом поясе (Бабенко, 2007; Поспелов, 2006, 2007). Он не проникает (или, видимо, почти не проникает) выше, в гольцовый пояс, где из-за повсеместно высокой дренированности и сухости каменистых грунтов не развиты влажные кочкарные мохово-осоковые или кустарничковые сообщества – его основные гнездовые местообитания.

Частично подгольцовая авифауна Анабара формируется за счет видов, наиболее характерных в пределах данного региона для лесного пояса: варакушки, бурого дрозда, обыкновенной чечетки, овсянки-крошки.

4.2.4. Подгольцовая авифауна гор Якутии

Подгольцовая авифауна гор Якутии, как и других ГАС, формируется в основном под непосредственным влиянием авифаун гольцового и лесного поясов (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996; Сыроечковский-мл. и др., 1996).

Основную часть подгольцовой авифауны гор Якутии формирует достаточно многочисленная группа видов – обитателей лесного пояса. Среди гнездящихся птиц хребта Черского наиболее типичными обитателями подгольцовых ландшафтов являются кукша, вьюрок, обыкновенная чечетка, полярная овсянка, пятнистый конек, свиристель, сибирский жулан, таловка, бурый дрозд, синехвостка, черноголовый чекан, а также связанные на гнездовье с внепоясными скальными местообитаниями – воронок, беркут, сапсан. Спорадически на гнездовье встречаются свиристель и овсянка-ремез. Для подгольцовой авифауны Верхоянья наиболее характерны кукша, вьюрок, обыкновенная чечетка, полярная овсянка, пятнистый конек, сероголовая гаичка, сибирский жулан и серый сорокопут, таловка, бурый дрозд, синехвостка, черноголовый чекан, а также гнездящиеся на скалах – беркут, сапсан, обыкновенная пустельга. Спорадически на гнездовье встречаются сибирская чечевица и овсянка-ремез (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996).

Несмотря на имеющиеся вполне определенные пространственные различия, видовой состав подгольцовой авифауны хребтов Верхоянского и Черского несомненно обладает и общими чертами. Это является следствием достаточно схожих закономерностей формирования подгольцовой авифауны самых крупных горных систем Якутии. Ее общее ядро слагают обычные виды, более или менее повсеместно распространенные в лесном поясе, откуда они почти повсеместно и проникают в подгольцы на гнездовье. Среди них белая и горная трясогузки, кукша, ворон, таловка, варакушка, пятнистый конек, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка, вьюрок. К этой же группе можно отнести и не столь распространенных (а местами даже редких) – каменушку, обыкновенную кукушку, кроншнепа-малютку, кедровку, сибирскую чечевицу, желтую трясогузку, зарничку, дубровника.

По открытым тундровым участкам в подгольцовый пояс из гольцового проникают характерные обитатели последнего – тундряная куропатка и американский конек. В авифауне подгольцов наиболее северных субарктических хребтов Якутии, например Полоусного и Кулар, присутствуют также виды, типичные для зональной тундры и лесотундры (населяющие при этом и горные тундры): азиатская бурокрылая ржанка, длиннохвостый поморник, краснозобый конек (Сыроечковский-мл. и др., 1996). Пространственное распространение этих видов в подгольцах в целом локализовано в обширной переходной области, охватывающей подгольцы северных горных хребтов Якутии и участки равнинной тундры и лесотундры, мозаично вплотную примыкающие к подножиям хребтов. К этой же области приурочены районы гнездования среднего кроншнепа и кроншнепа-малютки (Бутьев, 1983; Кищинский, 1988). Причем, по данным последних исследований (Сыроечковский-мл. и др., 1996), горные лиственничные редколесья подгольцов Полоусного кряжа – наиболее характерные местообитания именно кроншнепа-малютки. В подгольцовых редколесьях Полоусного кряжа предпочитаемые этим куликом ландшафты распространены весьма широко, в частности, в подавляющем большинстве речных долин на высотах 250-400 м н.у.м. Поэтому участки с высокой численностью вида распространены здесь не отдельными изолированными островами, а равномерно на довольно больших площадях (Сыроечковский-мл. и др., 1996).

Сибирский пепельный улит гнездится на высоте 700-1500, преимущественно до 1200 м н.у.м. (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996), что достаточно точно указыва-

ет на вертикальные границы его оптимальных местообитаний, расположенных в пределах подгольцового пояса. Он, безусловно, является самым характерным повсеместно распространенным видом подгольцовой авифауны субарктических гор Якутии, а также более восточных – Колымского и Корякского нагорий (Лабутин, 1959; Воробьев, 1963; Вепринцев и др., 1980; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Артюхов, 1988; Борисов и др., 1996).

4.2.5. Подгольцовая авифауна Колымского нагорья

Подгольцовый пояс занимает в Колымском нагорье обширные пространства. Распределение птиц в нем вследствие мозаичности ландшафта очень пестрое (Кищинский, 1968).

Наиболее характерные виды подгольцовой авифауны Колымского нагорья – таловка, обыкновенная чечевица, соловей-красношейка, пятнистый конек, корольковая и бурая пеночки, обыкновенная чечетка, а также щур и кедровка, экологически связанные с зарослями кедрового стланика. В небольшом количестве обитают: зимняк (только в приохотских горах), обыкновенная и глухая кукушки, белая куропатка, черноголовый чекан, зеленая пеночка, овсянка-крошка, дубровник (Кищинский, 1968). По участкам горной тундры в подгольцовый пояс из гольцового спускаются тундряная куропатка и американский конек. Зоогеографически подгольцовая авифауна представляет собой качественно обедненную авифауну тайги, лишенную настоящих дендрофильных видов, с участием не свойственных ей видов, например, американского конька, зимняка, белой куропатки. Наиболее беспрепятственно из тайги в подгольцовый пояс Колымского нагорья проникают виды, экологически связанные с кустарниковым ярусом леса или лесной подстилкой. Такие виды иногда распространяются от уровня моря до нижних частей гольцового пояса (обыкновенная чечевица, соловей-красношейка). У некоторых птиц, обычных в подгольцах Колымского нагорья, А.А. Кищинский (1968) выявил наличие ряда общих адаптаций экологического характера. Так у соловья-красношейки, таловки, бурой и корольковой пеночки, дубровника, обыкновенной чечевицы пролет либо вообще происходит поздно, либо основной пролет в конце мая идет по тайге, и лишь позже, в июне, птицы занимают гнездовые места в подгольцах. Брачный период у этих видов продолжителен (20-30 дней), а кладка происходит поздно, в конце июня и даже в начале июля, что значительно позже, чем у альпийских птиц. Яйца откладываются тогда, когда в районах гнездования уже нет снега, не случается ночных заморозков, а днем температуры достигают +15-25°. Условия в лесном и подгольцовом поясах к этому времени выравниваются. После вывода птенцов птицы очень интенсивно и быстро линяют и рано улетают. Основное направление этих общих адаптаций – сокращение длительности наиболее важных процессов в жизни вида и «сдвиг» их на очень короткий оптимальный летний период с конца июня до начала августа. Вероятно, эти адаптации следует рассматривать как неглубокие и сравнительно недавние приспособления исконно лесных видов к освоению наиболее суровых для них, но еще не критических условий (Кищинский, 1968).

Дальше других в направлении подгольцовой специализации ушли северо-восточные популяции щура *(P. e. kamtschatkensis)* и кедровки *(N. c. kamschatkensis)*, в течение всего года связанные с характерным элементом подгольцового ландшаф-

та – зарослями кедрового стланика. Однако и у них экологические связи с лесом далеко не прерваны, а лесное происхождение обоих видов не вызывает сомнений (Кищинский, 1988).

Очень характерным элементом подгольцовой авифауны Колымского нагорья является комплекс обитателей берегов горных потоков: большой крохаль, сибирский пепельный улит, перевозчик, горная и белая трясогузки. Каменушка, будучи в целом характерным обитателем горных рек нагорья, селится преимущественно в пределах лесного пояса, а в подгольцы проникает очень редко, по речным долинам, где имеются пойменные ивняки или хотя бы стланиковая ольха (Кищинский, 1968).

Ни один вид в Колымском нагорье не является подгольцовым по происхождению (т.е. проникшим по подгольцам в Северо-Восточную Сибирь), и ни один не встречается только в подгольцовом поясе. Но ряд видов, формирующих авифауну подгольцов, именно в этом поясе находит оптимальные условия и имеет там наибольшую численность, например, кедровка, таловка, обыкновенная чечетка, щур. Несомненно, подгольцовая авифауна сложилась как самостоятельный комплекс в Северо-Восточной Сибири геологически очень недавно и еще не успела выработать специфики, свойственной, например, гольцовому фаунистическому комплексу (Кищинский, 1968).

Между внутренними и приморскими частями нагорья существуют различия в авифауне подгольцового пояса, выражающиеся главным образом в количественных соотношениях видов. Так в подгольцовом поясе в горах по Колыме пятнистый конек многочислен, а в подгольцах приохотских гор его почти нет. В подгольцовом поясе приохотских гор не найдены зеленая пеночка и черноголовый чекан, но там значительно выше численность глухой кукушки, таловки, бурой пеночки, обыкновенной чечетки, щура; только там гнездится зимняк. Указанным отличиям А.А. Кищинский (1968) придавал зоогеографическое значение.

4.2.6. Подгольцовая авифауна Корякского нагорья

Подгольцовый пояс, занимающий более половины площади нагорья, образован зарослями кедрового и ольхового стлаников, кочкарниками и россыпями камней, с участками горной тундры. Наиболее характерные виды, формирующие авифауну подгольцовых стлаников, – обыкновенная и пепельная чечетки, белая куропатка, щур, варакушка, таловка, бурая пеночка, соловей-красношейка, сибирский жулан, сибирская завирушка, бурый дрозд, овсянка-ремез, овсянка-крошка, обыкновенная чечевица, сорока, обыкновенная и глухая кукушка. Кочкарные влажные поймы, заросшие густыми приречными ивняками и ерниками в чередовании с луговинами, населяют краснозобый конек, желтая трясогузка, полярная овсянка, дубровник (Кищинский, 1980).

Заросли стлаников подгольцового пояса граничат и порой смыкаются со стланиками зональных плакоров, похожими по облику. Авифауна этих, по существу, ландшафтных аналогов сходная, и различия носят лишь количественный характер. Например, овсянка-крошка, бурая пеночка и белая куропатка многочисленнее в стлаником межгорных котловин, а соловей-красношейка, сибирская завирушка и обыкновенная чечевица тяготеют преимущественно к горным стланикам. Почти

исключительно в подгольцовых стлаником обитает кедровка, и только в них – китайская зеленушка (Кищинский, 1980).

В верхней части подгольцового пояса нагорья стланики ниже и более разрежены. Там большую площадь занимают кочкарники с голубикой и багульником, населенные, как и на равнине, краснозобым коньком.

На сухих открытых склонах подгольцового пояса, занятых горно-тундровыми ассоциациями, обитают «выходцы» из гольцового пояса – тундряная курпатка, американский конек, обыкновенная каменка. В состав подгольцовой авифауны Корякского нагорья входят также виды, экологически чуждые собственно горным ландшафтам, но являющиеся типичными обитателями зональных тундр. На участках лишайниково-вороничных тундр гнездятся азиатская бурокрылая ржанка, лапландский подорожник, и вид «горно-приморского» распространения – монгольский зуек (Кищинский, 1980).

В юго-западной части нагорья среди подгольцовых склонов распространены редкие небольшие рощицы каменной березы. Специфической чертой, отличающей их авифауну от окружающих стлаников, является присутствие пятнистого конька (Лобков, 1986, 2003).

Для корякского горного ландшафта и прежде всего – для подгольцов характерны также зимняк, кречет, дербник, беркут и ворон. Эти виды гнездятся на деревьях, скалах и обрывах среди подгольцового ландшафта, и практически весь этот ландшафт служит им охотничьим угодьем. К этой же группе принадлежит и кедровка, хотя она в основном связана с кедровым стлаником (Кищинский, 1980).

Многие виды подгольцовой авифауны Корякского нагорья, экологически связанные с кустарниками и подстилкой, населяют обширные сплошные пространства и в горах, и на равнинах. Далее к западу и югу, в лесной зоне, древесные насаждения как бы «расклинивают» вертикальную составляющую их ареала, и они обитают, с одной стороны, в ивняках речных долин (под пологом леса или чаще вне его) или безлесных приморских низин, а, с другой стороны, в подгольцовом поясе (Кищинский, 1980). Аналогичное разорванное по вертикали («диапоясное») размещение отмечено, например, для соловья-красношейки, бурой пеночки, обыкновенной чечетки и белой куропатки в Колымском нагорье (Кищинский, 1968); для некоторых видов – также на Камчатке (Лобков, 1986, 2003) и на юге Дальнего Востока (Назаренко, 1971, 1979, 1983).

Авифауна подгольцового пояса Корякского нагорья формируется в основном бореально-гипоарктическими видами и видами, свойственными лесной зоне, но не строго дендрофильными, а способными к обитанию в почти безлесной местности. Некоторые из них (соловей-красношейка, сибирская завирушка, обыкновенная чечевица, бурая пеночка), по мнению А.А. Кищинского (1980), имеют подгольцовый генезис, но в настоящее время широко представлены в авифауне лесной зоны Северо-Восточной Сибири. Кроме редкой и спорадичной китайской зеленушки, нет ни одного вида, который обитал бы только в подгольцовом поясе. При этом, там находят оптимальные условия и имеют наивысшую численность таловка, обыкновенная чечетка, бурый дрозд, обыкновенная чечевица, соловей-красношейка, сибирская завирушка и особенно кедровка и щур. Последние два вида теснейшим образом связаны здесь с кедровым стлаником, прежде всего в трофическом отношении, и не проникают за пределы его ареала. Лишь у них сформи-

ровались «стланиковые» расы *N. c. kamtschatkensis Barr.-Ham.* и *P. e. kamtschatkensis (Dyb.)* (Кищинский, 1980).

Чрезвычайно характерный комплекс видов, принимающий участие в формировании авифауны подгольцов нагорья, связан с берегами горных потоков. В их верховьях, где выражена долина с галечными косами и прирусловыми ивняками, обитают сибирский пепельный улит (спорадически американский пепельный улит) и каменушка, а также – горная и белая трясогузки, длинноносый и большой крохали, чирок-свистунок, галстучник и перевозчик (Кищинский, 1980).

4.2.7. Подгольцовая авифауна гор Азиатской Субарктики как отражение трансконтинентальных закономерностей ее формирования

Выявленные наиболее существенные закономерности формирования подгольцовой авифауны ГАС либо имеют достаточно общий характер и сходное проявление на всем протяжении от Урала до Корякского нагорья, либо демонстрируют четкий вектор их пространственных изменений в пределах Азиатского континента.

Анализ региональных подгольцовых авифаун подтвердил, что на современном этапе своего формирования авифауна подгольцового пояса всей цепи гор Азиатской Субарктики демонстрирует переходный характер между лесным и гольцовым поясами. Иными словами, один из основных аспектов формирования подгольцовой авифауны ГАС связан с непосредственным встречным взаимовлиянием северотаежной или лесотундровой авифауны нижней части горных склонов и гольцовой авифауны горных вершин.

Подгольцовая авифауна гор Азиатской Субарктики формируется в основном за счет достаточно активного проникновения в вертикальном направлении многих обитателей лесного пояса выше границы распространения древесной растительности. Число видов, проникающих в подгольцы «снизу», заметно больше и в региональных подгольцовых авифаунах, и в подгольцовом поясе цепи ГАС в целом. При этом, основу этой группы видов составляют не собственно лесные, дендрофильные виды птиц, а экологически связанные с кустарниковой, кустарничковой и луговой растительностью (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Естафьев, 1977, 1981; Романов, 1996, 2003 а, 2004 б). Преимущества именно этих видов при освоении подгольцов в значительной мере предопределены характерной для подгольцов ГАС повышенной мозаичностью подгольцового ландшафта, с непрерывным чередованием лесных опушек, разнотравно-осоковых луговин, кустарниковых куртин, небольших заболоченных участков. Мозаичность подгольцовых ландшафтов в процессе формирования местной авифауны ГАС существенно повышает ее видовое разнообразие, разнородность ее генезиса и качественно сближает ее с авифаунами не только лесного, но и гольцового пояса. Дендрофильных видов в подгольцовой авифауне гор Азиатской Субарктики немного, и распространение их, имеющее и без того точечный характер, крайне ограничено. К примеру, на Приполярном Урале туда проникают лишь сероголовая гаичка, обыкновенный клест, щур, вьюрок, снегирь (Естафьев, 1981), на плато Путорана – кукша и вьюрок, в горах Якутии – вьюрок, сероголовая гаичка, свиристель, шур, кедровка (Воробьев, 1963), в Колымском и Корякском нагорье – щур и кедровка (Кищинский, 1968, 1980).

Характерна региональная специфика видового состава вселенцев из лесного пояса в подгольцовый. В этом отношении, например, наглядны отличия плато Путорана от Колымского и Корякского нагорьев, Верхоянья и хребта Черского, Приполярного Урала. Во-первых, в подгольцы Путорана не проникают многие виды, населяющие леса у подножий горных склонов, как самого плато, так и других рассматриваемых горных систем Азиатской Субарктики. Например, в состав подгольцовой авифауны гор Якутии, в отличие от путоранской, входят обыкновенная чечевица, сибирский жулан, черноголовый чекан, щур, сероголовая гаичка, серый сорокопут, кроншнеп-малютка, свиристель (Воробьев, 1963), а в состав фауны гор северо-востока Сибири, за исключением последних 5 видов, также входит глухая кукушка (Кищинский, 1980, 1988). Во-вторых, в подгольцах Путорана полностью отсутствует ряд птиц, широко распространенных по таежной зоне (или некоторым обширным ее частям), но почти или абсолютно не заселяющих леса плато Путорана в силу их значительной удаленности к северу, западу и востоку от границ ареалов этих видов. В горах Якутии к их числу относятся пятнистый конек, овсянка-ремез, кедровка (Воробьев, 1963), в горах северо-востока Азии (включая предыдущие виды) – сорока, соловей-красношейка, зеленая, корольковая и бурая пеночки, китайская зеленушка, дубровник (Кищинский, 1988), на Приполярном Урале – певчий дрозд, луговой конек, луговой чекан, зяблик (Естафьев, 1981).

Значительно меньше в авифауне подгольцового пояса ГАС видов, спускающихся сюда из выше расположенных гольцов. В подгольцовый пояс по открытым тундровым участкам проникают наиболее характерные обитатели гольцового пояса. Во-первых, это почти повсеместно демонстрируют представители собственно горного комплекса: тундряная куропатка и обыкновенная каменка, альпийский вид – американский конек. Во-вторых, аналогично ведут себя тундровые виды, экологически не связанные с горами, но распространенные при этом в гольцовых ландшафтах. Все эти виды проникают в подгольцы «строго сверху» на большей части территории ГАС, где в нижней части высотного профиля хорошо выражен полноценный лесной пояс, например, на Приполярном Урале, в центральной и южной частях Путорана, в Центральном Верхоянье. Однако вектор их проникновения намного более произволен в северных окраинах горных массивов Азиатской Субарктики, где лесной пояс выклинивается, и где участки равнинной тундры и лесотундры непосредственно смыкаются с подгольцами. Здесь тундровые виды могут проникать в подгольцы, поднимаясь вверх, от подножий в горы, по более или менее однородному ландшафту. Эта закономерность выявлена для подгольцовой авифауны, формирующейся в самых северных частях ГАС, например, на Полярном Урале (Морозов, 1989; Головатин, Пасхальный, 2005), в северных районах Путорана (Романов, 1996) и Анабара (Бабенко, 2007, Поспелов, 2007), на хребтах Полоусном и Кулар в Якутии (Сыроечковский-мл. и др., 1996).

Для подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики выявлено общее ядро авифауны. Его составляют зимняк, белая и тундряная куропатки, обыкновенная кукушка, краснозобый и американский коньки, горная и белая трясогузки, ворон, таловка, обыкновенная каменка, варакушка, бурый дрозд, обыкновенная и пепельная чечетки, овсянка-крошка. Все эти виды будучи более или менее обычными, одновременно участвуют в формировании подгольцовой авифауны почти всех горных стран Азиатской Субарктики (в 5 из 6 регионов). Глобально повсеместный

характер их распространения в этой обширной области Азии в какой-то мере нарушает лишь отсутствие зимняка, обыкновенной кукушки, горной и белой трясогузок, таловки на Анабаре, американского конька и бурого дрозда – на Урале, краснозобого конька – в Колымском нагорье. Не столь повсеместно, но также достаточно широко распространены в цепи ГАС чирок-свистунок, большой крохаль, дербник, сибирский пепельный улит, перевозчик, желтая трясогузка, обыкновенная чечевица, щур, полярная овсянка, лапландский подорожник. Все они имеют взаимно сильно отличающиеся уровни численности, и при этом каждый из них одновременно участвует в формировании подгольцовой авифауны четырех из шести горных стран Азиатской Субарктики (табл. 3 приложения).

В целом гнездовая авифауна подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики достаточно разнообразна и насчитывает 103 вида. Однако проведенный анализ выявил, что лишь 25% (26 видов) из них более или менее повсеместно формируют подгольцовую авифауну субарктических гор на всем протяжении от Приполярного и Полярного Урала до Корякского нагорья. Большая их часть (75%) входит в состав подгольцовых авифаун одной-двух, реже трех горных систем Азиатской Субарктики. Это связано с существенной региональной спецификой процесса формирования подгольцовой авифауны в каждом регионе и, вероятно пионерным этапом освоения подгольцов многими «проникающими» видами, первые попытки которых освоить подгольцы увенчались успехом пока лишь в отдельных районах отдельных горных систем. Выявлена закономерность, в соответствии с которой большинство (n=51) регионально специфичных видов достаточно четко приурочены либо к западной половине цепи ГАС (Урал, Путорана), либо – к восточной (от Верхоянья до Корякского нагорья). На западе таких видов больше (n=31), на востоке меньше (n=20). Среди видов, формирующих подгольцовую авифауну только западных ГАС, – морянка, синьга, обыкновенный турпан, полевой лунь, хрустан, белохвостый песочник, полярная крачка, сибирский и луговой коньки, желтоголовая трясогузка, черногорлая завирушка, весничка, луговой чекан, чернозобый и певчий дрозды, зяблик, тростниковая овсянка и др. В составе подгольцовой авифауны только восточных ГАС – клоктун, каменушка, горбоносый турпан, беркут, чеглок, монгольский зуек, американский пепельный улит, кроншнеп-малютка, глухая кукушка, полевой жаворонок, кедровка, зеленая, корольковая и бурая пеночки, соловей-красношейка, китайская зеленушка, дубровник и др. Выявлено лишь четыре вида (средний кроншнеп, воронок, синехвостка, сибирская чечевица), область проникновения которых в подгольцы ограничена центральной частью Азиатской Субарктики – плато Путорана и горами Якутии.

Ряд приведенных выше сравнительных данных выявляет закономерность, в соответствии с которой подгольцовая авифауна каждой горной страны Азиатской Субарктики в целом формируется под непосредственным воздействием авифауны лесного пояса соответствующего региона, в связи с чем ее особенности в значительной степени определяются особенностями местной лесной авифауны. Мы усматриваем в этом аналогию взаимоотношения авифаун зональной лесотундры и северной тайги в масштабе всей Евразии. Известны многочисленные доказательства того, что особенности отдельных участков зональной лесотундры определяются видами, проникающими сюда из бореальной зоны (Данилов, 1966). Поэтому

отдельные регионы лесотундры при орнитогеографическом районировании соответствуют сопредельным областям бореальной зоны, а не тундровой.

Закономерности формирования подгольцовой авифауны во многих отношениях напоминают собой горный аналог закономерностей формирования авифауны зональной лесотундры на равнинах. Среди сходных особенностей: существенное обеднение видового состава (в частности, за счет дендрофильных видов) по сравнению с лесными ландшафтами; отсутствие в фауне видов, гнездящихся только в редколесьях, при наличии одного общего вида (варакушки), находящего экологический оптимум как в подгольцах ГАС, так и в зональной лесотундре (Успенский, 1960; Чернов, 1978); смешанный в целом характер этих авифаун, сочетающий в себе признаки фаун тундровых (горно-тундровых) и лесных ландшафтов.

При этом, об определенной автономности формирования авифауны подгольцов в некоторых регионах ГАС, вероятно, свидетельствует широкое распространение ряда видов в пределах именно этого пояса, тогда как в лесном поясе соответствующего региона они отсутствуют. Таков, например, характер вертикального размещения у галстучника, сибирского пепельного улита, азиатского бекаса, обыкновенной каменки в Корякском нагорье, у кроншнепа-малютки, обыкновенной каменки, варакушки, щура в Колымском нагорье.

Более того, в зоогеографическом отношении подгольцовая авифауна гор Азиатской Субарктики, на современном этапе ее формирования, имеет вполне определенные специфичные черты. И не только за счет собственной структуры авифауны, формируемой особым сочетанием видов, распространенных в лесных и горно-тундровых ландшафтах, но также видов, в значительной степени экологически связанных именно с подгольцовыми ландшафтами: сибирским пепельным улитом, кедровкой *(N. c. kamtschatkensis)*, щуром *(P. e. kamtschatkensis)* и, вероятно, – кроншнепом-малюткой.

Из специфических горных видов, генезис которых связан с обширной почти повсеместно горной Северо-Восточной Азией, в формировании подгольцовой авифауны особое место занимает сибирский пепельный улит. Этот кулик – единственный характерный вид почти всей цепи ГАС (эндемик заенисейской ее части), область основного распространения которого почти точно совпадает с границами обширных горных областей Азиатской Субарктики (Воробьев, 1963; Кищинский, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Романов, 1996, 2004 б, 2008 б; Поздняков, Гермогенов, 2002). Он не проникает лишь на Приполярный и Полярный Урал. Особенности его пребывания в ГАС – один из ключевых компонентов, формирующих горную специфику авифауны этой части суши вообще и подгольцовой авифауны в частности. Он, безусловно, является самым типичным из повсеместно распространенных видов подгольцовой авифауны субарктических гор Якутии, а также более восточных – Колымского и Корякского нагорий (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Андреев, 1980; Борисов и др., 1996). Высотный интервал вертикальной составляющей его ареала в этих горных системах – 700-1500 м н.у.м. В восточной (Корякское нагорье (Кищинский, 1988) и западной (плато Путорана) частях видового ареала верхний предел распространения вида ограничен высотами, близкими к 800 м н.у.м. В горных ландшафтах Путорана сибирские пепельные улиты повсеместно населяют лесной пояс и локально – подгольцовый и гольцовый пояса. Это отличает плато Путорана от Колымского и Корякского нагорий, а также

от горных хребтов Якутии, где сибирский пепельный улит, хотя и гнездится в лесном поясе (Поздняков, Гермогенов, 2002), но в целом наиболее характерен для подгольцового пояса (Воробьев, 1963; Андреев, 1980; Кищинский, 1988). Это объясняется весьма ограниченным распространением пригодных для вида местообитаний на вершинах плато Путорана. Возможно, это в какой-то мере объясняется тем, что обычными местообитаниями сибирского пепельного улита являются окрестности речных наледей – наледные поля (Поздняков, Гермогенов, 2000; Романов, 2008 б). Из-за особенностей строения речных долин на плато Путорана они чаще образуются в лесном поясе, а в горах восточнее – в подгольцах (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996).

Сибирский пепельный улит почти не выходит в своем распространении за пределы горного ландшафта Субарктики, и многие особенности его биологии и экологии можно рассматривать как адаптацию к жизни в условиях высокоширотных гор. В частности, гнезда сибирский пепельный улит устраивает на обширных плоских каменистых участках (горные шлейфы или морена), характеризующихся исключительной разреженностью (или полным отсутствием) древесной растительности, и абсолютным господством тундровой растительности с преобладанием мохово-лишайниковых ассоциаций. При этом, анализ биотопических предпочтений вида позволяет предположить, что при выборе мест гнездования абсолютная высота сама по себе не играет существенной роли. Выбор, скорее всего, определяется наличием хорошо выраженных долин горных водотоков или озерных котловин с прибрежными галечниками. Немаловажны также сроки схода снега и появления открытой воды. В условиях плато Путорана для сибирских пепельных улитов по этим показателям более привлекателен лесной пояс, в условиях более восточных гор – подгольцовый (Романов, 2008 б).

Как на северо-западе, так и на северо-востоке своего ареала сибирский пепельный улит экологически неразрывно связан с прибрежными (главным образом прирусловыми) галечниками на горных ручьях и реках с быстрым течением (Кречмар, 1966; Кищинский, 1988; Романов, 1996, 2003 а, 2006 а, б; Романов и др., 2007). Взрослые сибирские пепельные улиты различного статуса пребывания держатся преимущественно на горных реках со множеством порогов, перекатов, песчано-галечных кос и отмелей. Эти птицы предпочитают широкие участки речных русел, ветвящихся боковыми второстепенными руслами с широкими плоскими безлесными берегами, где мозаично чередуются галечные, песчаные и илистые участки, фрагментарно задернованные и покрытые мхом, осокой, луговым разнотравьем, кустами ивняка. Местами эти участки переувлажнены или заболочены, с обилием лужиц и мелких ручейков. Предпочтение улитами безлесных прирусловых участков частично объясняет их повышенную численность в тундроподобных ландшафтах лесного пояса, формирующихся в районах образования обширных наледей (Поздняков, Гермогенов, 2000; Романов, 2006 б, 2008 б) или долго сохраняющихся снежников (Кречмар, 1966).

В подгольцах восточных ГАС, простирающихся от Верхоянского хребта до Корякского нагорья, где одним из главных ландшафтообразующих элементов является широко распространенный кедровый стланик, формируется специфический комплекс видов. Этот комплекс состоит из восточных стланиковых форм кедровки *(Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis Barr.-Ham.)* и щура *(Pinicola enucleator*

kamtschatkensis (Dyb.), экологически и географически связанных с кедровым стлаником. Обе эти формы находят экологический оптимум в подгольцовых поясах как гор Южной Якутии, так и северо-востока Сибири (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988). В пределах подгольцового пояса гор западной половины Азиатской Субарктики (Анабар, Путорана, Урал) кедровый стланик не распространяется (Андрулайтис и др., 1976; Малышев, 1976 а, б; Норин, 1995; Куваев, 2006). Поэтому здесь отсутствует орнитокомплекс, столь характерный для востока ГАС. Эти качественные отличия в формировании подгольцовых авифаун западных и восточных горных стран Азиатской Субарктики имеют зоогеографический характер и отражают пространственные изменения закономерностей формирования авифауны в цепи ГАС при движении с востока на запад.

Как показали результаты исследования Е.Е. Сыроечковского-мл. с коллегами (1996), горные лиственничные редколесья подгольцов Полоусного кряжа оказываются характерным местообитанием для кроншнепа-малютки. Он селится в горных речных долинах и котловинах, на пологих склонах увалов и гор (Воробьев, 1963; Артюхов, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996). Стремление кроншнепа-малютки гнездиться на гарях и вырубках, отмеченное ранее рядом авторов (Лабутин, 1959, Вепринцев и др., 1980, Labutin et al., 1982), вероятно, является лишь частным случаем его биотопических предпочтений. Дело в том, что в Северном и Среднем Верхоянье наиболее подходящие для кроншнепа-малютки долины рек, котловины и нижние части склонов, как правило, заняты хорошо развитой сомкнутой тайгой, мало пригодной для гнездования этого вида. Лиственничники с разреженным древостоем расположены здесь в первую очередь на гарях, вырубках или в местах обширных ветровалов. Естественные разреженные криволесья чаще встречаются на склонах высоко в горах, но осваиваются они кроншнепом-малюткой по каким-то причинам крайне ограниченно (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996). На 200-300 км севернее, в подгольцовых редколесьях Полоусного кряжа, предпочитаемые видом ландшафты распространены гораздо более широко, в частности, в подавляющем большинстве речных долин на высотах 250-400 м н.у.м. Поэтому участки с высокой численностью вида распространены здесь не отдельными изолированными островами, а равномерно на довольно больших площадях (Сыроечковский-мл. и др., 1996). На основании этого Е.Е. Сыроечковский-мл. с соавторами (1996) полагает, что естественный оптимум ареала вида находится не в горах Верхоянья, как считалось ранее (Воробьев, 1963), где в силу обстоятельств были до недавнего времени сконцентрированы основные гнездовые находки вида, а севернее, в подгольцовых редколесьях Северной Якутии. Возможно, кроншнеп-малютка с достаточно высокой плотностью населяет подгольцовые лиственничные редколесья и других гор Азиатской Субарктики. По данным, полученным на зимовках вида в Австралии, численность кроншнепов-малюток составляет не менее 180 тысяч птиц, всего в 2,5 раза меньше, чем у наиболее массового вида Восточноазиатско-Австралийского пролетного пути – песочника-красношейки (Allerstam, 1990; Бартер, 1996). Очевидно, что, учитывая особенности экологии вида, его гнездовой ареал на севере Азии и, в частности в горах Азиатской Субарктики, должен быть достаточно обширным. В Якутии именно горные лесотундровые районы являются в настоящее время наименее изученными орнитологами. При условии интенсификации работ на этих территориях возможны открытия новых районов гнездования кроншнепа-малютки.

В пользу правомерности того, что этот вид куликов тесно связан с горными лиственничными редколесьями, в том числе и подгольцовыми, свидетельствует также характер его распространения и на севере Средней Сибири (Бутьев, 1983). Везде, где в этом регионе кроншнеп-малютка был найден обычным на гнездовье на более или менее обширных территориях, местность представляла собой всхолмленные предгорья, гряды высоких холмов и увалов, и в целом ее можно было бы идентифицировать как субарктическое низкогорье. Это было выявлено в верховьях р.Кочечум и на водоразделе рек Мойеро и Вилюя (Козлова, 1962), на севере Вилюйского бассейна, по Вилюе-Хатангской и Вилюе-Оленекской возвышенностям (Андреев, 1974), у восточных предгорий Путорана – на оз.Чиринда и в верховьях р.Котуй (Рогачева, 1988; Рогачева и др., 2008). При этом, единичные малочисленные гнездовые популяции кроншнепа-малютки известны на севере Средней Сибири как в горных ландшафтах плато Путорана (Романов, 1996; Романов, Голубев, 2007), так и на обширных предгорных равнинах (Волков, 1988).

Таким образом, выявлено, что формирование подгольцовой авифауны гор Азиатской Субарктики на современном этапе – продукт сложного сочетания двух процессов.

Во-первых, процесса взаимодействия сообществ птиц гольцового и горнолесного поясов. Виды птиц, формирующие авифауну подгольцов всех ГАС, определяют ее самые общие черты и подчеркивают единство ее «двойного» генезиса на всей рассматриваемой части континента. Региональную специфику создают многие виды, проникающие в подгольцы лишь некоторых горных систем Азиатской Субарктики. Характерна нестабильность видового состава подгольцовой авифауны из-за существенной межгодовой изменчивости климатических и гидрологических показателей. В случае направленных изменений условий внешней среды (например, потепления климата) в первую очередь следует ожидать активизацию динамики формирования подгольцовой авифауны.

Во-вторых, процесса становления и распространения в ГАС собственных, специфических для подгольцов форм. Таких, например, как восточные стланиковые формы кедровки (*Nucifraga caryocatactes kamtschatkensis Barr.-Ham.*) и щура (*Pinicola enucleator kamtschatkensis (Dyb.)*, которые, распространяясь из берингийской лесотундры, не проникли западнее Верхоянья. Кроншнеп-малютка освоил горы Якутии и низкогорья к западу до плато Путорана. Наиболее широко, от Корякского нагорья до Путорана, распространился сибирский пепельный улит. Никто из них не проник столь далеко на запад, чтобы достичь Урала. Области их основного обитания перекрываются в настоящее время в горах Якутии, где таким образом в формировании региональной авифауны принимают участие все специфичные для подгольцовых ландшафтов ГАС виды птиц.

4.3. Структура авифауны лесного пояса гор Азиатской Субарктики

В авифауне лесного пояса каждого региона представлены почти все виды (88-94%) авифауны ГАС. Поэтому изложенные в главе 6 общие закономерности формирования всей авифауны ГАС полностью распространяются на авифауну лесного пояса. Это касается уровня и характера пространственных изменений видового разнообразия, таксономической структуры, соотношения различных типов фаун и географо-генетических групп.

Таблица 19. Число видов в авифаунах лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Показатели	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	**Суммарное число гнездящихся и вероятно гнездящихся видов**	119	129	68	119	120	90
2	**Представленность гнездящихся в каждом регионе видов от общего числа гнездящихся в ГАС (в %)**	64	69	36	64	64	48

Авифауну лесного пояса различных горных систем Азиатской Субарктики формируют от 68 до 129 видов птиц (табл. 19). Закономерно, что на фоне видового разнообразия горно-таежной авифауны, насчитывающей в большинстве регионов около 120 видов, самые низкие его показатели характерны для двух регионов: Анабарского плато и Корякского нагорья. Именно для них характерны также наименьшие показатели уровня представленности авифауны лесного пояса ГАС. Оба региона (хотя и расположены в разных широтах) имеют экстремальные физико-географические условия внешней среды, выражающиеся прежде всего в особенностях господствующего типа растительности. Регионы находятся на северном пределе широтных границ распространения древесной растительности, которая в значительной мере фрагментирована и представлена главным образом зарослями стлаников или отдельными, небольшими по занимаемой площади участками редколесий.

Уровень представленности авифауны лесного пояса ГАС в авифауне всех рассматриваемых регионов, кроме двух наиболее бедных в фаунистическом отношении Анабара и Корякского нагорья, находится приблизительно на одном уровне, составляя 64-69%. Данные показатели свидетельствуют о том, что в большинстве регионов основную часть (значительно более половины) авифауны лесного пояса формируют виды, входящие как в региональный, так и в общий список птиц, гнездящихся в ГАС. Прослеживается очевидное взаимное сходство региональных лесных авифаун и определенная однородность авифауны лесного пояса гор Азиатской Субарктики в целом. В то же время в каждой из обсуждаемых региональных лесных авифаун отсутствует почти треть (31-36%) видов, формирующих общую лесную авифауну всей цепи гор Азиатской Субарктики, что указывает на имеющуюся специфику региональных авифаун и связанные с ней зоогеографические отличия.

Представители всех 11 отрядов, формирующих общую горно-таежную авифауну ГАС, входят в состав региональных авифаун лесных поясов гор Якутии и Колымского нагорья (табл. 20). Таксономический состав лесной авифауны плато Путорана и Корякского нагорья обеднен на один отряд, Приполярного и Полярного Урала – на два отряда. Таксономический состав авифауны лесного пояса Анабарского плато,

Таблица 20. Таксономическая структура гнездовых авифаун лесного пояса гор Азиатской Субарктики, число видов

№	Отряды	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	1	3	1	2	3	2	3
2	Поганкообразные	–	–	–	1	1	1	1
3	Гусеобразные	14	23	13	17	20	17	27
4	Соколообразные	12	12	5	12	12	8	15
5	Курообразные	5	3	2	4	3	1	6
6	Ржанкообразные	19	23	15	24	17	17	34
	в т. ч.: кулики	15	18	13	19	14	12	27
	и чайковые	4	5	2	5	3	5	7
7	Кукушкообразные	2	2	–	2	2	2	2
8	Совообразные	4	3	–	5	5	3	5
9	Стрижеобразные	–	1	–	1	1	–	1
10	Дятлообразные	3	4	1	3	3	2	5
11	Воробьинообразные	59	55	31	48	53	37	86
	Итого	**119**	**129**	**68**	**119**	**120**	**90**	**185**

лежащего в пределах распространения самых северных в мире лесов и редколесий, редуцирован наиболее существенно и представлен лишь семью отрядами (табл. 20).

Как и авифауну лесного пояса гор ГАС в целом, лесную авифауну всех рассматриваемых его частей формируют в основном представители четырех отрядов: гусеобразных (Anseriformes), соколообразных (Falconiformes), ржанкообразных (Charadriiformes), воробьинообразных (Passeriformes).

Суммарно на их долю в различных горных системах приходится от 86,0 до 93,5 %. Данные таблицы 21 показывают, что таксономическая структура гнездовой авифауны и пропорции соотношений удельного веса различных отрядов (в %) в общем сохраняются на всем протяжении цепи гор Азиатской Субарктики от Приполярного Урала до Корякского нагорья. Данная закономерность свидетельствует в пользу значительной однородности таксономической структуры гнездовой авифауны ГАС. Достаточно целостную картину таксономической структуры авифауны ГАС не нарушает даже несколько повышенный удельный вес (в %) отдельных отрядов, например, воробьинообразных на Приполярном и Полярном Урале или ржанкообразных на Анабарском плато.

В авифауне лесного пояса пропорции соотношений удельного веса различных типов фаун (в %) не столь изменчивы, как в гольцах или подгольцах, и в общем сохраняются на всем протяжении цепи ГАС от Приполярного Урала до Корякского нагорья (табл. 22, 23).

Таблица 21. Соотношение таксономических групп в гнездовых авифаунах лесного пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Отряды	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	0,8	2,2	1,3	1,5	2,2	1,8	1,6
2	Поганкообразные	0	0	0	0,7	0,7	0,9	0,5
3	Гусеобразные	11,8	16,8	16,9	13,1	15,0	15,9	14,5
4	Соколообразные	10,1	8,7	6,5	9,2	9,8	9,3	8,1
5	Курообразные	4,2	2,9	3,9	3,1	3,0	1,8	3,2
6	Ржанкообразные	16,0	19,0	25,9	21,5	16,5	22,4	18,3
	в т. ч.: кулики	12,6	15,3	22,1	17,7	14,3	17,7	14,5
	и чайковые	3,4	3,7	3,8	3,8	2,2	4,7	3,8
7	Кукушкообразные	1,7	1,5	0	1,5	1,5	1,8	1,1
8	Совообразные	3,4	2,2	0	3,8	3,7	2,8	2,7
9	Стрижеобразные	0	0,7	0	0,7	0,7	0,9	0,5
10	Дятлообразные	2,5	2,9	1,3	2,3	2,2	1,8	2,7
11	Воробьинообразные	49,5	43,1	44,2	42,6	44,7	40,6	46,8
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Таблица 22. Число видов различных типов фаун в авифаунах лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	8	18	17	17	12	13	24
2	Сибирский	42	56	30	53	53	37	69
3	Европейский	18	4	–	1	1	–	19
4	Китайский	3	6	–	5	11	5	13
5	Тибетский	–	–	–	–	1	1	1
6	Широкораспространенные	48	45	21	43	42	34	59
7	Американский	–	–	–	–	–	–	–
	Итого	**119**	**129**	**68**	**119**	**120**	**90**	**185**

Примечание: к видам сибирского типа фауны в горах Якутии, Колымском и Корякском нагорьях и колонке «Всего» отнесены также 2 сибирско-американских вида.

Таблица 23. Соотношение авифаунистических комплексов в авифаунах лесного пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	6,7	13,9	25,0	14,3	10,0	14,4	13,0
2	Сибирский	35,3	43,5	44,1	44,6	44,2	41,2	37,3
3	Европейский	15,2	3,1	0	0,8	0,8	0	10,3
4	Китайский	2,5	4,6	0	4,2	9,2	5,5	7,0
5	Тибетский	0	0	0	0	0,8	1,1	0,5
6	Широкораспространенные	40,3	34,9	30,9	36,1	35,0	37,8	31,9
7	Американский	0	0	0	0	0	0	0
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Данная закономерность свидетельствует в пользу достаточно единообразного формирования структуры авифауны лесного пояса видами различных типов фаун и, соответственно, значительной однородности структуры лесной авифауны ГАС. Сибирские и широкораспространенные виды являются в лесном поясе всех гор Азиатской Субарктики, безусловно, наиболее значимыми по доле участия фаунистическими группами. Виды арктического типа фауны составляют третью по значимости группу в лесной авифауне плато Путорана и всех простирающихся восточнее горных систем Азиатской Субарктики. Особую региональную специфику лесной авифауне Урала придают европейские виды, широко представленные только в этом регионе и составляющие там третью по значимости фаунистическую группу (15%). В лесном поясе Колымского нагорья виды китайского типа фауны, по доле участия (9%) почти не уступающие арктическим видам, составляют одну из четырех наиболее значимых фаунистических групп. В авифауне лесного пояса Анабарского плато, занимающего в цепи ГАС наиболее высокоширотное положение, максимальна доля арктических видов и минимальна доля широкораспространенных.

Основу авифауну лесного пояса почти всей цепи ГАС (за исключением Анабара) слагают (в порядке сокращения долевого участия) виды трех географо-генетических групп: широкораспространенные (30-50%), бореальные (20-32%) и бореально-гипоарктические (17-25%) (табл. 24, 25). На Анабарском плато, занимающем в цепи ГАС наиболее высокоширотное положение, соотношение наиболее значимых географо-генетических групп в структуре авифауны лесного пояса наиболее специфично. В авифауне лесного пояса Анабара преобладают бореально-гипоарктические виды, на втором месте гипоаркты и лишь на третьем – широкораспространенные.

Таблица 24. Число видов различных географо-генетических групп в авифаунах лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Эоаркты	–	–	1	–	–	–	1
2	Гемиаркты	4	10	8	9	6	6	14
3	Гипоаркты	9	17	14	16	14	12	18
4	Бореально-гипоарктические	20	25	20	23	20	23	27
5	Бореальные	24	33	12	31	38	21	47
6	Широкораспространенные	60	43	12	39	41	27	75
7	Арктоальпийские	2	1	1	1	–	–	2
8	Альпийские	–	–	–	–	1	1	1
	Итого	**119**	**129**	**68**	**119**	**120**	**90**	**185**

Таблица 25. Соотношение географо-генетических групп в авифаунах лесного пояса гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Эоаркты	0	0	1,5	0	0	0	0,5
2	Гемиаркты	3,4	7,7	11,8	7,6	5,0	6,7	7,6
3	Гипоаркты	7,6	13,2	20,6	13,4	11,7	13,4	9,7
4	Бореально-гипоарктические	16,8	19,4	29,4	19,3	16,7	25,5	14,6
5	Бореальные	20,1	25,6	17,6	26,0	31,6	23,3	25,4
6	Широкораспространенные	50,4	33,3	17,6	32,9	34,2	30,0	40,6
7	Арктоальпийские	1,7	0,8	1,5	0,8	0	0	1,1
8	Альпийские	0	0	0	0	0,8	1,1	0,5
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

4.3.1. Авифауна лесного пояса Полярного и Приполярного Урала

Авифауна лесного пояса Полярного Урала формируется в условиях высокой мозаичности ландшафта. Древесная растительность, находящаяся здесь на пределе зонального распространения и представленная смешанными лесами, редколесьями, высокими древовидными ивняками, сильно фрагментирована в пространстве и разбита на ленточные и островные массивы. Для каждого типа древесной растительности характерны достаточно специфичные сообщества птиц. Типичные обитатели смешанных елово-лиственничных лесов – теньковка, зеленая пеночка, кедровка, чернозобый дрозд, синехвостка, щур, обыкновенный клест, обыкновенный снегирь. Специфику авифауны парковых редколесий определяют обыкновенная кукушка, дербник, свиристель, сибирская завирушка, таловка, зарничка, вьюрок, белокрылый клест (Данилов, 1966; Морозов, 1989; Рыжановский, 1998; Рябицев, 2001; Головатин, Пасхальный, 2005). При этом в редколесьях повсеместно распространены весничка, таловка, белобровик, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка и тундряная куропатка, а остальные значительно более локально. Авифауна высоких древовидных кустарников приобретает качественные отличия благодаря желтоголовой трясогузке, камышевке-барсучку, черноголовому чекану, весничке, варакушке, белобровику, обыкновенной чечетке. Местами к этой группе могут присоединяться птицы, характерные в пределах региона для кустарниковых тундр (белая куропатка, луговой конек) или редколесий (таловка, вьюрок) (Данилов, 1966; Морозов, 1989; Рыжановский, 1998; Рябицев, 2001; Головатин, Пасхальный, 2005).

Ландшафтной особенностью лесного пояса Приполярного Урала является темнохвойная тайга (ельники с примесью березы, лиственницы, кедра), начинающаяся с высоты 200-300 м н.у.м. Большинство видов птиц, формирующих авифауну лесного пояса в горах, широко распространены в предгорье и на прилегающих к Уралу равнинах. Но, безусловно, авифауна горной тайги обеднена по сравнению с предгорной тайгой. Например, в горы не проникают черный стриж, удод, обыкновенный скворец, садовая славка, деряба, а также дубровник, активно осваивающий горные ландшафты Азиатской Субарктики от Верхоянья и восточнее.

В авифауне горно-лесного пояса Приполярного Урала наиболее типичны чеглок, дербник, тетерев, глухарь, рябчик, обыкновенная кукушка, ястребиная сова, трехпалый дятел, кукша, кедровка, свиристель, пеночки – теньковка и таловка, сероголовая гаичка, синехвостка, дрозды – белобровик, рябинник, чернозобый, обыкновенная чечетка, вьюрок, щур, белокрылый клест, обыкновенный снегирь, овсянка-крошка. Ядро лесной авифауны Приполярного Урала формируют таловка, вьюрок, белокрылый клест, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Естафьев, 1977; Естафьев, Селиванова, 2002; Селиванова, 2002 б, 2008; Селиванова, Естафьев, 2003, 2004). В кустарниковых зарослях и по луговинам вдоль берегов рек и ручьев обитают камышевка-барсучок, славки серая и завирушка, весничка, таловка, рябинник, белобровик, варакушка, обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, овсянки – тростниковая, ремез и крошка. Водные и околоводные ландшафты Приполярного Урала населяют чернозобая гагара, чирок-свистунок, обыкновенный гоголь, большой крохаль, фифи, большой улит, перевозчик, бекас, средний кроншнеп, сизая чайка, белая трясогузка. У горных ручьев и рек с быстрым течени-

ем держатся горная трясогузка и оляпка. На болотах обычны болотная сова, желтая и желтоголовая трясогузки (Естафьев, Селиванова, 2002; Селиванова, 2002 б, 2008; Селиванова, Естафьев, 2003, 2004).

4.3.2. Авифауна лесного пояса Плато Путорана

Авифауна лесного пояса Путорана приблизительно наполовину состоит из видов, широко распространенных на севере бореальной зоны (в том числе и в лесном поясе гор Азиатской Субарктики). В их число входят: тетеревятник, зимняк, орлан-белохвост, дербник, белая куропатка, рябчик, обыкновенная и глухая кукушки, болотная и ястребиная совы, мохноногий сыч, трехпалый дятел, воронок, желтая, горная и белая трясогузки, серый сорокопут, кукша, ворон, свиристель, сибирская завирушка, пеночки – весничка, теньковка, таловка и зарничка, малая мухоловка, черноголовый чекан, рябинник, белобровик, буроголовая и сероголовая гаички, вьюрок, обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, белокрылый клест, овсянка-крошка (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б; Романов и др. 2007). К этой же группе видов могут быть отнесены сибирский жулан, черная ворона, бурый дрозд, ограниченные в своем распространении в пределах северной тайги Палеарктики ее азиатской частью.

В гнездовой северотаежной авифауне плато Путорана отсутствуют некоторые виды, населяющие (иногда локально) среднетаежные ландшафты Средней Сибири (Романов, 1996). При этом одна их часть встречается на гнездовье в северотаежных местообитаниях Приполярного Урала и Западной Сибири, другая – в северной тайге Колымского нагорья. К первой категории видов можно отнести лугового чекана, обыкновенную горихвостку, славку-завирушку, желтоголового королька, певчего дрозда, тростниковую овсянку, ко второй – сибирскую мухоловку, синего соловья, корольковую и бурую пеночек. Ряд видов, из состава большинства северотаежных районов Азии, на плато Путорана долгое время не удавалось обнаружить. И лишь наши исследования 1988-2008 гг. позволили доказать, что они проникают на плато, хотя почти все крайне малочисленны. Среди них – перепелятник, чеглок, обыкновенная пустельга, мохноногий сыч, лесной конек, зеленая пеночка, соловей-красношейка, соловей-свистун, синехвостка, овсянка-ремез (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б; Романов, Голубев, 2007; Романов и др. 2007).

При всем многообразии экологических условий авифауна лесного пояса плато Путорана все же в основном формируется из типично таежных, в частности, дендрофильных видов птиц, а также видов, связанных в своем распространении с лесными опушками и зарослями кустарников. Наиболее типичные представители первой группы – каменный глухарь, мохноногий сыч, ястребиная сова, трехпалый дятел, кукша, кедровка, свиристель, сибирская завирушка, синехвостка, буроголовая и сероголовая гаички, вьюрок, щур, белокрылый клест. Для второй группы характерны сибирский жулан, серый сорокопут, весничка, варакушка, обыкновенная чечевица, полярная овсянка. Кроме этого, в состав авифауны лесных ландшафтов Путорана входят виды, предпочитающие открытые луговые, закустаренные пространства (желтоголовая трясогузка, черноголовый чекан), разреженные осветленные леса или редколесья (овсянка-крошка), а также виды, связанные в период гнездования со скальными биотопами (зимняк, кречет, белопоясничный

стриж, воронок, ворон). Необходимо особо подчеркнуть то, что петрофильная авифауна в условиях плато Путорана приурочена к его лесному поясу, тогда как, например, в Корякском нагорье она носит внепоясной характер (Кищинский, 1980).

В пределах лесного пояса Путорана, на локальных участках с какой-либо максимально выраженной экологической спецификой, формируются вполне определенные комплексы птиц. Так, для массивов смешанных (березово-еловолиственничных) высокоствольных лесов, как правило, имеющих густой подлесок и покрывающих высокие террасы крупных озерных котловин юга-западного сектора Путорана, типичным является следующее сочетание видов: горная трясогузка, сибирская завирушка, бурый дрозд, синехвостка, малая мухоловка, таловка, зарничка, вьюрок, щур. Для зарослей кустарников (ивняков и ольховников), окаймляющих лесные опушки и берега водоемов, характерен комплекс, состоящий обычно из варакушки, веснички, полярной овсянки (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б; Романов и др., 2007). В южных и западных районах плато Путорана в него достаточно часто входит также обыкновенная чечевица и значительно реже – полярная овсянка и камышевка-барсучок. Иногда, как, например, у оз. Кутарамакан, этот комплекс может дополняться овсянкой-крошкой, которая, однако, не является специфичным обитателем данных местообитаний (Романов, 1996).

Авифауна собственно лесных ландшафтов лесного пояса плато Путорана в целом весьма однородна[2]. Фаунистические списки всех обследованных нами в 1988-2008 гг. районов плато практически полностью совпадают. Авифауны северного, южного, центрального, западного и восточного районов представлены в среднем 50 видами с небольшими отклонениями в ту или иную сторону в каждом конкретном случае. Некоторые качественные отличия выявлены между западными, юго-западными и южными частями плато, с одной стороны, и северными и центральными – с другой. Авифауна лесного пояса запада, юго-запада и юга плато Путорана содержит ряд видов, не проникающих на гнездовье в центральные и северные районы плато. Среди них – скопа, чеглок, каменный глухарь, рябчик, мохноногий сыч, вертишейка, лесной и сибирский коньки, желтоголовая трясогузка, кедровка, зеленая пеночка, серая мухоловка, черноголовый чекан, пятнистый сверчок, соловей-свистун, дрозды сибирский и рябинник, обыкновенный поползень, обыкновенный снегирь, обыкновенная и сибирская чечевицы, белошапочная овсянка. Аналогична география встреч ряда видов, для которых возможно единичное гнездование в отдельных точках: тетерев, глухарь, большой пестрый дятел, а также некоторых залетных видов (полевой жаворонок, грач, обыкновенный скворец, обыкновенная горихвостка, желтоголовый королек, длиннохвостая синица, обыкновенная овсянка). Большинство перечисленных выше видов находят в юго-западном секторе Путорана северный или северо-восточный предел своего распространения. Исключение составляют желтоголовая трясогузка и черноголовый чекан, которые экологически связаны не с лесом, а с высокотравными кочковатыми закустаренными лугами. По этим биотопам, встречающимся далеко за пределами северного распространения лесной растительности, оба эти вида проникают севернее плато Путорана – в таймырскую лесотундру и тундру (Рогачева, 1988). Аналогично ведет себя рябинник, который по разреженным лесным масси-

[2] Для анализа орнитофауны лесных ландшафтов во внимание принимались соколообразные, курообразные, кукушкообразные, совообразные, стрижеобразные, дятлообразные, воробьинообразные.

вам, зарослям кустарников и антропогенному ландшафту проникает по долине р. Енисей далеко в тундру (Рогачева, 1988, Рогачева и др., 2008).

Формирование повышенного разнообразия и определенной специфики видового состава авифауны лесных ландшафтов юго-западного сектора плато Путорана обусловлено повсеместной биотопической мозаичностью. В силу особых геоморфологических и климатических условий здесь развиваются всевозможные типы чистых лиственничников и смешанных лесов с самыми разнообразными показателями высоты деревьев, сомкнутости крон, обилия и густоты подлеска. Максимальное распространение здесь получают высокоствольные смешанные леса с хорошо развитым подлеском, имеющие несколько более «южный» облик, чем северотаежные леса в целом. Кроме этого, широко представлены различные кустарниковые, луговые и болотные биотопы. Такая мозаика местообитаний позволяет находить подходящие экологические условия как большему числу типично лесных видов птиц, так и видам опушечно-кустарникового комплекса. В противоположность этому лесные ландшафты северных окраин плато, а особенно его центральной типично горной части, отличаются исключительным однообразием. Здесь распространены только чистые лиственничники, как правило, средневысотные, с ольховым подлеском. Почти полностью отсутствуют столь привлекательные для птиц элементы ландшафта, как луга с зарослями кустарников и болота. Вероятно, этими экологическими факторами обусловлена основная особенность орнитофауны севера и центра Путорана: видовая обедненность по сравнению с западом и югом, что прослеживается не только в категории гнездящихся видов птиц, но также и среди залетных, кочующих видов и видов с неопределенным статусом пребывания (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б; Романов и др. 2007).

В водных и околоводных ландшафтах плато Путорана гнездование доказано или предполагается для 49 видов птиц[3]. Фауна аналогичных местообитаний других гор Азиатской Субарктики беднее. Лишь в горах Якутии видовое разнообразие достигает почти таких же значений (n=44). Водная и околоводная орнитофауна Путорана богаче соответствующих аналогов как горных регионов (Приполярный Урал, Колымское нагорье), так и обширных равнинных территорий (Западная Сибирь), лежащих в тех же широтах, что и описываемое нами плато, а также богаче среднетаежных ландшафтов Средней Сибири, расположенных южнее. Причина этого кроется, на наш взгляд, в том, что на плато Путорана сформировалась уникальная, обширная, разветвленная и густая гидросеть, которая в совокупности с сильно пересеченным рельефом способствует широкому развитию самых разнообразных водных и околоводных ландшафтов, привлекающих птиц самой разной экологической ориентации: от болотных до видов горных речных потоков.

Приблизительно половину всего видового состава птиц водных и околоводных ландшафтов лесного пояса Путорана составляют виды, довольно широко распространенные на севере бореальной полосы и одновременно входящие в состав орнитофаун почти всех гор Азиатской Субарктики. К их числу относятся: краснозобая и чернозобая гагары, гуменник, лебедь-кликун, чирок-свистунок, свиязь, шилохвость, широконоска, хохлатая чернеть, обыкновенный гоголь, синьга, луток, длинноносый крохаль, большой крохаль, фифи, перевозчик, мородунка, турухтан,

[3] Для описания орнитофауны водных и околоводных ландшафтов во внимание принимались гагарообразные, гусеобразные, ржанкообразные, журавлеобразные, а также береговая ласточка.

обыкновенный и азиатский бекасы, средний кроншнеп, сизая и серебристая чайки (Романов, 1996, 2002, 2003 а, б, в, 2004, 2005 б, 2006 а, б; Романов и др., 2007).

Разнообразна гнездовая фауна гусеобразных лесного пояса плато Путорана, где отмечено 23 вида (66%) из 38 обитающих на территории Средней Сибири (табл. 4 приложения). Среди гнездящихся уток наиболее обычны и широко распространены – обыкновенный гоголь, синьга, длинноносый и большой крохали, чирок-свистунок, свиязь, хохлатая чернеть. Более редки шилохвость, морская чернеть, морянка, обыкновенный турпан, луток. Из гнездящихся куликов для всей территории плато Путорана в целом характерны встречавшиеся повсеместно галстучник, фифи, сибирский пепельный улит, перевозчик, бекас и азиатский бекас, средний кроншнеп. Основным фактором, определяющим характер распределения куликов по территории плато и, соответственно, определяющим облик гнездовой фауны этой группы в различных его участках, является наличие (или отсутствие) подходящих для устройства гнезд и кормодобывания биотопов. Такими биотопами, в силу орографических, геоморфологических, климатических и гидрологических особенностей, изобилуют ландшафты лесного пояса юга и особенно запада Путорана (Пармузин, 1969, 1975, 1976, 1981). При этом если южные районы выделяются лишь повышенной численностью уже названных видов, то западные окраины имеют гнездовую фауну куликов, качественно отличную от всех других районов плато. Кроме всех упоминавшихся видов куликов, здесь гнездятся золотистая ржанка, щеголь, мородунка, круглоносый плавунчик, турухтан, белохвостый песочник, гаршнеп и, возможно, малый веретенник (Сыроечковский, 1961; Кречмар, 1966). Из гнездящихся на плато Путорана 4 видов чайковых, повсеместно распространены полярная крачка и серебристая чайка. Выявлена разнородность гнездовой фауны гусеобразных и ржанкообразных плато Путорана. В водных и околоводных ландшафтах плато наряду с широко распространенными видами гнездятся виды, характерные для зоны тайги, лесотундры и тундры. Подобные фаунистические сочетания обусловлены положением Путорана на стыке различных природных зон, а также большим разнообразием экологических условий водно-болотных угодий. Все это дополняется присутствием видов, связанных с горным рельефом. В полной мере все это справедливо и для других гор Азиатской Субарктики.

Из воробьинообразных для фауны околоводных ландшафтов Путорана наиболее характерны береговая ласточка и трясогузки. Среди последних лишь горная и белая трясогузки распространены повсеместно по всей территории плато. Желтая и желтоголовая трясогузки, как и береговая ласточка, имеют локальное распространение и встречаются на гнездовье, главным образом, на западе и юге Путорана. Почти исключительно с береговыми зарослями кустарников в пределах лесного пояса плато Путорана связаны также варакушка и весничка, а также значительно более редкая теньковка (1996, 2003 а, 2004 б).

Для некоторых водных и околоводных видов птиц, гнездящихся на плато Путорана, характерна достаточно строгая биотопическая избирательность. Исключительно на берегах озер гнездятся краснозобая и чернозобая гагары, лебедь-кликун, гуменник, гоголь, морянка, луток, большой крохаль, серебристая и сизая чайки. Преимущественно на берегах озер гнездятся полярная и речная крачки. В противоположность этому гнездовые биотопы сибирского пепельного

Таблица 26. Авифауна мелких и средних лесных озер плато Путорана

Виды	Северные районы	Центральные районы	Западные районы	Южные районы
1	2	3	4	5
Краснозобая гагара	—	—	—	++
Чернозобая гагара	++	++	++	++
Белоклювая гагара	—	—	+	—
Гуменник	—	—	++	—
Лебедь-кликун	—	—	++	—
Чирок-свистунок	++	++	++	++
Свиязь	+	—	++	++
Шилохвость	+	+	++	++
Чирок-трескунок	+	—	—	—
Широконоска	—	—	++	—
Красноголовая чернеть	—	—	+	—
Хохлатая чернеть	+	+	++	++
Морская чернеть	—	—	++	++
Морянка	++	++	—	—
Обыкновенный гоголь	—	—	++	++
Синьга	—	—	+ +	+ +
Обыкновенный турпан	—	—	+ +	+ +
Длинноносый крохаль	—	—	+	+
Большой крохаль	—	++	+	—
Золотистая ржанка	—	—	—	+
Фифи	++	++	++	++
Сибирский пепельный улит	+	—	++	—
Перевозчик	—	—	+	—
Плосконосый плавунчик	+	+	+	—
Круглоносый плавунчик	+	+	—	+
Турухтан	+	+	—	—
Бекас	—	—	+	+
Короткохвостый поморник	+	+	+	—
Серебристая чайка	+	+	—	+
Сизая чайка	+	+	—	—
Речная крачка	—	—	—	++
Полярная крачка	++	++	++	++
Береговая ласточка	—	—	++	—
Воронок	+	—	—	—
Краснозобый конек	—	—	—	+
Белая трясогузка	—	—	—	+

Примечание: + – вид встречается в данном районе;
++ – вид гнездится или гнездование его предполагается в данном районе

улита и перевозчика обычно ограничены только береговой полосой различных водотоков. Первый из них предпочитает участки русел рек и ручьев с горным и полугорным течением, второй – с более спокойным и ровным. На западе плато Путорана подавляющее большинство всех уток гнездится как на озерах, так и на реках, имеющих на выходе из гор более или менее спокойное течение. А.В. Кречмар (1962) причисляет к таковым синьгу, обыкновенного турпана, морскую и хохлатую чернеть, длинноносого крохаля, свиязь, шилохвость, чирка-свистунка. На остальной территории Путорана, где подобным образом ведет себя лишь чирок-свистунок, гнезда или выводки всех остальных видов уток мы наблюдали только на озерах или в устьях рек.

Неотъемлемой частью ландшафтов лесного пояса плато Путорана являются мелкие и средние озера, размеры которых ничтожны по сравнению с размером наиболее крупных путоранских озер. Мелких и средних озер больше в западных и южных районах плато Путорана, а в центральных и северных они крайне малочислены (Пармузин, 1969, 1975, 1976, 1981; Павлов и др. (1988). Условия обитания для водных и околоводных птиц на подобных озерах запада и юга намного благоприятнее, чем на севере и в центре плато. Объясняется это тем, что в западных и южных районах Путорана распространены в основном мезотрофные озерные экосистемы со специфической флорой и фауной беспозвоночных, формирующих стабильную и разнообразную кормовую базу для водных и околоводных птиц. Кроме этого, берега озер юга и запада, как правило, покрыты кустарниками, окаймлены зарослями осоки, хвоща, арктофилы и сабельника на мелководьях, а на некоторых участках представлены сухими песчаными и торфяными буграми или сплавинами. Такая мозаика береговых биотопов привлекает сюда на гнездовье самые различные виды птиц (табл. 26). В противоположность этому озера центральной и северной части Путорана – малокормные, типично олиготрофные водоемы. Их берега, обычно покрытые валунами или окаймленные зарослями осоки, представляют собой открытое однообразное пространство. Неудивительно, что эти озера в течение весенне-летнего периода населены птицами гораздо меньше, чем озера запада и юга. На озерах южной и западной частей гнездование доказано или весьма вероятно для 18 видов, тогда как на озерах центральной и северной части лишь для 6.

Мелкие и средние озера заселяются птицами далеко не всегда. На многих из них, даже при наличии, казалось бы, подходящих условий, территориальные гнездящиеся птицы абсолютно отсутствуют. Лишь изредка в поисках корма на них залетают полярные крачки и чернозобые гагары, да в воздухе над поверхностью этих водоемов иногда охотятся воронки. Таких пустынных лесных озер особенно много в центральной и северной частях плато: 60-80% от числа осмотренных (n=112). В западной части плато мелкие и средние озера, наоборот, почти все имеют местное гнездовое население. Более того, формируется оно, как правило, из нескольких видов птиц. Обычно в него входят чернозобая гагара, до 3-4 видов уток, фифи, полярная крачка. Особенно плотно населены илистые мелкие озера, где одновременно, по данным А.В. Кречмара (1966), можно наблюдать более десятка выводков синьги, турпана, морской и хохлатой чернетей, свиязи, шилохвости и чирков. В отличие от этого на озерах центра и севера Путорана встречаются почти исключительно одиночные гнездовые пары того или иного вида, чаще всего – фифи (Романов, 1996).

4.3.3. Авифауна лесного пояса Анабарского плато

Авифауна лесного пояса Анабарского плато формируется в условиях крайне однообразных, как правило, разреженных (угнетенных), лиственничников, зачастую образующих отдельные участки, разделенные открытыми пространствами обширных озерно-болотных систем. Местами в северной половине плато лиственничники лесного пояса чередуются с заходящими сюда обширными участками зональных лесотундровых и тундровых ландшафтов (Голубчиков, 1996). Лиственничники занимают днища выположенных долин среди отдельных массивов сильно разрушенной горной страны, представляющих собой очень пологие поднятия, холмы и останцовые гряды. Специфика высокоширотной ландшафтной мозаичности лесного пояса Анабара предопределила гипоарктический облик его авифауны. Причем, если в других горах Азиатской Субарктики усиление «гипоарктического аспекта» авифауны лесного пояса было характерно лишь для их наиболее северных частей (Полярный Урал, хребет Кулар), то на Анабарском плато – для всей территории региона.

Основную часть (50%) авифауны лесного пояса Анабара формируют гипоарктические и бореально-арктические виды птиц, в основном – обитатели южной тундры, лесотундры и отчасти крайней северной тайги. Среди них наиболее типичны и широко распространены на Анабарском плато обыкновенный свиязь, шилохвость, турпан, морская чернеть, кречет, дербник, золотистая ржанка, щеголь, турухтан, белохвостый песочник, овсянка-крошка (Бабенко, 2007; Поспелов, 2006, 2007). «Арктичность» авифауны Анабара усиливают эоаркт плосконосый плавунчик, а также гемиарктические виды: распространенные повсеместно морянка и галстучник и локально – малый веретенник. Ядро авифауны разреженных лиственничных лесов формируют повсеместно распространенные весничка, таловка, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка. Для авифауны лесного пояса отдельных районов плато характерны спорадически распространенные краснозобый и сибирский коньки, полярная овсянка (Бабенко, 2007; Поспелов, 2007).

Авифауна лесного пояса Анабарского плато обеднена настоящими дендрофильными птицами, не встречающимися на гнездовье вне леса. Здесь не гнездятся тетеревятник, перепелятник, каменный глухарь, рябчик, мохноногий сыч, ястребиная сова, вертишейка, кедровка, синехвостка, обыкновенный поползень, щур, обыкновенный снегирь (Бабенко, 2007; Поспелов, 2007). Такие характерные обитатели северотаежных лесов как обыкновенная и глухая кукушки, также не были отмечены ни В.Г. Бабенко (2007), ни И.Н. Поспеловым (2007). Вероятно, оба вида также абсолютно (или почти) не проникают в регион. Из лесных птиц, гнездящихся или вероятно гнездящихся на Анабаре, более или менее повсеместно распространена лишь кукша, а остальные (трехпалый дятел, свиристель, сибирская завирушка, сероголовая гаичка, вьюрок, белокрылый клест) редки и спорадичны.

4.3.4. Авифауна лесного пояса гор Якутии

Авифауна северной тайги Якутии, в том числе и ее горные варианты, формирующиеся в пределах лесного пояса хребтов Верхоянского и Черского, была признана повсеместно довольно однообразной еще А.К. Воробьевым (1963). Это не противоречило предыдущим наблюдениям (Наумов, Лабутин, 1961) и было подтверж-

дено всеми последующими специальными исследованиями (Сыроечковский-мл. и др., 1996; Борисов и др., 1995, 1996, 2007). Основную часть авифауны лесного пояса различных горных систем Якутии формирует достаточно многочисленная группа одних и тех же видов. Это – кукша, кедровка, обыкновенный снегирь, сибирская чечевица, белокрылый клест, вьюрок, овсянка-крошка, пятнистый конек, обыкновенный поползень, сероголовая гаичка, свиристель, малая мухоловка, теньковка, таловка, зарничка, дрозды бурый и науманна, синехвостка, сибирская завирушка, обыкновенная и глухая кукушки, мохноногий сыч, ястребиная сова, бородатая неясыть, трехпалый дятел, тетеревятник, перепелятник, каменный глухарь, рябчик, белая куропатка. Кроме этих видов, для авифауны лесного пояса Верхоянья также характерны обыкновенная чечевица, пятнистый сверчок, полевой лунь, азиатский бекас, полярная овсянка, черноголовый чекан, кроншнеп-малютка, а для авифауны горной тайги хребта Черского, за исключением последних трех видов, еще и дубровник, полевой жаворонок, желтая трясогузка, соловей-красношейка (Воробьев, 1963).

В лиственничниках лесного пояса Полоусного кряжа на севере Якутии повсеместно распространены дербник, обыкновенная пустельга, белая куропатка, каменный глухарь, обыкновенная кукушка, ворон, кукша, сибирская завирушка, зарничка, черноголовый чекан, бурый дрозд, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка. Эти виды формируют ядро местной лесной авифауны. Кроме них в зарослях прибрежных кустарников обычны весничка, варакушка, обыкновенная чечевица, полярная овсянка (Сыроечковский-мл. и др., 1996). Местами в лесные ландшафты хребтов Полоусного и Кулар проникают также виды, типичные для зональной тундры и лесотундры: галстучник, малый веретенник, длиннохвостый поморник, краснозобый конек (Сыроечковский-мл. и др., 1996). Их пространственное распространение в пределах лесного пояса в целом локализовано в обширной переходной области, охватывающей фрагментированные редкостойные лиственничники северных горных хребтов Якутии и участки равнинной тундры и лесотундры, мозаично вплотную примыкающие к подножиям хребтов. В лесном поясе этой же области располагаются отдельные очаги гнездования среднего кроншнепа и кроншнепа-малютки (Кищинский, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996).

Наиболее характерные представители весьма разнообразного в лесном поясе гор Якутии комплекса, формирующегося в водных и околоводных ландшафтах, – чирок-свистунок, свиязь, шилохвость, средний крохаль, фифи, сибирский пепельный улит, перевозчик, бекас и азиатский бекас, серебристая и сизая чайки, горная и белая трясогузки. Эти виды распространены в горно-таежных местообитаниях Якутии более или менее повсеместно. Гуменник, каменушка, большой крохаль, речная крачка обитают преимущественно в средней части Верхоянского хребта. На реках западного его макросклона обычны также большой улит и озерная чайка, а на восточном – длиннопалый песочник (Воробьев, 1963; Поздняков, 1976; Лабутин, Поздняков, 1979; Лабутин и др., 1988; Борисов и др., 1996, 2007). В водных и околоводных ландшафтах лесного пояса наболее северных гор Якутии (хребты Полоусный и Кулар) широко распространены морянка, горбоносый турпан, щеголь, мородунка, турухтан (Капитонов, 1962; Кищинский, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996).

4.3.5. Авифауна лесного пояса Колымского нагорья

Основным ландшафтом, на «фоне» которого формируется авифауна колымской горной страны, является северная тайга, занимающая в пределах лесного пояса долины рек, подножье и нижние части склонов гор. Максимальное видовое богатство характерно для авифауны лесного пояса в бассейне Колымы. Для старой колымской лиственничной тайги характерны: пятнистый конек, каменный глухарь, обыкновенная и глухая кукушки, ястребиная сова, желна, кукша, кедровка, черная ворона, сероголовая и буроголовая гаички, обыкновенный поползень, малая мухоловка, соловей-красношейка, зарничка, свиристель, сибирский жулан, овсянки – ремез и крошка, вьюрок (Кищинский, 1968).

Авифауна лиственничной тайги и пойменных лесов отличается в основном количественным соотношением видов. В пойменных тополево-ивовых или смешанных тополево-ивово-лиственничных лесах значительно выше плотность популяций корольковой пеночки, соловья-красношейки, обыкновенной чечевицы, вьюрка, буроголовой гаички и обыкновенного поползня. Почти исключительно в пойменных лесах встречаются рябчик и малый пестрый дятел, и преимущественно – перепелятник, сероголовая гаичка, синехвостка, овсянка-ремез. Наоборот, пятнистый конек в пойменных рощах значительно более редок, чем в лиственничниках. Густые заросли приречных ивняков населяют соловей-красношейка, бурая пеночка, дубровник, плотность популяций которых там выше всего. В них же гнездится белая куропатка (Кищинский, 1968).

Большие площади в лесном поясе Колымского нагорья занимают поросли лиственницы по вырубкам и зарастающие гари. Авифауна этих местообитаний – производная от авифауны старого леса, но качественно обедненная, в основном за счет отсутствия дендрофильных видов (каменного глухаря, обыкновенного поползня, малой мухоловки, вьюрка). Некоторые многочисленные виды, например, пятнистый конек, встречаются в молодом лиственничнике так же часто, как и в старом лесу, а ряд птиц, как обыкновенная чечевица, овсянка-крошка и особенно зарничка, находят в них особо благоприятные условия и имеют более высокую численность, чем в старой тайге.

Ряд видов, как настоящих таежных, так и распространенных более широко и в западной Палеарктике, проникающих далеко на север, по североохотскому побережью проникают до Магадана и полуострова Кони. Таким образом, они доходят до южных пределов Колымского нагорья, но почти (кряква, касатка, малый пестрый дятел, длиннохвостая синица, сибирская мухоловка, синий соловей, сибирский дрозд, охотский сверчок) или совсем (обыкновенный канюк, длиннохвостая неясыть, большой пестрый дятел, соловей-свистун, оливковый дрозд, чиж) не распространяются в лесном поясе Охотско-Колымской горной страны (Кищинский, 1968; Андреев и др., 2006). Суровые условия гор ограничивают их дальнейшее распространение. Тем не менее, эти виды придают авифауне приохотской тайги особую специфику и несколько сближают ее с авифауной более южных частей охотского побережья (Васьковский, 1956; Кищинский, 1968).

Все это указывает на зоогеографическую цельность авифауны светлохвойной тайги Колымского нагорья и всей Северо-Восточной Сибири и на некоторую ее обособленность от авифауны темнохвойной тайги Сибири, дериватом которой она является (Сушкин, 1921; Васьковский, 1956, 1966; Кищинский, 1968, 1988).

Очень характерный комплекс птиц обитает у берегов горных потоков лесного пояса нагорья. В него входят настоящие горные виды (происхождение которых связано с горным ландшафтом) – каменушка, сибирский пепельный улит, бурая оляпка, горная трясогузка, а также широкораспространенные (но вероятно имеющие определенные преадаптации к горным условиям) – чирок-свистунок, длинноносый и большой крохали, перевозчик, белая трясогузка. Большая часть обитателей горных потоков, в том числе и все виды равнинного происхождения, распространены по территории нагорья довольно равномерно. Каменушка, бурая оляпка, большой крохаль обитают преимущественно на юго-восточном макросклоне Колымского нагорья, по полноводным в течение почти круглого года рекам, текущим в Охотское море. В горах бассейна Колымы (где реки имеют неустойчивый уровень воды, промерзают до дна или пересыхают) они становятся значительно более редкими (Кищинский, 1968).

Перечисленные горные птицы определяют специфику авифауны лесного пояса Колымского нагорья и отличают ее от авифауны прилегающих равнин Северо-Восточной Азии (Кищинский, 1968; Кречмар и др., 1978, 1991; Кречмар, Кондратьев, 2006). Наоборот, многие преимущественно равнинные водные и околоводные птицы, широко распространенные в Восточной Сибири, не играют существенной роли в колымской авифауне и проникают в нагорье лишь узкими «языками» по речным долинам. Среди таких видов – гуменник, свиязь, шилохвость, широконоска, хохлатая чернеть, горбоносый турпан, черныш, фифи, большой улит, мородунка, сизая и озерная чайки, береговая ласточка (Кищинский, 1968).

4.3.6. Авифауна лесного пояса Корякского нагорья

Лесной пояс Корякского нагорья занимает межгорные долины с пойменными тополево-ивовыми лесами, а также нижние части горных склонов, покрытых кедровым и ольховым стлаником.

В пойменных тополево-ивовых рощах обитают, во-первых, не встречающиеся вне леса на гнездовье настоящие лесные птицы: тетеревятник, перепелятник, белоплечий орлан, мохноногий сыч, ястребиная сова, малый пестрый и трехпалый дятлы, черная ворона, свиристель, малая мухоловка, синехвостка, сероголовая гаичка, вьюрок, обыкновенный снегирь. Вторая группа, формирующая авифауну долинных лесов, представлена кустарниковыми видами, гнездящимися в подлеске тополево-ивовых лесов. Это – сорока, обыкновенная чечетка, овсянка-ремез, дубровник, пеночки – таловка и бурая, сибирский жулан, бурый дрозд. Лишь для устройства гнезд долинные леса используют орлан-белохвост, беркут, кречет, ворон, кедровка, добывающие пищу в открытом ландшафте (Кищинский, 1980).

Высокие прирусловые заросли кустарниковых ив и ольхи в речных поймах, где нет леса, населяют обыкновенная и глухая кукушки, сорока, обыкновенная и пепельная чечетки, таловка, бурая пеночка, соловей-красношейка, бурый дрозд, обыкновенная чечевица, овсянка-ремез; у опушек также краснозобый конек, желтая трясогузка, сибирский жулан, овсянка-крошка, сибирская завирушка (Кищинский, 1980; 1988).

Наиболее характерные виды, формирующие авифауну кедровых стлаников лесного пояса Корякского нагорья, – обыкновенная и пепельная чечетки, белая куропатка, щур, варакушка, таловка, бурая пеночка, соловей-красношейка, сибир-

ский жулан, сибирская завирушка, бурый дрозд, овсянка-ремез, овсянка-крошка, обыкновенная чечевица, сорока, обыкновенная и глухая кукушки, изредка дубровник (Кищинский, 1980).

Очевидно, что в силу сходства экологических условий (главным образом повсеместного господства высоких кустарниковых зарослей в сочетании с пятнами луговин, открытых тундровых и болотистых участков) видовой состав птиц, населяющих стланики и пойменные высокие кустарники, почти полностью совпадает. В силу этого авифауна лесного пояса Корякского нагорья, во всяком случае, южной его половины, достаточно однородна на всем его пространстве.

Озерно-болотные участки котловин и речных долин населяют краснозобая и чернозобая гагары, серощекая поганка, гуменник, шилохвость, свиязь, чирок-свистунок, морская чернеть, американская синьга, горбоносый турпан, морянка, фифи, большой улит, бекас, круглоносый плавунчик, спорадически – длиннопалый песочник. Морянка и горбоносый турпан свойственны в основном олиготрофным моренным озерам межгорных котловин (Кищинский, 1980). Среди большинства других видов, более многочисленных на заросших озерах и болотах пойм и низовий рек, наиболее характерны шилохвость, свиязь и американская синьга. Авифауна водных и околоводных ландшафтов лесного пояса Корякского нагорья сходна с авифауной озерно-болотных ландшафтов Парапольского дола (Лобков, 1986, 2003) и бассейна Анадыря (Портенко, 1964, 1972, 1973), но в этих более «континентальных» частях берингийской лесотундры нередки также хохлатая чернеть, щеголь и турухтан. Первые два вида вообще не найдены на гнездовье в Корякском нагорье (Кищинский, 1980; Кречмар, Кондратьев, 2006), последний спорадичен на северо-западе нагорья где появился, вероятно, лишь недавно (Кищинский, 1980). В пределах Корякского нагорья, только южной его частью ограничено распространение широконоски, озерной чайки и дальневосточного кроншнепа. Берега рек лесного пояса нагорья населяют мородунка, белохвостый песочник, серебристая и сизая чайки, речная крачка, белая трясогузка, галстучник, перевозчик, длинноносый и изредка большой крохаль (Кищинский, 1980; Кречмар, Кондратьев, 2006).

4.3.7. Авифауна лесного пояса гор Азиатской Субарктики как отражение трансконтинентальных закономерностей ее формирования

Выявленные наиболее существенные закономерности формирования авифауны лесного пояса ГАС либо имеют достаточно общий характер и сходное проявление на всем протяжении от Урала до Корякского нагорья, либо демонстрируют четкий вектор их пространственных изменений в пределах Азиатского континента.

Ядро горно-таежной авифауны всей цепи ГАС, в отличие от гор юга Палеарктики, демонстрирует достаточно высокое единообразие. Оно состоит из видов, которые имеют взаимно сильно отличающиеся уровни численности, но при этом каждый из них широко распространен на севере бореальной зоны (в том числе и в горных областях) и одновременно участвует в формировании лесной авифауны не менее четырех из шести горных стран Азиатской Субарктики (табл. 4 приложения). Из 185 видов лесной авифауны ГАС 96 (52%) таких видов более или менее повсеместно формируют авифауну лесного пояса субарктических гор на всем про-

тяжении от Приполярного и Полярного Урала до Корякского нагорья. Наиболее типичные среди них: чернозобая гагара, чирок-свистунок, длинноносый крохаль, тетеревятник, орлан-белохвост, дербник, белая куропатка, рябчик, фифи, перевозчик, бекас и азиатский бекас, серебристая чайка, полярная крачка, обыкновенная и глухая кукушки, болотная и ястребиная совы, мохноногий сыч, трехпалый дятел, желтая, горная и белая трясогузки, серый сорокопут, кукша, ворон, свиристель, сибирская завирушка, пеночки – весничка, теньковка, таловка и зарничка, малая мухоловка, черноголовый чекан, синехвостка, белобровик, буроголовая и сероголовая гаички, вьюрок, обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, белокрылый клест, полярная овсянка, овсянка-крошка. К этой же группе видов могут быть отнесены клоктун, горбоносый турпан, сибирский пепельный улит, каменный глухарь, сибирский жулан, черная ворона, бурый дрозд, ограниченные в своем распространении в пределах северной тайги Палеарктики ее азиатской частью. Глобально повсеместный характер распространения всех указанных видов в этой обширной области Азии лишь локально нарушает отсутствие некоторых из них, как правило, либо в крайне западных или крайне восточных, либо самых высокоширотных горных массивах Азиатской Субарктики.

На всем пространстве лесного пояса гор Азиатской Субарктики не столь широко распространены, но спорадически бывают довольно обычны – щеголь, речная крачка, вертишейка, желна, белопоясничный стриж, пятнистый сверчок, зеленая пеночка, белошапочная овсянка.

Значительная часть (48%) авифауны лесного пояса входит в состав лесных авифаун ограниченного числа (1-3) горных систем Азиатской Субарктики. Комплекс этих локально распространенных видов птиц определяет специфику региональных горно-таежных авифаун и, соответственно, общие пространственные отличия в авифауне лесного пояса в обширной горной области на севере Азиатского континента. Основная часть выявленных отличий связана с закономерностью, в соответствии с которой большинство (n=54) регионально специфичных видов достаточно четко приурочено к одной-двум горным системам либо западной половины Азиатской Субарктики (Урал, Путорана, Анабар), либо – восточной (горы Якутии, Корякское и Колымское нагорье).

На западе таких видов больше (n=34), на востоке – меньше (n=21). Среди видов формирующих авифауну лесного пояса только западных ГАС, – синьга, обыкновенный турпан, кобчик, глухарь, чибис, вальдшнеп, гаршнеп, желтоголовая трясогузка, черногорлая и лесная завирушки, камышевка-барсучок, серая славка, славка-завирушка, желтоголовый королек, луговой чекан, обыкновенная горихвостка, чернозобый и певчий дрозды, обыкновенная пищуха, зяблик, обыкновенная и тростниковая овсянки и др.

В составе авифауны лесного пояса только восточных ГАС – серощекая поганка, касатка, каменушка, белоплечий орлан, кроншнеп-малютка, дальневосточный кроншнеп, бородатая неясыть, охотский сверчок, корольковая и бурая пеночки, сибирская мухоловка, синий соловей, дубровник и др.

Экологическая структура авифауны лесного пояса гор Азиатской Субарктики в полной мере соответствует широтно-зональной и орографической специфике господствующих ландшафтов. Повсеместно авифауна лесного пояса ГАС формируется из типично таежных, в частности, дендрофильных видов птиц, а также видов,

связанных в своем распространении с лесными опушками и зарослями кустарников (Воробьев, 1963; Естафьев, 1977; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Селиванова, 2002 а, 2008; Романов, 1996, 2003 а, 2004 б; Головатин, Пасхальный, 2005; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007). Наиболее типичные представители первой группы – каменный глухарь, мохноногий сыч, ястребиная сова, трехпалый дятел, кукша, кедровка, свиристель, сибирская завирушка, синехвостка, буроголовая и сероголовая гаички, вьюрок, щур, белокрылый клест. Для второй группы характерны сибирский жулан, серый сорокопут, весничка, варакушка, обыкновенная чечевица, полярная овсянка. Кроме этого, в состав авифауны лесного пояса ГАС входят виды, предпочитающие открытые луговые, закустаренные пространства (желтоголовая трясогузка, черноголовый чекан), разреженные осветленные леса или редколесья (овсянка крошка), а также виды, связанные в период гнездования со скальными биотопами (зимняк, кречет, белопоясничный стриж, воронок, ворон).

Широкое развитие в ГАС самых разнообразных элементов обширной, разветвленной и местами очень густой гидросети, в совокупности с сильно пересеченным рельефом, способствует формированию богатого и разнообразного видового состава птиц, населяющих водные и околоводные ландшафты. Это достаточно подробно рассмотрено в региональных разделах. Чтобы не повторяться, укажем лишь, что экологический спектр видов, населяющих водные местообитания, весьма широк: от болотных до видов горных речных потоков.

Особую специфику авифауне лесного пояса ГАС придает ряд видов, экологически тесно связанных с горным ландшафтом. Типичными обитателями стремительных горных потоков в лесном поясе гор Азиатской Субарктики являются каменушка, длинноносый и большой крохали, горная трясогузка, оляпка и бурая оляпка. Для горно-таежной авифауны ГАС характерны также сибирский пепельный улит и кроншнеп-малютка, несмотря на то, что их оптимальные местообитания лежат в подгольцовом поясе (что подробно рассмотрено в предыдущем разделе).

К этому горному комплексу близка, на наш взгляд, и сибирская чечевица, пребывание которой в лесном поясе ГАС допустимо интерпретировать как элемент формирования горной специфики авифауны рассматриваемой области Северной Азии. Во-первых, ее ареал охватывает часть Северо-Восточной Азии с доминированием горного (в том числе и настоящего альпийского) и сопочно-увалистого рельефа (Степанян, 1990, 2003). Во-вторых, несмотря на то, что сибирская чечевица признается слабоизученным видом, количества точных описаний ее типичных гнездовых местообитаний из разных частей ареала, в том числе и из ГАС вполне достаточно, чтобы признать ее очевидную склонность к освоению горного ландшафта. Она была найдена в склоновой горной тайге и подгольцах плато Путорана (Романов, 1996; 2006; Романов и др., 2007). В горах Якутии и Колымском нагорье населяет преимущественно верхнюю часть лесного пояса, вершины и седловины гор, поросшие кедровым стлаником (Воробьев, 1963; Кречмар и др., 1978; Кищинский, 1988; Андреев и др., 2006). Считается гнездящимся видом в горах Алтая (Сушкин, 1938; Воробьев и др., 1963; Равкин, 1973; Щербаков, 1974, 1978; Щербаков и др., 1989; Цыбулин, 1999). В Центральной Сибири, на Средне-Сибирском плоскогорье населяет преимущественно горную тайгу (Ткаченко, 1937; Рогачева, 1988; Рогачева и др., 2008). В Западном Саяне найдена на гнездовье в высокогорных кедровниках (Суш-

кин, 1914; Прокофьев, 1988), кедровом редколесье и ерниковых тундрах гольцов (Прокофьев, 1988). В Саяно-Шушенском заповеднике гнездится в подгольцовом поясе (Соколов и др., 1983; Петров, Рудковский, 1985). В Восточном Саяне отмечена в кедровом и темнохвойном редколесье, а также в подгольцовом поясе (Юдин, 1952; Ким, Пакулов, 1959). На юге Дальнего Востока обитает в горах Ям-Алиня, где населяет лиственничные редколесья по верхней границе лесного пояса (Назаренко, 1983, 1984). Характерный обитатель подгольцов Хингано-Буреинского нагорья, где доминирует в местном населении (Бисеров, 2006). Несомненный успех активного проникновения сибирской чечевицы в горы предположительно можно объяснить наличием у нее определенных адаптаций к этому процессу. А сам процесс можно рассматривать как модельный с точки зрения познания закономерностей формирования горной авифауны Азиатской Субарктики. Вероятно существующие адаптации сибирской чечевицы к обитанию в горных условиях также согласуются и с историей становления всего рода *Carpodacus* в лесном и кустарниковом поясах гор Китая, где в настоящее время живет большинство различных оседлых видов (Беме, 1975; Беме, Банин, 2001). Из 16 азиатских и 3 североамериканских представителей рода *Carpodacus* 17 видов живут в лесном и кустарниковом поясе гор (Беме, 1975).

Возможно, приблизительно с таких же позиций можно охарактеризовать освоение горных склоновых лесов Палеарктики синехвосткой. Этот вид широко распространен как в равнинной, так и в горной тайге, в том числе и лесном поясе гор Азиатской Субарктики (Степанян, 1990, 2003). При этом, особенности экологии вида позволяют предположить наличие у него определенных преадаптаций к освоению горного ландшафта. Это находит отражение в его преимущественно горно-лесном распространении в ГАС и ряде других обширных регионах Сибири и Дальнего Востока. В пользу этого предположения говорит также тот факт, что это единственный обычный таежный вид, для которого в Средней Сибири в 1988-2007 гг. нами выявлено существенное расширение гнездового ареала на север не на равнине (например – по долине Енисея или Лены), а в пределах обширной горной субарктической области – плато Путорана (Романов, 2009 б). Известно также, что в Якутии самые северные районы гнездования синехвостки лежат в Верхоянском хребте и, вероятно, в хребте Черского, а не на обширных равнинах за пределами гор (Воробьев, 1963; Андреев и др., 2006). С одной стороны, синехвостка явно тяготеет к захламленной, буреломной темнохвойной или сомкнутой (густой) лиственничной тайге на каменистых, в частности, горных склонах. С другой – она проявляет явное стремление к освоению территорий, пограничных между сомкнутой тайгой и более разреженным типом растительности, например, зарастающих гарей или полосы подгольцовых кустарников и редколесий. Именно оба типа таких местообитаний характерны для синехвостки на плато Путорана, где ее обилие выше, чем в сопредельной равнинной северной тайге Эвенкии (Романов, 2006 б, 2009 б; Романов и др., 2007). В других частях ареала синехвостки выявлены схожие закономерности. Обилие вида в северной тайге западного склона Приполярного Урала в 17 раз выше, чем в аналогичных местообитаниях равнинного бассейна р.Печора (Естафьев, 1977, 1981). На Алтае синехвостка населяет преимущественно темнохвойную тайгу среднегорья, реже подгольцовые лиственнично-кедровые редколесья (Равкин, 1973; Цыбулин, 1999, 2009). В Западном Саяне синехвостка – характерный фоновый (местами массовый) вид горных кедровников, кедрово-лиственничных горных лесов и под-

гольцового кедрового редколесья (Соколов и др., 1983; Петров, Рудковский, 1985; Прокофьев, 1988). Она многочисленна также в горно-таежной части заповедника «Столбы» (Крутовская, 1958), гнездится по склонам Манского плоскогорья до верхней границы леса (Юдин, 1952), является характерной птицей горных северотаежных лиственничников Верхоянья (Борисов и др., 1996). На Дальнем Востоке, в Хингано-Буреинском нагорье, синехвостка – типичный представитель авифауны горной тайги на высоте 500-1200 м н.у.м., в сообществе которой численно доминирует до верхних пределов распространения древесной растительности (Бисеров, 2006).

Глава 5. Закономерности формирования и динамики пространственно-временной структуры населения птиц гор Азиатской Субарктики

5.1. Общие закономерности формирования структуры гнездового населения птиц в условиях высотной поясности гор Азиатской Субарктики

Известно, что авифауны крупных регионов (как горных, так и равнинных) относительно стабильные в пространстве и времени структуры. Значительно более динамичны количественные параметры населения птиц. Анализ их изменений позволяет выявлять быстрые изменения в орнитоценозах, идентифицировать пространственную динамику реальной (количественной) роли того или иного вида в сложении сообществ в условиях трехмерного пространства обширных горных территорий Азиатской Субарктики и даже выявлять вероятные механизмы преадаптаций некоторых видов к освоению горного ландшафта. В связи с этим нами проведен общий анализ населения птиц всей цепи ГАС, с той степенью подробности, которую позволяют данные, накопленные к настоящему времени научным сообществом. Закономерности формирования пространственно-временной структуры населения птиц детально рассмотрены на примере плато Путорана, территории, наиболее полно исследованной в этом отношении и одновременно репрезентативной с точки зрения экстраполяции основных выявленных закономерностей на другие горы Азиатской Субарктики.

Общие закономерности поступательного изменения населения птиц (как и авифауны) с высотой во всех горных странах Азиатской Субарктики, в целом, весьма сходны. Это предопределено идентичностью вертикальной очередности основных параметров физико-географической среды и структуры высотной поясности этих регионов (Норин, 1995; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006).

От подножия к вершинам, в соответствии с вертикальной сменой трех основных высотно-ландшафтных поясов и понижением с высотой продуктивности соответствующих им типов растительности, происходит не только поступательное сокращение видового богатства, но и общей плотности населения птиц. Во всех горах Азиатской Субарктики самая высокая плотность населения в лесном (горно-северотаежном) поясе, а самая низкая – в гольцовом (горно-тундровом) поясе. Плотность населения птиц в подгольцовом поясе (поясе горных редколесий и кустарников) имеет промежуточное значение (табл. 27).

Аналогичная схема вертикального изменения плотности населения характерна для горных систем юга Сибири и Дальнего Востока, у подножий и в предгорьях которых господствуют лесные ландшафты (Прокофьев, 1988; Бисеров, 2006). Иная закономерность прослежена на Алтае, где в предгорьях широко распространены степи. Там плотность населения птиц постепенно возрастает от степного пояса к лесостепному, а затем к лесному, достигая здесь наивысшей величины. Далее, по мере увеличения абсолютных высот местности, она неуклонно снижается в суб-

Таблица 27. Плотность населения (ос/км²) птиц в различных высотных поясах гор Азиатской Субарктики

№	Высотно-ландшафтный пояс	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гольцовый	149	47	42	–	14	–	63
2	Подгольцовый	194	164	147	–	55	–	140
3	Лесной	420	405	185	–	145	–	289

Примечание: для составления таблицы использованы данные по Уралу (Естафьев, 1977, 1981), плато Путорана (Романов, 1996, 2003 а, 2006 б, в; Романов и др., 2007), Анабарскому плато (А.Е. Волков, личное сообщение; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007), Колымскому нагорью (Кищинский, 1968); «–» – данные отсутствуют

Таблица 28. Интенсивность сокращения плотности населения птиц с высотой

№	Высотно-ландшафтный пояс	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Сокращение плотности населения (ос/км²) на каждые 100 м	27	45	28	–	13	–	28
2	Сокращение плотности населения (%) при переходе из подгольцового пояса в гольцовый	23	71	70	–	75	–	59
3	Сокращение плотности населения (%) при переходе из лесного пояса в подгольцовый	54	60	21	–	62	–	49

нивальном поясе и достигает почти нулевых значений в нивальном поясе (Равкин, 1973; Цыбулин, 1999, 2009).

Из-за относительно небольших абсолютных высот, пониженного расположения «снеговой линии» и, следовательно, существенной ограниченности жизненного (обитаемого) пространства, вертикальное сокращение общего обилия птиц

от подножий к вершинам в ГАС происходит достаточно резко. С подъемом на каждые 100 м плотность населения птиц сокращается на 13-45, в среднем (n=4) – на 28 ос/км^2 (табл. 28). С этим показателем абсолютно (или почти) совпадают средние скорости вертикального сокращения плотности населения на Приполярном Урале и Анабарском плато. Заметно ниже эта скорость в Колымском нагорье и выше – на плато Путорана.

В большинстве горных регионов и в среднем по всей цепи гор Азиатской Субарктики основное сокращение плотности населения птиц происходит при переходе из подгольцового пояса в гольцовый и чуть менее существенное – при переходе из лесного пояса в подгольцовый (табл. 28). Имеются и отличия в выявленной общей закономерности. Например, на Анабаре повышенная общая суровость климата и очень пологие склоны невысоких поднятий (более напоминающих увалы и низкие сопки, нежели настоящие горы) существенно нивелируют, а местами даже сводят на нет различия экологических условий лесного и подгольцового поясов. Поэтому в силу очень плавного и постепенного перехода между ними смена сообществ и интенсивность сокращения плотности населения птиц на Анабарском плато весьма незначительна.

Выявленное вертикальное сокращение плотности населения (табл. 28) соответствует общему понижению продуктивности животных сообществ от подножий к вершинам ГАС и на количественном уровне демонстрирует самостоятельность населения птиц высотно-ландшафтных поясов. Более определенно эта самостоятельность идентифицируется с учетом как количественных, так и качественных параметров сообществ птиц. Так, использование коэффициента сходства населения – КСН (Наумов, 1964) позволяет сделать заключение не просто о самостоятельности, а о выраженной автономности формирования населения птиц различных высотных поясов гор Азиатской Субарктики. Например, на плато Путорана, уровень сходства населения лесного и подгольцового поясов не превышает 29%, подгольцового и гольцового – 18%, а лесного и гольцового – составляет всего 2%. Имеющиеся в нашем распоряжении цифровые данные и текстовые описания данного явления позволяют с достаточно высокой степенью уверенности предполагать аналогичную автономность формирования населения птиц высотных поясов Приполярного Урала, Верхоянья, хребта Черского, Колымского нагорья (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968; Естафьев, 1977; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Борисов и др., 1996, 2007; Селиванова, 2002 б; 2008; Селиванова, Естафьев, 2004; Головатин, Пасхальный, 2005; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007).

В рамках снижения общей плотности населении птиц (распространенных в двух и более поясах) от подножий к вершинам выявлены группы видов, имеющие различные векторы трендов пространственной динамики обилия. Обилие абсолютного большинства видов, оптимальные местообитания которых в вертикальной составляющей их ареала приурочены к лесному поясу, постепенно сокращается к подгольцовому поясу и достигает минимума в гольцах. Например, на плато Путорана таковы дербник, белая куропатка, горная и белая трясогузки, таловка, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (табл. 6, 8, 10 приложения). Противоположное направление устойчивого сокращения обилия (от вершин к подножьям) демонстрирует лишь единственный вид из числа населяющих все три пояса, – обыкновенная каменка. Обилие таких видов как

азиатский бекас, желтоголовая трясогузка, весничка в лесном и подгольцовом поясах почти не отличается. Независимо от высоты они находят оптимальные условия в местообитаниях, образованных мозаикой лиственничных редин, зарослей ольховника и ерника, тундровых участков и болот. Лишь в гольцах на горных вершинах они почти не находят свойственных им биотопов и проникают туда в значительно меньшем количестве. В условиях ГАС особенности экологии этих трех видов, вероятно, допустимо рассматривать в качестве определенных преадаптаций, позволяющих им достаточно активно осваивать горный ландшафт. О наличии еще более глубоких преадаптаций к освоению горного ландшафта и, в частности, подгольцового пояса, свидетельствуют векторы пространственной динамики обилия сибирского пепельного улита, обыкновенной кукушки, болотной совы, краснозобого конька, варакушки, сибирской чечевицы, полярной овсянки. Тесные экологические связи этих видов с ландшафтами подгольцового пояса, где в пределах ГАС лежит оптимум их местообитаний, подтверждают максимальные значения их обилия, превышающие соответствующие показатели в гольцовом и лесном поясах (табл. 6, 8, 10 приложения). В силу региональной специфики экологических условий в разных горах Азиатской Субарктики направления изменений пространственного обилия одних и тех же видов в них могут не совпадать. Например, в Колымском нагорье таловка и обыкновенная чечетка достигают максимального обилия не в лесном поясе (как на плато Путорана), а в подгольцовом (Кищинский, 1968). Некоторые виды, обитающие на большей части ГАС преимущественно (или в том числе) в лесном поясе, на востоке вовсе «покидают» пределы лесного пояса и населяют только вышележащий подгольцовый пояс. Таковы, например, азиатский бекас в Корякском нагорье или варакушка в Колымском нагорье (Кищинский, 1988). Выявленные закономерности демонстрируют специфику и автономность формирования авифауны и населения птиц на разных высотах, соответствующих гольцовому, подгольцовому и лесному поясам гор Азиатской Субарктики.

Сравнительный анализ плотности населения в ГАС (несмотря на отсутствие в литературе точных цифровых данных по населению птиц гор Якутии и рассматриваемой нами части Корякского нагорья) позволяет выявить четкую закономерность: плотность населения птиц на уровне всех высотно-ландшафтных поясов имеет четко выраженную тенденцию к сокращению в направлении с запада на восток (табл. 28, 29). Сокращение плотности населения птиц на восток коррелирует с увеличением континентальности климата почти на всей протяженности цепи ГАС, вплоть до внутренних районов Колымского нагорья. В притихоокеанских хребтах Колымского и Корякского нагорьев климат приобретает черты субарктического морского, что, однако, ничуть не уменьшает его суровости (Атлас СССР, 1983; Гвоздецкий, Михайлов, 1987; Голубчиков, 1996; Раковская, Давыдова, 2001). Поэтому, на наш взгляд, нет оснований предполагать увеличение плотности населения птиц в самых восточных горах Азиатской Субарктики. О крайне негативном влиянии холодных муссонов на птиц горных регионов известно даже из значительно более южных районов Дальнего Востока, имеющих в целом несравнимо более мягкий климат. Именно этим, например, М.Ф. Бисеров (2006) объясняет низкие плотности гнездового населения птиц в подгольцовом (27 ос/км^2) и гольцовом (40 ос/км^2) поясах Хингано-Буреинского нагорья.

Таблица 29. Достоверность корреляции между долготой и плотностью населения птиц

Высотно-ландшафтный пояс	n	r (коэффициент корреляции между долготой и плотностью населения птиц)	P (достоверность коэффициента корреляции)
Гольцовый	4	–0.89	0.10
Подгольцовый	4	–0.92	0.07
Лесной	4	–0.94	0.06

Сокращение плотности населения птиц лесного пояса в восточном направлении (табл. 28, 29), несомненно, также связано с изменением состава основных лесообразующих пород деревьев. Более продуктивная темнохвойная северная тайга (господствующая на Урале и западе Путорана) населена птицами гораздо плотнее, чем лиственничная светлохвойная тайга (господствующая почти на всем протяжении цепи ГАС от востока Путорана и до Колымского нагорья).

Сокращение плотности населения птиц на восток согласуется также с сокращением в этом же направлении общей продуктивности растительного покрова и зоомассы птиц, что продемонстрировано на картах информационных ресурсов «Национальной стратегии и плана действий по сохранению биоразнообразия России» (сайт: *http://www.sci.aha.ru/biodiv/npd/ind1.htm*).

На уровне каждого из высотно-ландшафтных поясов амплитуда между максимальными показателями на западе и минимальными на востоке различна. В 10 раз в восточном направлении сокращается плотность населения птиц гольцового пояса, и не столь существенно – подгольцового (в 3,5 раза) и лесного (в 3 раза) поясов. Очевидно, это связано с разной интенсивностью сокращения общей продуктивности растительных и животных сообществ на уровне каждого из высотных поясов.

Корреляция сокращения плотности населения птиц с долготой близка к достоверности для показателей плотности населения в пределах гольцового, подгольцового и лесного поясов (табл. 29).

Выявлен сходный состав лидирующих видов во многих горах Азиатской Субарктики, что свидетельствует в пользу не только общности ядра их авифаун, но и определенного единства экологических и зоогеографических закономерностей формирования основы населения птиц этих регионов. Пространственная преемственность населения птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, лидирующими по обилию одновременно в нескольких регионах ГАС, а в вертикальной – одновременно лидирующими в двух, обычно смежных высотно-ландшафтных поясах.

В населении птиц лесного пояса Приполярного Урала лидируют – таловка, вьюрок, белокрылый клест, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002 б; 2008; Селиванова, Естафьев, 2004), плато Путорана – таловка, зарничка, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Романов, 1996,

2003 а, 2006 а, б; Романов и др., 2007), Верхоянского хребта – пятнистый конек, таловка, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996, 2007). Таким образом, в лесном поясе большей части цепи ГАС лидируют 7 видов, из которых 4 являются общими, а каждый из 3 остальных – регионально специфичным.

В населении птиц подгольцового пояса Приполярного Урала лидируют луговой конек, весничка, таловка, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002 б; 2008; Селиванова, Естафьев, 2004), плато Путорана – американский конек, таловка, варакушка, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка (Романов, 1996, 2003 а, 2006 а, б; Романов и др., 2007), Колымского нагорья – таловка и обыкновенная чечетка (Кищинский, 1968). Некоторая пространственная неполнота картины не мешает определить двух очевидных и вероятнее всего повсеместных лидеров в населении подгольцов ГАС – таловку и обыкновенную чечетку.

В населении птиц гольцового пояса Приполярного Урала лидируют луговой конек, обыкновенная каменка, обыкновенная чечетка (Естафьев, 1977; Селиванова, 2002 б; 2008; Селиванова, Естафьев, 2004), плато Путорана – золотистая ржанка, краснозобый и американский коньки, обыкновенная каменка, обыкновенная чечетка (Романов, 1996, 2003 а, 2006 а, б; Романов и др., 2007), Верхоянского хребта – американский и краснозобый коньки и обыкновенная каменка (Воробьев, 1963; Борисов и др., 1996, 2007), Колымского нагорья – американский конек и обыкновенная каменка (Кищинский, 1968), Корякского нагорья – американский конек (Кищинский, 1980). Почти повсеместно в гольцах гор Азиатской Субарктики лидирует обыкновенная каменка в различном сочетании еще с 5 видами. Выявлена также еще одна не менее характерная закономерность формирования населения гольцов всех ГАС: абсолютными доминантами по обилию среди лидеров являются различные виды рода *Anthus.* В западной части цепи ГАС, на Урале это – луговой и краснозобый коньки, а восточнее – американский и краснозобый коньки. В горных тундрах гольцов Северного и Приполярного Урала на долю лугового конька (*Anthus pratensis L.*) приходится почти 70% населения при среднем обилии 100 ос/км^2 (Естафьев, 1977, 1981). По итогам наших учетов 1982, 1984, 1987 и 1993 гг. в гольцовом поясе Полярного Урала луговой и краснозобый коньки составляли в местном населении 52%, при их суммарном обилии 56 ос/км^2 (Романов, 1996, 1997). Как показали последующие исследования, лидирующие позиции этих видов в населении птиц Полярного Урала очень стабильны во времени (Головатин, Пасхальный, 2005). На плато Путорана локальное обилие американского конька в различных точках и в разные годы изменялось довольно существенно: от 10 до 86 ос/км^2. Но несмотря на это, данный вид был повсеместно многочисленным, а по доле участия – везде абсолютно доминировал, составляя в населении птиц 15-69% (Романов, 1996, 1997, 2006 б; Романов и др., 2007). Выявленные нами значения обилия американского конька полностью соответствуют таковым для Корякского нагорья, где обилие вида достигает 28—80 ос/км^2 (Кищинский, 1980). Как и в гольцах Путорана, в Корякском нагорье и Колымском нагорье американский конек составляет абсолютное большинство (50% и более) населения птиц гольцового пояса (Кищинский, 1968, 1980). Симптоматично, что представители рода *Anthus* в целом очень активно осваивают гольцовые ландшаф-

ты не только ГАС, но и других горных систем восточной Палеарктики, где, вероятно, условия существования для них более оптимальны, чем для других видов. Почти везде они являются абсолютными доминантами и играют ведущую роль в формировании населения гольцов горных вершин. В частности, на долю горного конька (*Anthus spinletta L.*) в лишайниковых тундрах гольцов Западного Саяна приходится 52% населения при обилии 35 ос/км^2 (Прокофьев, 1988), а в горных тундрах Алтая – 55% населения при обилии 139 ос/км^2 (Равкин, 1973, Цыбулин, 1999, 2009). В гольцовом поясе Хингано-Буреинского нагорья американский конек составляет 40% населения при обилии 16 ос/км^2 (Бисеров, 2006). Широкое распространение и массовый характер пребывания разных видов коньков в верхних поясах гор севера Евразии, видимо, в значительной мере объясняется, с одной стороны, – их экологической пластичностью, а с другой стороны, достаточно глубокими экологическими адаптациями некоторых видов этой группы к экстремальным условиям горных вершин. Подтверждение данного тезиса мы находим в итогах исследований, проведенных на Алтае (Ирисов, 1997; Ирисова, 2002).

5.2. Внутрирегиональная изменчивость плотности и структуры гнездового населения птиц в пределах отдельно взятой горной страны

Огромные размеры и сложная орография горных стран Азиатской Субарктики предопределили наличие в пределах каждой из них повышенной внутрирегиональной пространственной неоднородности (провинциальности) параметров населения птиц. Провинциальная изменчивость населения птиц в условиях горно-котловинной местности выражена значительно сильнее, чем на равнине, и иногда приобретает гипертрофированный характер. В качестве модельного региона, где выявлены закономерности провинциальных различий в плотности и структуре населения птиц, было выбрано плато Путорана. Нами детально проанализировано население 12 крупных районов, представляющих все многообразие ландшафтов, типичных для запада, востока, севера, юга и центра этого типично субарктического горного региона.

5.2.1. Провинциальные отличия населения птиц гнездового периода как показатель автономности формирования населения на разных высотах

Провинциальные отличия основных параметров населения, диагносцируемые с помощью коэффициента сходства населения – КСН (Наумов, 1964), неодинаковы на уровне каждого из рассматриваемых высотно-ландшафтных поясов (табл. 30, 31, 32).

При сравнении населения двух любых районов уровень его сходства на уровне разных поясов между этими районами, как правило, отличается. Это свидетельствует об автономности формирования населения птиц на разных высотах, и качественной специфике населения гольцового, подгольцового и лесного поясов. Несомненно, это указывает также на то, что специфичные для каждого высотного пояса закономерности определяют свои специфичные пространственные тренды

Таблица 30. КСН различных районов плато Путорана в пределах гольцового пояса (%)

Районы	Река Микчангда	Оз. Боковое	Река Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	Оз. Дюпкун Котуйский
Река Микчангда	–	18	32	26	19	20	24	33	26	21	25	30
Оз. Боковое	–	–	18	21	8	11	23	19	18	34	17	18
Река Аян	–	–	–	41	23	27	33	38	36	32	43	45
Оз. Аян	–	–	–	–	36	43	67	48	46	58	53	55
Оз. Кутарамакан	–	–	–	–	–	47	30	38	33	23	32	30
Оз. Кета	–	–	–	–	–	–	45	49	31	24	40	41
Оз. Собачье	–	–	–	–	–	–	–	49	50	59	45	40
Оз. Дюпкун Курейский	–	–	–	–	–	–	–	–	30	31	43	49
Оз. Агата Верхняя	–	–	–	–	–	–	–	–	–	35	32	26
Оз. Някшингда	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	34	37
Оз. Харпича	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	61
Оз. Дюпкун Котуйский	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

основных параметров населения и, соответственно, присущую только данному поясу провинциальность этих параметров.

Выявлено, что наиболее существенные и хаотичные провинциальные отличия в населении птиц характерны для подгольцового пояса. В подгольцах самые низкие показатели минимального (3%) и максимального (49%) сходства населения (табл. 31). Общий уровень абсолютных значений КСН также заметно ниже, чем в гольцовом и лесном поясах: более чем в половине сравниваемых пар районов сходство населения птиц не превышает 20%; всего в 10 из 55 сравниваемых пар районов сходство населения несколько превышает 30%. Ярко выраженная провинциальность подгольцовых сообществ птиц обусловлена следующим. Во-первых, характерной для всех гор Азиатской Субарктики повышенной ландшафтно-биотопической мозаичностью подгольцового пояса. Во-вторых, неодинаковой полнотой представленности основных ландшафтообразующих элементов (кустарники, стланики) в условиях усиления континентальности в широтном направлении. В-третьих, имеющими место значительными многолетними и сезонными флуктуациями численности различных видов, населяющих или периодически проникающих в подгольцы. Данные флуктуации связаны, главным образом, с особой неустойчивостью погодно-климатических условий и вероятнее всего являются достаточно постоянным фактором форми-

Таблица 31. КСН различных районов плато Путорана в пределах подгольцового пояса (%)

Районы	Река Микчангда	Оз. Боковое	Река Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Дюпкун Котуйский
Река Микчангда	–	18	9	10	20	34	28	49	33	31	9
Оз. Боковое	–	–	10	12	8	20	14	20	11	22	11
Река Аян	–	–	–	12	3	14	3	8	4	20	37
Оз. Аян	–	–	–	–	25	13	11	8	11	11	18
Оз. Кутарамакан	–	–	–	–	–	19	18	17	29	16	5
Оз. Кета	–	–	–	–	–	–	25	45	31	32	12
Оз. Собачье	–	–	–	–	–	–	–	20	48	19	3
Оз. Дюпкун Курейский	–	–	–	–	–	–	–	–	33	27	8
Оз. Агата Верхняя	–	–	–	–	–	–	–	–	–	24	3
Оз. Някшингда	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13
Оз. Дюпкун Котуйский	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

рования населения подгольцов. Усугубляется все это еще и тем, что подгольцовые сообщества птиц формируются в значительной степени за счет видов, слабо или почти не адаптированных к экстремальным условиям горных вершин и, следовательно, особенно зависимых от складывающихся метеоусловий и режима их изменения. Менее стабильные экологические условия подгольцов обуславливают меньшую стабильность и большую провинциальную изменчивость местных сообществ птиц по сравнению с гольцовыми или, тем более, лесными, что подтверждают соответствующие коэффициенты сходства населения (КСН) в таблицах 30, 31, 32. По этой же причине невозможно выявить какие-либо четко выраженные тренды провинциальной изменчивости населения птиц подгольцов.

В пределах гольцового пояса провинциальные отличия населения птиц не столь контрастны, как в подгольцовом поясе. В гольцах, как и в подгольцах, довольно значительна амплитуда между минимальным (8%) и максимальным (67%) показателем КСН (табл. 30). Однако абсолютные их значения, равно как и общий уровень абсолютных значений КСН, выше, чем в подгольцовом: более чем в половине сравниваемых пар районов сходство населения птиц превышает 30%; всего в 9 из 67 сравниваемых пар районов сходство населения ниже 20%. Экологические условия в гольцовом поясе более экстремальны и одновременно более стабильны, чем в подгольцовом. В населении гольцов значительна доля участия альпийских и арктоальпийских видов, хорошо адаптированных к условиям субарктических горных вершин. Все это обеспечивает большую общую пространственно-временную

устойчивость населения птиц гольцов, в силу чего в самом общем виде можно идентифицировать определенные векторы его провинциальной изменчивости.

В достаточно сходных местообитаниях вершин плато в различные годы и на разных участках формируются сообщества птиц, отличающиеся друг от друга.

Наименьший уровень сходства наблюдается между населением специфических луготундр самых северных окраин плато Путорана (бассейн р.Микчангда, оз.Боковое) и населением всей остальной территории. Сообщества птиц луготундр, формирующиеся в условиях непосредственного контакта с населением зональных ландшафтов предгорий (южная тундра, лесотундра), отличаются максимальной специфичностью и обособленностью. Более того, эти сообщества демонстрируют крайне низкие уровни сходства не только с сообществами, распространенными значительно южнее, но также с распространенными в непосредственной близости (долина р.Аян). Последнее объясняется ландшафтно-биотопической пестротой севера Путорана, в отличие от которого на остальной, более обширной внутренней территории горной страны экологические условия заметно однообразнее. Это относительное однообразие обусловило, видимо, формирование в различных районах плато Путорана, расположенных к югу от долины р. Аян, более схожих между собой сообществ птиц. Цифровые данные подтверждают эту закономерность: КСН между районами, лежащими южнее долины среднего течения р. Аян, значительно выше, чем между районами, лежащими севернее (табл. 30).

Закономерно, что наиболее высокий уровень сходства населения птиц выявлен в ряде взаимно близко расположенных соседних районов, с более или менее однородными условиями формирования птичьих сообществ. Такие пары районов, как показали наши исследования на плато Путорана, могут быть обнаружены как в центре (котловины озер Аян и Собачье; Кутарамакан и Кета), так и на периферии (котловины озер Харпича и Дюпкун Котуйский) горной страны.

Выявлены также и другие общие закономерности провинциальной изменчивости населения птиц гольцового пояса гор Азиатской Субарктики, имеющие определенную пространственную направленность.

Во-первых, население птиц многих районов обширной горной страны проявляет повышенное сходство с населением центральной ее части (в случае с плато Путорана – частью, ограниченной котловинами озер Аян и Собачье). Мы не склонны считать это случайностью, а объяснение данного явления видим в следующем.

Несомненно, что условия формирования и существования растительных и животных сообществ (в том числе и птичьих) в пределах обширных горных стран Азиатской Субарктики имели провинциальные отличия в прошлом и отличаются в настоящее время. В наиболее генерализованном виде современные провинциальные отличия, например, плато Путорана, зафиксированы в физико-географическом (Пармузин, 1959 а) и геоботаническом (Водопьянова, 1976 а, б) районировании региона. Центральная часть плато Путорана находится как бы на стыке всех этих районов, вследствие чего испытывает влияние всех их одновременно и аккумулирует их свойства и особенности. Все это, очевидно, в полной мере относится и к сообществам птиц рассматриваемых частей плато. Кроме того, центральная часть плато, видимо, является ядром достаточно монолитного горного района, занимающего осевое положение в пределах Путорана и имеющего протяженность с севера на юг более 200 км. Мы полагаем, что многие обследованные нами районы плато

также являются составными частями этого «срединного» региона, на всей территории которого экологические условия формирования гольцовых сообществ птиц более или менее схожи. Следует обратить внимание также на то, что коэффициенты сходства населения (КСН) периферийных районов между собой ниже, чем сходство населения птиц этих же районов с населением центральной части плато. Вероятно, это обусловлено имеющимися провинциальными отличиями в условиях формирования сообществ птиц на территории каждого отдельного периферийного района, что вполне согласуется с физико-географической и геоботанической неоднородностью Путорана (Пармузин, 1959 а; Водопьянова, 1976 а, б). Более того, возможно, что специфика данных провинциальных отличий связана с тем, что периферийные районы разделены территориями, испытавшими в конце плейстоцена наиболее существенное оледенение (Кинд, 1965, 1969; Голубчиков, 1996; Соломина, 1999). Поэтому современные различия в сообществах птиц могут в какой-то степени объясняться пространственно-временными дизъюнкциями в процессе формирования этих сообществ.

Во-вторых, обращает на себя внимание тот факт, что население птиц многих районов проявляет максимальное сходство с населением птиц более южных территорий. В частности, население внутренней области плато, ограниченное котловинами озер Аян, Собачье и Кета, имеет абсолютно максимальное сходство с населением юго-западного сектора, расположенного между озерами Дюпкун Курейский, Агата Верхняя и Някшингда. Полагаем, что это может быть связано с историей развития природных комплексов плато Путорана. Дело в том, что юго-западная часть плато – наиболее древняя. Как полагают некоторые исследователи, именно здесь формировалась высокогорная флора Путорана (Малышев, 1976 а, б). Правомерно предположить в связи с этим, что формирование горных сообществ птиц Путорана началось также на юго-западе плато и, следовательно, их влияние на население птиц «центра» имело место в течение весьма длительного периода времени (гораздо более длительного, чем период влияния сообществ других районов).

Наконец, ряд полученных нами данных указывает на имеющуюся в пределах гольцов корреляцию уровня сходства населения птиц с широтой местности. Так, например, население птиц почти всех районов плато Путорана при сравнении с населением широтной триады «оз.Аян – р.Аян – оз.Боковое» проявляет наибольшее сходство с самым южным ее фрагментом – котловиной оз.Аян (36-67%). В северном направлении уровень сходства населения птиц понижается, достигая в долине р.Аян средних показателей КСН (23-45%), а еще севернее, в котловине оз.Бокового, – наиболее низких значений КСН (8-34%).

В пределах лесного пояса провинциальные отличия населения птиц выражены намного меньше, чем в гольцовом и подгольцовом поясах. В лесном поясе намного меньше амплитуда между минимальным (36%) и максимальным (67%) показателем коэффициента сходства населения (КСН). Абсолютные значения КСН, равно как и общий уровень абсолютных значений КСН, выше, чем в гольцовом и тем более в подгольцовом поясах (табл. 32). Более чем в половине сравниваемых пар районов сходство населения птиц превышает 50%. Лишь в 4 из 45 сравниваемых пар районов сходство населения ниже 40%. В целом, высокие абсолютные значения КСН характерны для всех сравниваемых пар районов. Все это, по нашему мнению, свидетельствует о достаточно стабильном и равно-

Таблица 32. КСН различных районов плато Путорана в пределах лесного пояса (%)

Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Р. Котуй
Река Микчангда	–	60	51	54	57	49	57	48	36	62
Река Аян	–	–	67	53	52	46	49	42	42	58
Оз. Аян	–	–	–	52	49	42	50	42	37	56
Оз. Кутарамакан	–	–	–	–	64	62	47	53	55	50
Оз. Кета	–	–	–	–	–	59	61	63	52	49
Оз. Собачье	–	–	–	–	–	–	46	48	38	50
Оз. Дюпкун Курейский	–	–	–	–	–	–	–	58	53	50
Оз. Агата Верхняя	–	–	–	–	–	–	–	–	56	43
Оз. Някшингда	–	–	–	–	–	–	–	–	–	39
Река Котуй	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

ценном взаимовлиянии сообществ птиц различных районов на уровне лесного пояса. В гольцовом и подгольцовом поясах сообщества птиц этих же районов, при их попарном сравнении, дают гораздо больший разброс значений КСН. Данная закономерность, выявленная на плато Путорана, позволяет утверждать, что наиболее устойчивые и схожие экологические условия, а, следовательно, и сообщества птиц в ГАС формируются в нижней части высотного профиля – в лесном поясе. Вероятно, именно с этим связано то, что степень сходства сообществ птиц даже наиболее взаимоудаленных друг от друга районов лесного пояса довольно высока.

5.2.2. Провинциальные отличия основных параметров гнездового населения птиц

Результаты анализа провинциальных различий основных параметров населения птиц гнездового периода, проведенного на примере одной из типичных горно-субарктических горных стран – плато Путорана (табл. 33; табл. 6, 7, 8, 9, 10, 11 приложения), позволили выявить и сформулировать ряд общих закономерностей, которые, в целом, справедливы для всей горной Субарктики.

Высотная трансформация структуры населения птиц в пределах каждой горной страны, в целом, подчиняется общим для всех гор Азиатской Субарктики закономерностям, подробно рассмотренным в разделе 5.1. На фоне повсеместного понижения плотности населения птиц с высотой, в разных частях Путорана выявлено три основных варианта этого процесса: более или менее постепенный; с основным

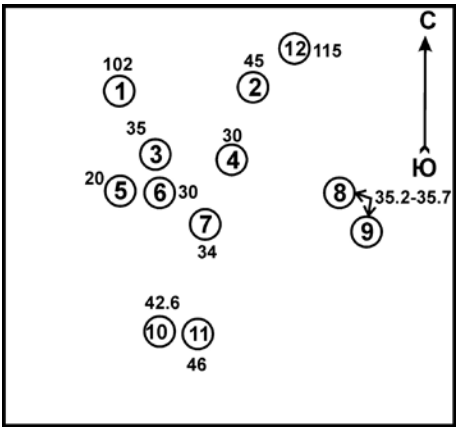
Таблица 33. Провинциальные различия гнездового населения птиц плато Путорана

Районы	Р. Микчангда	Оз. Боковое	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	Оз. Дюпкун Котуйский
Плотность населения (ос/км²)												
Гольцы	102,5	115	44,6	30,5	29,86	19,7	35	34,6	42,6	46	35,7	35,2
Подгольцы	267,7	143	36	47,12	81	230	196	388	214,2	132	–	71
Лесной пояс	295,1	–	309,5	289,9	400,1	488,7	364,4	434,1	566,1	673,6	251,1	–
Число видов												
Гольцы	25	9	14	15	9	7	5	20	17	14	9	9
Подгольцы	13	18	10	17	7	11	8	43	22	10	–	10
Лесной пояс	38	–	44	46	49	50	35	56	58	57	51	–

падением плотности при переходе из лесного пояса в подгольцовый; с основным падением плотности при переходе из подгольцового пояса в гольцовый.

Провинциальные различия видового богатства и плотности населения птиц, состава лидирующих и фоновых видов выявлены на уровне гольцового, подгольцового и лесного поясов. Эти различия специфичны для каждого из высотных поясов, что свидетельствует в пользу достаточно высокого уровня автономности формирования населения птиц горной Субарктики в условиях разных высот, и качественной специфики населения гольцового, подгольцового и лесного поясов.

В гольцовом поясе Путорана пространственные изменения плотности населения птиц в гнездовой период лежат в пределах 20-102 ос/км² (табл. 33), составляя, соответственно, пятикратное превышение максимальных значений над минимальными. Эти цифры характеризуют суммарное обилие птиц, населяющих, главным образом, плакоры или обширные пологие склоны плакоров в пределах гольцов. В долинах ручьев, расположенных в нижней половине гольцового пояса (особенно поблизости от подгольцовых зарослей кустарников или лиственничных редин), локальное обилие птиц иногда может достигать 200 ос/км² (Романов, 1996). Провинциальные отличия плотности населения птиц в гольцах гор Азиатской Субарктики определяются абсолютной высотой местности и характером господствующих горно-тундровых типов растительности. На плато Путорана область гольцов с наименьшими показателями плотности населения птиц (20-36 ос/км²) лежит в пределах наиболее высокой средней части региона, где в целом господствуют каменистые лишайниковые и дриадово-лишайниковые тундры (рис. 9).



Кружками обозначены районы:

1 – р. Микчангда;
2 – р. Аян;
3 – оз. Собачье;
4 – оз. Аян;
5 – оз. Кета;
6 – оз. Кутарамакан;
7 – оз. Дюпкун Курейский;
8-9 – озера Харпича, Дюпкун Котуйский;
10 – оз. Агата Верхняя;
11 – оз. Някшингда;

Цифры около кружков – плотность населения птиц **(ос/км^2)** в данном районе

Рис. 9. Плотность населения птиц гольцового пояса в различных районах плато Путорана

Более плотно населены птицами лежащие на меньших высотах гольцы южных (43-46 ос/км^2) и особенно северных (102-115 ос/км^2) окраин плато, где (как и на востоке региона) получают широкое распространение более продуктивные мохово-лишайниково-разнотравные и мохово-разнотравно-кустарничковые тундры. Максимально высокие плотности населения в гольцах северной части Путорана, несомненно, поддерживаются также «подтоком» сюда значительного числа особей некоторых видов (золотистая ржанка, краснозобый конек, варакушка), широко распространенных в зональной тундре и лесотундре у подножий плато. Не исключено, что регулярно, особенно в холодные годы, значительная часть особей таких видов может оседать в горных тундрах гольцов северных окраин гор Азиатской Субарктики, не долетая до гнездовых местообитаний в зональной тундре. На равнинах такие факты были выявлены, например, на Таймыре (Лаппо, 1996). Четкую повсеместно проявляющуюся корреляцию плотности населения птиц и видового богатства на плато Путорана доказать затруднительно. Это объясняется тем, что, например, в котловинах озер Аян и Дюпкун Курейский показатели плотности населения невысоки, но относительно повышено видовое богатство и наоборот – в котловине оз.Бокового население птиц с повышенной плотностью имеет бедный видовой состав. Однако некоторые тенденции пространственного изменения показателей населения птиц, указывающие на вероятную связь плотности населения птиц и видового богатства в гольцах гор Азиатской Субарктики, нами все же выявлены. В частности выявлено, что на Путорана плотность населения увеличивается от двух разных районов с низкой плотностью населения и повышенным видовым богатством (котловины озер Аян и Дюпкун Курейский), соответственно, в южном и северном секторах горной страны в сторону периферии, где видовое богатство также имеет относительно высокие значения (рис. 9).

Провинциальные отличия в пределах гольцов выявлены как в общих показателях населения птиц, так и в специфике пространственных изменений обилия отдельных видов. Обилие варакушки, например, имеет тенденцию к увеличению от

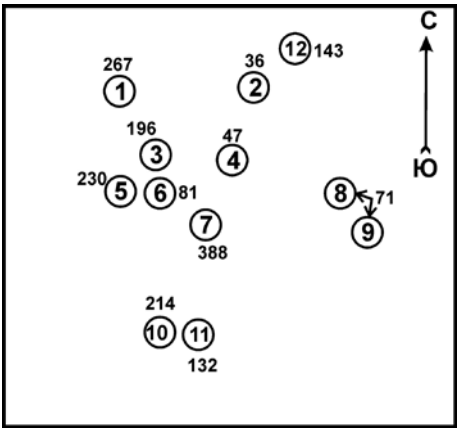
центра плато в сторону его южных и северных окраин (табл. 6 приложения). Обилие тундряной куропатки минимально в осевой части плато (простирающейся от северных до южных его окраин вдоль 94-го меридиана) и увеличивается в западном и восточном направлении (табл. 6 приложения). Области повышенного обилия золотистой ржанки, рогатого жаворонка, краснозобого конька лежат в пределах обширной полосы специфических разнотравных горных тундр (луготундр), распространенных, в основном, в северо-западных, северных, северо-восточных и восточных частях Путорана (табл. 6 приложения). В отличие от этих трех видов, хрустан имеет повышенное обилие лишь в самых северных районах, ограниченных долиной р.Аян и котловиной оз.Бокового (табл. 6 приложения).

Абсолютное большинство всех птиц распределено по территории гольцового пояса Путорана крайне неравномерно (Романов, 1996, 2003 а, 2006 а, б; Романов и др. (2007). Более или менее повсеместно (в 7 и более районах из 12 обследованных) распространены лишь 7 видов: тундряная куропатка, золотистая ржанка, хрустан, рогатый жаворонок, американский конек, обыкновенная каменка, обыкновенная чечетка. Одновременно с этим для разных видов характерны неодинаковые амплитуды абсолютных значений их обилия, зарегистрированные в разных частях обширной горной страны. Так, например, типичные обитатели гольцового пояса плато тундряная куропатка, рогатый жаворонок ежегодно демонстрировали невысокое, но относительно стабильное обилие в различных районах, что позволило им почти повсеместно входить в категорию фоновых или лидирующих видов. В среднем максимальные значения их обилия превышали минимальные не более чем в 4-8 раз. Аналогичное, всего четырехкратное, превышение этих показателей отмечено и для повсеместно доминирующего американского конька. Золотистая ржанка, хрустан, обыкновенная каменка и обыкновенная чечетка, повсеместно распространенные по гольцам, в сообществах птиц всех обследованных нами районов также имели статус фоновых или лидирующих. Однако их обилие и доля участия в населении птиц различных районов Путорана варьировали в весьма широких пределах. Максимальные значения обилия золотистой ржанки превышали минимальные в 50 раз, а превышение соответствующих показателей для хрустана составило 25 раз, для обыкновенной каменки – 20 раз, для обыкновенной чечетки – 16 раз.

Полный список видов-доминантов в гольцах Путорана включает 10 видов, лидирующих по обилию – 15 видов, фоновых – 23 вида. От общего количества видов, встречающихся в гольцах, эти группы, соответственно, составляют – 27%, 40%, 62%. Хорошо выражены провинциальные изменения в составе лидеров (табл. 6, 7 приложения). Основная часть их (11 видов) численно лидирует не более чем в четырех районах горной страны, и лишь 4 вида лидируют повсеместно. Среди последних американский конек, обыкновенная каменка, рогатый жаворонок и обыкновенная чечетка.

На примере плато Путорана показано, что доля участия лидирующих видов в общем населении птиц гольцов в горах Азиатской Субарктики может достигать 72%, а провинциальные показатели этой доли почти повсеместно достигают 90% и более.

В подгольцовом поясе Путорана пространственные изменения плотности населения птиц в гнездовой период лежат в пределах 36-388 ос/км^2 (табл. 33), составляя, соответственно, почти одиннадцатикратное превышение максимальных значений над минимальными.



Кружками обозначены районы:

1 – р. Микчангда;
2 – р. Аян;
3 – оз. Собачье;
4 – оз. Аян;
5 – оз. Кета;
6 – оз. Кутарамакан;
7 – оз. Дюпкун Курейский;
8-9 – озера Харпича, Дюпкун Котуйский;
10 – оз. Агата Верхняя;
11 – оз. Някшингда;
12 – оз. Боковое

Цифры около кружков – плотность населения птиц **(ос/км²)** в данном районе

Рис. 10. Плотность населения птиц подгольцового пояса в различных районах плато Путорана

Провинциальные отличия плотности населения птиц в подгольцах ГАС обусловлены абсолютной высотой местности, характером распространения и занимаемой площадью господствующих типов подгольцовой растительности (кустарники, стланики, редины), степенью общей мозаичности растительного покрова. На плато Путорана область подгольцов с наименьшими показателями плотности населения птиц (36-81 ос/км²) охватывает наиболее высокие среднюю и восточную части региона (рис. 10). Здесь, в условиях явно выраженной повышенной континентальности климата, полоса подгольцовых зарослей кустарников в целом становится очень узкой, прерывистой или значительно фрагментированной, а местами на значительном протяжении вообще исчезает. Значительно более плотно населены птицами лежащие на меньших высотах подгольцовые ландшафты южных (132-214 ос/км²), западных (196-388 ос/км²) и северных (143-267 ос/км²) окраин (рис. 10). Эти наветренные районы плато, обращенные к западному воздушному переносу, получают значительно больше осадков. В том числе – и в виде снега, значительная глубина которого предохраняет кустарники от вымерзания и «подрезки» зимней поземкой (снежной абразии). Поэтому густые и высокие заросли кустарников (ерник, ольховник, ивняк) почти повсеместно приобретают здесь вид широкой и сплошной полосы (Куваев, 1980; Павлов и др., 1988; Янченко, 2007). Особенно большие площади кустарниковые заросли и лиственничные редины занимают на обширных горных террасах вершин плато, лежащих на высоте, соответствующей подгольцовому поясу (как, например, в бассейне р.Микчангда, у озер Бокового или Дюпкун Курейский). Таким образом, нами выявлено сокращение общей плотности населения с запада на восток. Связь плотности населения с географической долготой проявляется не только в макромасштабе всего региона, но и на уровне сравнения любых двух (или более) его районов (рис. 10).

Взаимосвязь между видовым богатством и плотностью населения птиц в пределах подгольцов плато Путорана не прослеживается. В некоторых районах (котловина оз.Аян) показатели плотности населения невысоки, но при этом повышено видовое богатство, и наоборот – есть районы, где население птиц с повышенной

плотностью имеет бедный видовой состав (котловины озер Кета, Собачье, Някшингда). Лишь в единственном месте, в окрестностях оз.Дюпкун Курейский, выявлено одновременное совпадение максимальных для подгольцов Путорана показателей видового богатства и плотности населения птиц (табл. 33).

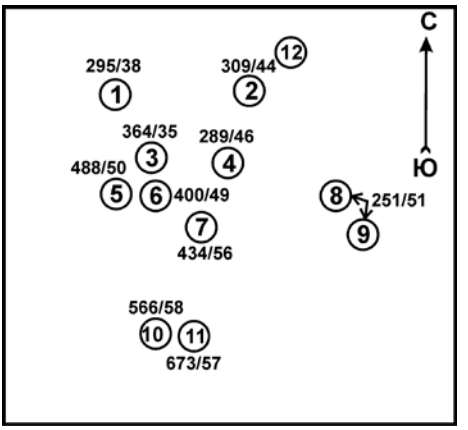
Провинциальные отличия в пределах подгольцов выявлены как в общих показателях населения птиц, так и в специфике пространственных изменений обилия отдельных видов. И то и другое закономерно связано с уровнем развития и распространения зарослей подгольцовых кустарников. Обилие варакушки и обыкновенной чечетки, например, имеет тенденцию к сокращению от западной половины к центральной части плато, и далее еще более существенно – в сторону его восточных окраин (табл. 8 приложения). Бурый дрозд, полярная овсянка и овсянка-крошка распространены в подгольцах западной половины плато (в том числе и на его северных и южных окраинах), но уже не проникают в центральную и восточную часть региона (табл. 8 приложения). Такие виды, как сибирская завирушка, весничка, таловка и вьюрок, осваивают подгольцовые ландшафты еще более территориально ограниченного западного сектора (табл. 8 приложения). В отличие от бурого дрозда и овсянки-крошки эти виды не проникают в восточном направлении не только по подгольцам центральных районов, но также – и по подгольцам северных и южных окраин региона.

Абсолютное большинство всех птиц распределено по территории подгольцового пояса Путорана крайне неравномерно. Почти повсеместно (в 7 и более районах из 11 обследованных) распространены лишь 6 видов: американский конек, обыкновенная каменка, варакушка, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка. Для всех этих видов (как, впрочем, и для распространенных более спорадично) характерны неодинаковые амплитуды абсолютных значений их обилия, зарегистрированные в различных частях плато. Так, например, у обыкновенной каменки максимальные значения обилия превышают минимальные в 8 раз, у американского конька, бурого дрозда, обыкновенной чечетки – в 13-18 раз, а у овсянки-крошки – в 34 раза. У ряда птиц, имеющих в подгольцах Путорана более спорадичное распространение (встречены в 5-6 районах), обилие также варьирует в широких пределах. Максимальные значения обилия золотистой ржанки превышают минимальные в 37 раз, а превышение соответствующих показателей для краснозобого конька составляет 35 раз, для сибирской завирушки – 13 раз, для веснички – 43 раза, для таловки – 12 раз, для полярной овсянки – 20 раз.

Полный список видов-доминантов в подгольцах Путорана включает 13 видов, лидирующих по обилию – 20 видов, фоновых – 30 видов. От общего количества видов, встречающихся в гольцах, эти группы, соответственно, составляют – 26%, 40%, 62%. Хорошо выражены провинциальные изменения в составе лидеров (табл. 8, 9 приложения). Основная часть их (16 видов) численно лидирует не более чем в четырех районах горной страны. Только 4 вида лидируют более чем в 6 районах из 11 обследованных. Среди последних американский конек, варакушка, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка.

На примере плато Путорана показано, что доля участия лидирующих видов в общем населении птиц подгольцов гор Азиатской Субарктики может достигать 62%. При этом, провинциальные показатели этой доли в пяти районах достигают более 95%, в пяти – 83-88% и в одном – 59%.

В лесном поясе Путорана пространственные изменения плотности населения птиц в гнездовой период лежат в пределах 251-674 ос/км^2 (табл. 33). Всего лишь менее чем трехкратное превышение максимальных значений над минимальными указывает на значительно более равномерное общее распределение птиц в лесном поясе, нежели в гольцах и подгольцах. Провинциальные отличия плотности населения птиц в лесном поясе гор Азиатской Субарктики обусловлены географической широтой и абсолютной высотой местности, а также характером распространения и соотношением занимаемых площадей господствующих типов лесной растительности (темнохвойная и светлохвойная тайга). На плато Путорана наиболее плотно населены птицами лесные ландшафты западных (364-488 ос/км^2), юго-западных (434 ос/км^2) и южных (566-673 ос/км^2) районов, где кроме лиственничников широко представлены различные типы смешанных лесов из ели, лиственницы и березы (рис. 11).



Кружками обозначены районы:

1 – р. Микчангда;
2 – р. Аян;
3 – оз. Собачье;
4 – оз. Аян;
5 – оз. Кета;
6 – оз. Кутарамакан;
7 – оз. Дюпкун Курейский;
8-9 – озера Харпича, Дюпкун Котуйский;
10 – оз. Агата Верхняя;
11 – оз. Някшингда;
12 – оз. Боковое

Цифры около кружков – плотность населения птиц **(ос/км^2)** в данном районе (слева от черты) и число отмеченных видов (справа от черты)

Рис. 11. Плотность населения птиц лесного пояса в различных районах плато Путорана

Для этих лесов характерно высокое биотопическое разнообразие, сочетание самых различных показателей высоты деревьев, сомкнутости крон, обилия и густоты подлеска. В темнохвойной тайге с доминированием ели максимальное распространение получают высокоствольные массивы с хорошо развитым подлеском, имеющие несколько более «южный» облик, чем северотаежные леса в целом. Кроме этого, широко представлены различные кустарниковые, луговые и болотные биотопы. Развитая мозаичность местообитаний смешанных лесов, несомненно, лежит в основе как повышенной плотности общего населения птиц, так и обилия отдельных видов самого различного экологического спектра: от типично лесных до луговых и опушечно-кустарниковых. Область распространения путоранских северотаежных лесов с минимальными показателями плотности населения птиц (251-309 ос/км^2) охватывает центральную, северную и восточную части региона (рис. 11).

Здесь, в условиях более суровых зим, обусловленных наиболее высокоширотным положением (север плато), а также максимальной приподнятостью территории, при явно выраженной повышенной континентальности климата (центр и восток плато), господствуют чистые лиственничники. Причем бонитет этих весьма однообразных светлохвойных лесов (вслед за увеличением высоты и усилением континентальности климата) понижается в восточном направлении. Этим объясняется одно из выявленных провинциальных различий, в соответствии с которым плотность населения птиц имеет тенденцию к сокращению в восточном направлении (от западной части плато к центру, и далее – к восточной окраине). Также выявлена тенденция увеличения общей плотности населения с севера на юг, обусловленная градиентом увеличения теплообеспеченности и повышением общего бонитета лесов, в том числе за счет поступательного увеличения лесообразущей роли ели и березы. Эта тенденция прослеживается как в западной половине плато Путорана, так и восточнее, в его осевой части (рис. 11).

Выявлена взаимосвязь видового богатства и плотности населения птиц в пределах лесного пояса плато Путорана, в соответствии с которой в северо-восточной половине региона эти показатели понижены, а в его юго-западной половине – повышены (рис. 11). При этом, имеет место ее некоторая пространственная «нечеткость». Это объясняется, во-первых, в целом небольшими провинциальными отличиями большинства показателей видового богатства. А во-вторых, на востоке плато, в бассейне р.Котуй, при минимальной для региона плотности населения сохраняется относительно высокое видовое богатство. Последнее связано с тем, что крупная долина р.Котуй с достаточно богатым спектром экологических условий служит магистральным руслом проникновения из более юго-восточных районов ограниченного числа или даже единичных пар ряда видов, в целом не характерных для Путорана. Среди них перепелятник, обыкновенная пустельга, кроншнеп-малютка, камышевка-барсучок, черноголовый чекан, соловей-красношейка, рябинник, овсянка-ремез (Романов, Голубев, 2007). Присутствие этих видов несколько повышает видовое богатство, но никак не влияет на очень низкую общую плотность населения восточной части региона.

Провинциальные отличия в пределах лесного пояса выявлены как в общих показателях населения птиц, так и в специфике пространственных изменений обилия отдельных видов. И то и другое закономерно связано с различными типами лесной растительности, уже рассмотренными выше. Нами впервые выявлена закономерность, в соответствии с которой генерализованная схема пространственной динамики обилия птиц для столь обширного горного субарктического региона, как плато Путорана, имеет концентрически центробежный характер. Во-первых, большинство фоновых видов имеет минимальное обилие (а некоторые даже отсутствуют) в центральных районах плато Путорана, где условия обитания в угнетенных лиственничниках на узких подсклоновых каменистых шлейфах наименее благоприятны. Во-вторых, обилие всех этих видов имеет тенденцию увеличения от центра в сторону периферии. Самое незначительное увеличение их обилия прослеживается при движении в сторону северных или восточных окраин плато и намного более существенное — по направлению к западным и южным. Подобная направленность изменения обилия характерна для желтоголовой и горной трясогузок, сибирской завирушки, веснички, таловки, зарнички, варакушки, бурого

дрозда, белобровика, вьюрка, обыкновенной чечевицы, полярной овсянки (табл. 10 приложения). Пространственные изменения обилия обыкновенной чечетки коррелируют с широтой местности (табл. 10 приложения).

В отличие от гольцов и подгольцов в пределах лесного пояса почти повсеместно (в 7 и более районах из 10 обследованных) распространена значительно большая часть видов, составляющих местное население. Это почти половина всего видового состава (n=37). Среди них, например, – тетеревятник, дербник, белая куропатка, фифи, обыкновенная и глухая кукушки, трехпалый дятел, воронок, горная и белая трясогузки, сибирская завирушка, весничка, таловка, зарничка, малая мухоловка, бурый дрозд, белобровик, вьюрок, обыкновенная чечетка, щур, овсянка-крошка.

Одновременно с этим для разных видов (как повсеместно, так и спорадически распространенных) характерны неодинаковые амплитуды абсолютных значений их обилия, зарегистрированные в разных частях обширной горной страны. Некоторые типичные обитатели лесного пояса из числа лидирующих, такие, например, как таловка, зарничка, бурый дрозд, вьюрок, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка, а также – значительно более редкие дербник, сибирский пепельный улит и кукша, ежегодно демонстрируют относительно стабильное обилие в различных районах плато и, соответственно, достаточно равномерное размещение по территории. В среднем максимальные значения их обилия превышают минимальные не более чем в 2-7 раз. В значительно более широких пределах варьирует обилие другой группы видов, также повсеместно распространенных по лесному поясу и имеющих статус фоновых или лидирующих. Так, например, максимальные значения обилия сибирской завирушки превышают минимальные в 25 раз, а превышение соответствующих показателей для весничкы, горной и белой трясогузок составляет 11 раз, для малой мухоловки – 35 раз, для варакушки – 37 раз, для белокрылого клеста – 30 раз.

Полный список видов-доминантов в лесном поясе Путорана включает 6 видов, лидирующих по обилию – 7 видов, фоновых – 27 видов. От общего количества видов, встречающихся в лесном поясе, эти группы, соответственно, составляют – 8%, 9%, 34%. В отличие от гольцового и подгольцового поясов, в лесном поясе провинциальные изменения в составе лидеров выражены слабее (табл. 10, 11 приложения). Основная их часть, представленная пятью видами – таловкой, зарничкой, вьюрком, обыкновенной чечеткой и овсянкой-крошкой, численно лидирует в пределах всей горной страны почти повсеместно. И только 2 вида – варакушка и бурый дрозд лидируют, соответственно, в 1 и 3 районах из 10 обследованных.

На примере плато Путорана показано, что доля участия лидирующих видов в общем населении птиц лесного пояса гор Азиатской Субарктики может достигать 72%. При этом, провинциальные показатели этой доли в целом несколько ниже, чем в гольцовом и подгольцовом поясах: в пяти районах они лежат в пределах 65-70%, в трех – в пределах 76-78% и лишь в двух достигают более высоких значений – 85 и 93%.

Выявленные провинциальные различия основных параметров населения птиц позволяют сформулировать некоторые общие закономерности его формирования и пространственной динамики в горах Азиатской Субарктики.

1. Минимальные плотности населения птиц и минимальные показатели обилия почти всех видов птиц характерны для наиболее высоких внутренних

районов горных стран (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Романов, 1996, 2003 а, 2004 б; Борисов и др., 1996, 2007; Селиванова, 2002 б; 2008; Селиванова, Естафьев, 2004; Головатин, Пасхальный, 2005; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007). В горных странах с радиально-лучевой симметрией макроструктур – это центральные районы, а в горах с продольно-осевой симметрией – внутренние хребты. Особенно четко эта закономерность проявляется в населении птиц самой нижней и самой верхней части высотного профиля: в лесном и гольцовом поясах.

2. Пространственная неоднородность населения птиц гор Азиатской Субарктики определяется широтой местности, абсолютной высотой н.у.м. и отличиями в уровне континентальности климата. Сочетание этих основополагающих факторов имеет разнонаправленное влияние на формирование структуры населения птиц каждого из высотно-ландшафтных поясов. Как показали, например, наши исследования на плато Путорана, в лесном, подгольцовом и гольцовом поясах закономерности провинциальных отличий в плотности населения птиц весьма специфичны (рис. 9, 10, 11). В лесном поясе провинциальные отличия плотности населения определяются в зависимости от географической широты местности и континентальности климата спецификой состава основных лесообразующих пород и бонитетом лесов, чем объясняется наличие двух равноценных трендов сокращения этого показателя – с юга на север и с запада на восток. В подгольцовом поясе основным фактором, определяющим провинциальные отличия плотности населения в пределах отдельной горной системы, следует признать пространственную неравномерность развития полосы кустарников и стлаников, связанную, прежде всего, с уровнем континентальности климата. В подгольцах Путорана это подтверждается наличием лишь одной выявленной тенденции – сокращения плотности населения птиц с запада на восток. Зависимости плотности населения от широты местности в пределах подгольцов Путорана не выявлено. В гольцовом поясе Путорана провинциальные отличия плотности населения определяются характером господствующих горно-тундровых типов растительности, связанных, в основном, с абсолютной высотой местности, чем объясняется увеличение этого показателя от наиболее высокой средней части плато к несколько более низким южным и северным окраинам. Повышенная плотность населения птиц в самых северных частях гольцов гор Азиатской Субарктики обусловлена не столько собственно географической широтой, сколько их непосредственным контактом с зональной тундрой и лесотундрой, достаточно плотно заселенными птицами, и в качестве «донора» поддерживающими достаточно высокий уровень обилия ряда видов в гольцах.

3. Провинциальные отличия в пределах всех высотно-ландшафтных поясов характерны как в общих показателях населения птиц, так и в специфике пространственных изменений обилия отдельных видов, что подробно было рассмотрено на примере плато Путорана.

4. Сравнительный анализ основных показателей населения птиц разных высотно-ландшафтных поясов позволил выявить закономерность, в соответствии с которой в пределах одной горной страны сообщества птиц, формирующиеся в лесном поясе, не только более разнообразны по сравнению с гольцовыми и подгольцовыми, но и более устойчивы, стабильны и однородны в пространстве и вре-

мени. На это указывает минимальное превышение показателей видового богатства и плотности населения в различных районах лесного пояса (табл. 33), более равномерное распределение значительной (более половины видового состава) части видов по территории региона, несущественные провинциальные отличия в составе лидеров, основная часть которых встречается в этом качестве в лесном поясе почти повсеместно.

5.3. Закономерности пространственной изменчивости гнездового населения птиц гор Азиатской Субарктики в пределах однородного ландшафта

Выявленные общие закономерности пространственной изменчивости населения птиц в пределах однородного ландшафта сходны во всех горных странах Азиатской Субарктики. Это предопределено идентичностью орографических особенностей этих регионов, в частности – наличием вертикально расчлененного рельефа, последовательным чередованием склонов разной крутизны и сложной композицией в пределах каждого региона хребтов или горных массивов, различным образом ориентированных по отношению к сторонам горизонта (Голубчиков, 1996). Орографические условия, а также механический состав грунтов и гидрологические условия (в частности, дренаж поверхности) определяют повышенную мозаичность растительного покрова в пределах однородного ландшафта ГАС. Особенностями рельефа обусловлены также и мезоклиматические различия. В совокупности все эти факторы определяют многие особенности структуры населения птиц. С учетом этого, несмотря на сохраняющуюся достаточно высокую средообразующую роль растительности, очевидно значительное усиление зависимости пространственной изменчивости населения птиц в однородных ландшафтах ГАС от абиогенных факторов. Основополагающим среди них в горах Азиатской Субарктики, как и в более высоких широтах (Чернов, 1971; Стишов, 1985; Стишов и др. 1991), является литогенная основа.

В пределах лесного пояса гор Азиатской Субарктики неравномерный характер распределения птиц определяется набором и сочетанием различных биотопов, разнообразие которых связано с геоморфологическими и климатическими особенностями того или иного региона или какой-либо его части. Большинство видов птиц (как собственно лесных, так и кустарниково-опушечных) находят оптимальные условия обитания в устьевых и пойменных лесах, заселяемых наиболее плотно. Высокая общая населенность характерна также для высоких и средневысотных лесов с густым подлеском, широко представленных в нижних частях хорошо дренированных горных склонов. Значительно слабее заселяются птицами различные леса на приозерных и речных террасах. Это особенно заметно на обширных плоских террасах с сильно угнетенным или разреженным древостоем, где суммарные плотности населения минимальны (Романов, 1996).

На распределение птиц в горных условиях Субарктики самым радикальным образом влияет экспозиция и крутизна склона, а также абсолютная высота местности. В пределах лесного пояса пространственные изменения населения птиц прослеживаются, прежде всего, на горных склонах (или берегах) разной экспозиции. В угнетенных и разреженных лесах на склонах северной экспозиции, где

сокращается теплообеспеченность и увеличивается продолжительность залегания снега, плотность населения птиц заметно сокращается. Наиболее богатые сообщества птиц с повышенной плотностью населения в пределах лесного пояса формируются на горных склонах южной экспозиции, занятых высокоствольными лесами с густым подлеском. Как показали исследования на плато Путорана, данная закономерность проявляется в любой точке горной страны независимо от географической широты, абсолютной высоты, уровня континентальности климата или состава основных лесообразующих пород деревьев (Романов, 1996, 2003 а, 2006 а, б; Романов и др., 2007).

Все выявленные закономерности подтверждаются исследованиями, проведенными в самых различных регионах Азиатской Субарктики (Воробьев, 1963; Естафьев, 1977; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Борисов и др., 1996, 2007; Селиванова, 2002 б; 2008; Селиванова, Естафьев, 2004; Головатин, Пасхальный, 2005). Наиболее подробны и репрезентативны итоги таких исследований, целенаправленно осуществлявшихся нами в 1988-2007 гг. на плато Путорана (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 а, б, Романов и др., 2007). Поэтому в качестве примеров рассмотрим проявление данных закономерностей в разных частях этого обширного горно-субарктического региона.

В долине р. Аян, прорезающей всю северную часть плато Путорана, распространены исключительно лиственничные леса. На разных участках долины реки господствуют лиственничники, существенно отличающиеся между собой по бонитету и внешнему облику. Наиболее высокоствольная и густая лесная растительность с обильным подлеском из ивняка и ольховника покрывает острова и пойму р. Аян, а также дельты и приустьевые части долин ее притоков. Более низкорослые лиственничники, как правило, с гораздо более скудным подлеском, покрывают надпойменные террасы р. Аян и ее крупных притоков. Массивы таких лесов обычно перемежаются с многочисленными участками угнетенных редкостойных лиственничников, приуроченных к заболоченным или очень сухим (на каменистом субстрате) участкам коренного берега. Пространственное размещение птиц по лесным ландшафтам в долине р.Аян крайне неравномерное. За исключением овсянки-крошки, территориальные пары которой распределены более или менее повсеместно во всех типах лиственничников, распределение по территории всех остальных видов птиц типично дискретное: очаговое, островное или точечное, часто даже в пределах одного биотопа. Максимальная концентрация особей различных видов в долине р. Аян зарегистрирована в пойменных и устьевых лесах, где локальное обилие птиц достигает, соответственно, 1132 и 605 ос/км^2 (табл. 34). Однако площадь, занимаемая пойменными и устьевыми лесами, невелика, поэтому подобные участки, насыщенные птицами, редки. Второе место по плотности местного населения птиц занимают леса в нижней части склонов плато юго-восточной экспозиции, где данные показатели варьирует на разных участках от 295 до 376 ос/ км^2. Лиственничники на надпойменных террасах р. Аян населены еще слабее: от 236 до 260 ос/км^2. Самое малочисленное население птиц в пределах лесного пояса на севере плато Путорана – в светлых, несколько разреженных средневысотных лиственничниках на склонах плато северо-западной экспозиции (89 ос/км^2). Неравномерность размещения птиц по территории лесных местообитаний, на

общем фоне их сравнительного разнообразия, усиливает также то, что многие виды проявляют явную биотопическую избирательность. Например, почти все территориальные пары сибирской завирушки, таловки, зарнички и вьюрка концентрируются в высокоствольных и густых лиственничных лесах склонов и пойм, где их обилие достигает максимальных значений. Более того, даже в лиственничниках на надпойменных террасах они заселяют, в первую очередь, микроучастки высокоствольного леса, обычно приуроченные к долинам ручьев и маленьких речек. Так, более половины всех территориальных пар зарничек и вьюрков в долине р. Аян концентрируется в подобных лесных участках, площадь которых относительно площади всех лесных местообитаний данного района не превышает 20%. Еще более высокая локальная концентрация выявлена для веснички, таловки и зарнички в районе устья р. Муниль, где все три вида пеночек населяли почти исключительно устьевой лес с обильным ивняковым подлеском, но практически полностью отсутствовали в разреженных лиственничниках без подлеска, распространенных в радиусе 5-6 км от устья (Романов, 1996).

Плотность населения птиц в лиственничниках на надпойменных террасах берегов р. Аян северо-западной экспозиции ниже (236 ос/км^2), чем в аналогичных местообитаниях на берегах юго-восточной экспозиции (260 ос/км^2). Основное отличие состоит в том, что в лесах на берегу юго-восточной экспозиции во много раз больше зарнички, чем на берегу северо-западной экспозиции. Объясняется это тем, что поверхность террас (как и склонов плато) юго-восточной экспозиции из-за большего прихода солнечной энергии разрушается более интенсивно, в частности, временными и постоянными водотоками. Последние в данном случае не только более многочисленны, но и имеют более оформленные, разработанные долины, обильно зарастающие как высокоствольным лиственничником, так и кустами ольховника, что и привлекает сюда зарничек. Подобные процессы на противоположном берегу не столь интенсивны, вследствие чего заросли кустарников значительно более разрежены и занимают меньшую площадь, что и лимитирует обилие зарничек. Отличия в населении птиц лесов на горных склонах аналогичной экспозиции гораздо более существенны, что обусловлено различным уровнем развития не только кустарникового, но также и древесного яруса растительности. Население птиц лесов на склонах северо-западной экспозиции отличается очень низкой общей плотностью (89 ос/км^2) и крайне бедным видовым составом (n=7), при полном отсутствии таких фоновых видов, как, например, зарничка и вьюрок (табл. 34). В лесах на противоположных склонах юго-восточной экспозиции значительно более высоки показатели видового богатства (n=24) и общей плотности населения птиц (295-376 ос/км^2), а также значения обилия сибирской завирушки (30 ос/км^2), таловки (88 ос/км^2), зарнички (72 ос/км^2) и вьюрка (36 ос/км^2), вполне сопоставимые с соответствующими показателями в пойменных и устьевых лесах (табл. 34).

В условиях плато Путорана нами выявлены различия между населением птиц межгорных котловин, представляющих собой относительно небольшие равнинные участки, и населением подножий и склонов классических горных массивов. Очень четко эта закономерность прослежена, например, в котловине оз. Някшингда (табл. 35, 36) (Романов, 1996).

Таблица 34. Население птиц лиственничных лесов в долине р. Аян в гнездовой период

Виды	Пойменный лес		Устьевой лес		Леса в нижней части склонов плато						Лес на надпойменных террасах плато			
					Склон северо-западной экспозиции		Склон юго-восточной экспозиции				На берегу юго-восточной экспозиции		На берегу северо-западной экспозиции	
							А		Б					
	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
Тетеревятник	1,3	0,1	—	—	—	—	0,1	0,03	—	—	—	—	—	—
Зимняк	—	—	—	—	—	—	0,06	0,02	—	—	—	—	—	—
Орлан-белохвост	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Дербник	—	—	—	—	—	—	0,3	0,1	0,2	0,05	0,1	0,04	—	—
Белая куропатка	5,3	0,5	—	—	—	—	5	1,7	—	—	2	0,8	2	0,8
Фифи	9,3	0,8	7,2	1,2	—	—	1,2	0,4	0,8	0,2	1,8	0,7	8,8	3,6
Бекас	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,45	1,7	2	0,8
Азиатский бекас	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,2	0,08	—	—
Обыкновенная кукушка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	0,01	—	—
Глухая кукушка	—	0,27	0,04	—	—	—	—	—	0,04	0,01	0,02	0,01	0,05	0,02
Трехпалый дятел	—	—	—	—	—	—	1	0,3	—	—	—	—	—	—
Воронок	—	—	1,8	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сибирский конек	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1,5	—	—
Желтая трясогузка	—	—	—	—	—	—	5	1,7	—	—	5,8	2,2	—	—
Горная трясогузка	5,3	0,5	—	—	8	9	5	1,7	6	1,6	1,4	0,5	2	0,8
Белая трясогузка	14,8	1,3	12,6	2,1	—	—	—	—	6	1,6	3,2	1,2	2	0,8
Серый сорокопут	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	0,1	—	—
Кукша	20	1,8	5,4	0,9	—	—	2	0,7	6	1,6	5,8	2,2	9,3	3,8
Черная ворона	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,5	0,2
Серая ворона	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,45	1,7	—	—
Ворон	—	—	0,09	0,01	—	—	—	—	—	—	0,1	0,04	—	—
Свиристель	—	—	8	1,3	—	—	—	—	1	0,3	5	1,9	2	0,8
Сибирская завирушка	24	2,1	—	—	8	9	30	10,2	14	3,7	4,6	1,8	2	0,8
Весничка	9,3	0,8	—	—	—	—	2	0,7	—	—	3,6	1,4	6	2,5
Таловка	116	10,3	68	11,3	8	9	20	6,8	88	23,4	24	9,2	22	9
Зарничка	222	19,2	90	14,9	—	—	28	9,5	72	19,1	24	9,2	4	1,6
Малая мухоловка	—	—	—	—	—	—	2	0,7	—	—	—	—	—	—
Варакушка	—	—	3,6	0,6	—	—	12	4,1	—	—	3,6	1,4	4	1,6
Бурый дрозд	46,7	4,6	14	2,3	4	4,5	19,3	6,4	14	3,7	14,5	5,6	14	5,7
Белобровик	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,4	0,1	—	—
Буроголовая гаичка	—	—	3,6	0,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сероголовая гаичка	18,7	1,6	18	3	—	—	2	0,7	6	1,6	5,8	2,2	—	—
Вьюрок	174	15,5	58,6	9,6	—	—	2	0,7	36	9,6	10	3,8	8,4	3,4
Обыкновенная чечетка	200	17,4	88	14,6	25	28	18	6,1	16	4,2	34	12,1	19	7,8
Пепельная чечетка	—	—	36	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Белокрылый клест	5,3	0,5	1,8	0,3	12	13,5	18	6,1	—	—	0,8	0,3	—	—
Полярная овсянка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0,8	—	—
Овсянка-крошка	260	23	188	31	24	27	122	41,3	110	29,3	102	38,2	128	55,9
Итого	**1132**	**100**	**605**	**100**	**89**	**100**	**295**	**100**	**376**	**100**	**260**	**100**	**236**	**100**

Примечание: **П** *– плотность населения птиц (ос/км²);* **Д** *– доля участия в населении (%); + — вид встречался, но его относительная численность (на 1 км²) не определялась;* **А** *– участки склона, в большей степени ориентированные на восток;* **Б** *– участки склона, в большей степени ориентированные на юг.*

Таблица 35. Гнездовое население птиц лесных ландшафтов равнинной и горной частей котловины оз. Някшингда

Виды	Равнинная (южная) часть котловины		Горная (северная) часть котловины	
	Плотность населения, ос/км²	Доля участия в населении, %	Плотность населения, ос/км²	Доля участия в населении, %
Полевой лунь	ед.	—	—	—
Тетеревятник	0,1	0,02	0,25	0,03
Зимняк	0,03	0,005	—	—
Орлан-белохвост	+	—	+	—
Дербник	0,6	0,1	0,25	0,03
Белая куропатка	5,6	1	—	—
Каменный глухарь	1,1	0,2	ед.	—
Фифи	4,4	0,8	1	0,1
Сибирский пепельный улит	0,2	0,04	0,5	0,06
Бекас	0,05	0,01	0,25	0,03
Азиатский бекас	1	0,2	—	—
Средний кроншнеп	0,16	0,03	—	—
Обыкновенная кукушка	0,08	0,01	0,05	0,01
Глухая кукушка	0,15	0,03	0,38	0,05
Болотная сова	0,05	0,01	—	—
Ястребиная сова	0,1	0,02	—	—
Трехпалый дятел	0,1	0,02	—	—
Воронок	0,1	0,02	0,9	0,1
Сибирский конек	1,6	0,3	1	0,1
Краснозобый конек	0,6	0,1	—	—
Американский конек	1,4	0,2	—	—
Желтая трясогузка	0,4	0,07	2,8	0,3
Желтоголовая трясогузка	2,6	0,5	2,8	0,3
Горная трясогузка	8	1,4	14	1,8
Белая трясогузка	5,6	1	12,2	1,5
Сибирский жулан	0,4	0,07	1	0,1
Серый сорокопут	0,5	0,1	0,5	0,06

Южная часть этой котловины намного шире северной. Для нее характерны обширные плоские приозерные и речные террасы, покрытые почти исключительно средневысотными (7-10 м) чистыми лиственничниками (обычно без подлеска), занимающими до 80% территории нижней части лесного пояса. Как и в других горах Азиатской Субарктики, плотность населения птиц в этих светлых, обычно разреженных лесных насаждениях намного ниже, чем в других типах лесов, например, высокоствольных лиственничниках или различных вариантах смешанных лесов. В данном случае, у оз.Някшингда, суммарное обилие птиц в них не превышало 236 ос/км². Это – абсолютный минимум в пределах лесного пояса южных окраин Путорана (табл. 35). Относительно равномерно в подобных лиственничниках размещены

Таблица 35. (Продолжение.) Гнездовое население птиц лесных ландшафтов равнинной и горной частей котловины оз. Някшингда

Виды	Равнинная (южная) часть котловины		Горная (северная) часть котловины	
	Плотность населения, ос/км²	Доля участия в населении, %	Плотность населения, ос/км²	Доля участия в населении, %
Кукша	3,2	0,6	1,8	0,2
Ворон	0,02	0,004	—	—
Свиристель	0,5	0,1	—	—
Сибирская завирушка	4,4	0,8	14	1,8
Пятнистый сверчок	0,4	0,07	—	—
Весничка	10,8	1,9	3,8	0,5
Теньковка	0,8	0,1	1	0,1
Таловка	94	17	240	30,2
Зарничка	88	15,9	124	15,6
Малая мухоловка	2	0,4	—	—
Серая мухоловка	—	—	1	0,1
Черноголовый чекан	0,4	0,07	—	—
Обыкновенная каменка	0,4	0,07	—	—
Варакушка	8	1,4	—	—
Дрозд Науманна	0,5	0,1	—	—
Бурый дрозд	19	3,4	20	2,5
Белобровик	0,8	0,1	2,8	0,3
Сероголовая гаичка	4,4	0,8	1,8	0,3
Вьюрок	28	5,1	144	18,2
Обыкновенная чечетка	114	20,6	104	13,2
Пепельная чечетка	3,4	0,6	—	—
Обыкновенная чечевица	7,6	1,4	1	0,1
Сибирская чечевица	1,4	0,2	—	—
Щур	—	—	ед.	—
Белокрылый клест	2,2	0,4	1,4	0,2
Полярная овсянка	7,6	1,4	—	—
Овсянка-крошка	116	21	96	12,1
Итого	**552,7**	**100**	**794,5**	**100**

Примечание: ед. – единичные встречи одиночных особей;
+ – вид встречался, но его относительная численность (на 1 км²) не определялась.

лишь территориальные пары овсянки-крошки, которая здесь весьма многочисленна и абсолютно доминирует (61,8%) в местных сообществах. Все остальные виды птиц встречаются локально: в пределах небольших островков более высокоствольных и густых лесов в ложбинах и устьях водотоков, а также в пограничной полосе с другими, более населенными лесными биотопами, например, склоновыми лесами. В пределах преимущественно равнинной южной части котловины оз.Някшингда максимальной плотностью населения (808-1324 ос/км²) выделялись пойменные и устьевые смешанные (или лиственничные) леса, как правило, высокоствольные, с обильным и густым подлеском. Эти биотопы занимают очень небольшие участки в нижней полосе лесного пояса, но основная масса большинства видов, населяющих

Таблица 36. Гнездовое население птиц различных типов лесов в окрестностях оз. Някшингда

Виды	Лес в пойме р. Амундыкан		Лес в пойме р. Корито		Устьевые леса		Леса на склонах юго-западной и восточной экспозиций				Лиственничник на плоских приозерных террасах	
	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
Тетеревятник	—	—	—	—	0,7	0,06	—	—	—	—	—	—
Зимняк	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,14	0,06
Дербник	—	—	—	—	1,4	0,1	—	—	—	—	0,35	0,1
Белая куропатка	15,4	1,2	—	—	2,8	0,2	—	—	—	—	1,4	0,6
Фифи	64,6	4,9	8	1	5,5	0,5	—	—	—	—	—	—
Сибирский пепельный улит	—	—	4	0,5	1,8	0,1	—	—	—	—	—	—
Бекас	5	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Азиатский бекас	—	—	2	0,2	2,7	0,2	—	—	—	—	—	—
Средний кроншнеп	3,2	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Обыкновенная кукушка	—	—	0,8	0,1	0,18	0,01	0,4	0,05	—	—	—	—
Глухая кукушка	—	—	1,2	0,1	0,18	0,01	—	—	—	—	—	—
Воронок	—	—	—	—	2,8	0,2	—	—	—	—	—	—
Желтая трясогузка	—	—	—	—	5,5	0,5	—	—	—	—	—	—
Желтоголовая трясогузка	32,3	2,4	16	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Горная трясогузка	—	—	16	2	21,5	1,8	16	2	12,4	3,4	—	—
Белая трясогузка	15,4	1,2	—	—	24,6	2,1	—	—	—	—	—	—
Серый сорокопут	—	—	—	—	1	0,08	—	—	—	—	0,7	0,3
Кукша	—	—	—	—	2,7	0,2	—	—	6	1,7	—	—
Свиристель	8	0,6	—	—	—	—	—	—	—	—	1,7	0,7
Сибирская завирушка	—	—	—	—	24,6	2,1	40	5,2	—	—	—	—
Весничка	193,8	14,6	8	1	19,2	1,6	—	—	—	—	3,4	1,4
Таловка	258,3	19,6	168	20,9	266	22,5	260	33,4	73,6	20,5	19,2	8,1
Зарничка	275,4	20,8	224	27,75	223	19,4	110	14,1	100	27,7	22,6	9,6
Малая мухоловка	—	—	8	1	—	—	16	2	—	—	—	—
Серая мухоловка	—	—	—	—	2,8	0,2	—	—	—	—	—	—
Варакушка	32,3	2,4	8	1	8,3	0,7	—	—	—	—	—	—
Бурый дрозд	8	0,6	20	2,5	21	1,8	23,6	2,9	19	5,3	6,1	2,6
Белобровик	—	—	8	1	8,5	0,7	—	—	—	—	—	—
Сероголовая гаичка	—	—	8	1	—	—	8	1	—	—	1,4	0,6
Вьюрок	32,3	2,4	56	7	168	14,2	172	22,2	—	—	14	6
Обыкновенная чечетка	137	10,3	68	8,5	241	20,5	86	11	—	—	18	7,6
Обыкновенная чечевица	—	—	16	2	19,2	1,6	—	—	—	—	1,4	0,6
Сибирская чечевица	—	—	—	—	5,5	0,5	8	1	—	—	—	—
Белокрылый клест	—	—	—	—	2,7	0,2	8	1	—	—	—	—
Овсянка-крошка	243	18,4	168	20,9	93,8	8	32	4,1	150	41,4	146	61,8
Итого	**1324**	**100**	**808**	**100**	**1177**	**100**	**780**	**100**	**361**	**100**	**236,4**	**100**

Примечание: **П** *— плотность населения птиц (ос/км²);* **Д** *— доля участия в населении (%).*

его, концентрируется именно здесь. Среди этих видов, например – вьюрок, таловка, зарничка, весничка, сибирская завирушка, желтоголовая трясогузка, обыкновенная чечевица (Романов, 1996). Другие участки с повышенной плотностью населения (780 ос/км^2) приурочены к высоким и густым смешанным и лиственничным склоновым лесам, имеющим густой ольхово-ивняковый подлесок и покрывающим среднюю и верхнюю части лесного пояса. К этим склоновым лесам определенно тяготеют сибирская завирушка, таловка, вьюрок, бурый дрозд, обилие которых здесь приблизительно равно или даже превосходит локальное обилие этих же видов в устьевых лесах (табл. 35). Большая часть территориальных пар упомянутых видов населяет склоновые леса до высоты 250 м н.у.м. Распределение этих, а также всех остальных видов в пределах данной полосы максимального заселения более или менее равномерное. Выше этой полосы, вплоть до верхней границы леса, в меньшем количестве и более эпизодически встречаются сибирская завирушка, таловка, малая мухоловка, бурый дрозд, вьюрок, овсянка-крошка. По зарослям ольховника в ложбинах ручьев туда же проникают единичные пары зарничек, которые наиболее многочисленны в самой нижней части склоновых лесов. В целом, размещение птиц в лесных ландшафтах южной части котловины оз.Някшингда весьма неравномерно, а на некоторых участках, особенно широко распространенных в нижней полосе лесного пояса, носит явно выраженный островной характер (Романов, 1996). Еще одна особенность населения птиц рассматриваемой территории заслуживает внимания. Здесь по сравнению с окрестностями более горной северной оконечности озера намного выше обилие черноголового чекана, веснички, варакушки, обыкновенной чечевицы и полярной овсянки, то есть видов опушечно-кустарникового комплекса, которые даже входили в число фоновых или лидирующих (табл. 35, 36). Объясняется это тем, что относительная разреженность древостоя на широких плоских приозерных террасах в сочетании с широким распространением открытых заболоченных и кустарниковых пустошей создают оптимальные условия для формирования биотопов, столь привлекательных для этих птиц.

Северная часть котловины оз. Някшингда, со всех сторон зажатая склонами плато, гораздо уже южной и внешне в большей степени напоминает типичное горное озеро. Обширные приозерные равнинные участки здесь полностью отсутствуют. Приозерные террасы узкие, с крутыми склонами, в некоторых местах почти незаметно переходящие в такой же крутой склон плато. На горных склонах северной части долины оз. Някшингда, в условиях повышенной инсоляции и эффективного дренажа грунтов, получают почти повсеместное распространение высокоствольные или средневысотные смешанные леса (с преобладанием лиственницы) с обильным и густым подлеском из ерника, ивняка и ольховника. Суммарная плотность населения птиц в этих склоновых лесах, имеющих более высокий бонитет, выше, чем в равнинных лесах южной части котловины оз.Някшингда почти в 1,5 раза и составляет 794,5 ос/км^2. Высокобонитетные леса на склонах, очевидно, оптимальны для горной трясогузки, сибирской завирушки, таловки, зарнички и вьюрка, численность которых в горной северной части долины оз. Някшингда больше, чем в равнинной южной. В этом отношении особенно выделяется вьюрок, обилие которого в лесах на горных склонах возрастает в 5 раз. Аналогичные показатели плотности населения указанных видов у южной оконечности озера, в пределах господства равнинных лиственничников, отмечались только в отдельных островках устьевых и склоновых лесов (Романов, 1996).

Таблица 37. Гнездовое население птиц лиственничных лесов в бассейне р.Курейки

Виды	Пойменно-устьевые леса		Леса на склонах южной экспозиции		В целом по лесному поясу	
	П	Д	П	Д	П	Д
I	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Перепелятник	–	–	–	–	0,09	0,02
Зимняк	–	–	–	–	0,05	0,01
Дербник	–	–	–	–	0,07	0,02
Каменный глухарь	0,5	0,05	–	–	0,09	0,02
Фифи	1	0,10	–	–	0,09	0,02
Сибирский пепельный улит	1,5	0,16	–	–	0,1	0,03
Азиатский бекас	7,5	0,79	–	–	1	0,26
Средний кроншнеп	–	–	–	–	0,02	0,01
Обыкновенная кукушка	0,5	0,05	–	–	0,01	0,005
Глухая кукушка	0,25	0,03	0,07	0,01	0,09	0,02
Ястребиная сова	1,5	0,16	0,1	0,02	0,4	0,10
Вертишейка	–	–	–	–	0,09	0,02
Желна	1	0,10	–	–	0,3	0,08
Трехпалый дятел	2	0,21	С	–	0,3	0,08
Воронок	–	–	–	–	0,6	0,15
Лесной конек	+	–	–	–	0,4	0,10
Желтая трясогузка	1	0,10	–	–	0,2	0,05
Желтоголовая трясогузка	2	0,21	–	–	0,3	0,08
Горная трясогузка	5	0,52	–	–	1,8	0,46
Белая трясогузка	4	0,42	–	–	1	0,26
Кукша	2,5	0,26	0,7	0,12	1,4	0,36
Черная ворона	+	–	–	–	0,1	0,03
Серая ворона	1	0,10	0,5	0,09	0,1	0,03
Ворон	2,5	0,26	–	–	0,03	0,01
Свиристель	15	1,57	4,5	0,79	4,4	1,13
Сибирская завирушка	39	4,08	6,9	1,21	9	2,32
Камышевка-барсучок	2	0,21	–	–	0,6	0,15
Весничка	11	1,15	–	–	2	0,52
Теньковка	5,5	0,58	ед.	–	1,4	0,36
Таловка	94	9,84	92	16,16	60,2	15,50
Зарничка	124	12,98	22	3,86	24,5	6,31
Малая мухоловка	16	1,67	7	1,23	4,6	1,18
Обыкновенная каменка	ед.	–	0,7	0,12	0,1	0,03
Варакушка	3	0,31	–	–	0,4	0,10
Синехвостка	4	0,42	5,5	0,97	2,3	0,59
Бурый дрозд	46	4,82	31	5,44	23,7	6,10
Рябинник	5	0,52	–	–	1	0,26
Белобровик	30	3,14	0,7	0,12	5,7	1,47
Сероголовая гаичка	–	–	–	–	0,2	0,05
Вьюрок	222	23,24	173	30,38	101	26,01
Обыкновенная чечетка	149	15,60	108	18,97	73	18,80
Обыкновенная чечевица	4	0,42	0,7	0,12	2,3	0,59
Белокрылый клест	41	4,29	26	4,57	12,7	3,27
Овсянка-крошка	111	11,62	90	15,81	50,6	13,03
Итого	**955,2**	**100**	**569,4**	**100**	**388,3**	**100**

Примечание: **П** *– плотность населения птиц (ос/км²);* **Д** *– доля участия в населении (%);* **С** *– отмечены следы пребывания; + – вид отмечен вне учетов; ед. – единичные встречи одиночных особей.*

Закономерность, в соответствии с которой общая плотность населения птиц и обилие многих видов достигают максимальных показателей в пойменных (устьевых) лесах и лесах нижних частей горных склонов южной экспозиции, подтверждает данные не только из обширных северных и южных окраин Путорана, но также и из внутренних областей региона – бассейна р.Курейки или котловины оз.Агата Верхняя (табл. 37, 38).

Неравномерный, мозаичный, а порой и буквально точечный характер размещения многих видов птиц в горах Азиатской Субарктики поддерживается горно-котловиннным характером местности, пространственным чередованием участков оптимальных биотопов, субоптимальных и непригодных для обитания. Эффект подобного размещения усиливается также склонностью целого ряда неколониальных видов образовывать гнездовые агрегации, когда их территориальные пары занимают территории недалеко друг от друга. При этом обширное пространство аналогичного местообитания вокруг такого поселения, биотопически ничем не отличающееся от заселенного участка, остается, тем не менее, абсолютно не заселенным. Причина, вероятно, заключается в особенностях популяционной организации – тенденции поддерживать эволюционно закрепленное оптимальное обилие и частоту контактов при любом количестве особей. Такая «пятнистая» пространственная структура популяции, скорее всего, нормальна для птиц при сравнительно низкой общей численности (Кищинский, 1988).

Южнее Субарктики эта закономерность была выявлена достаточно давно. Агрегативным поселениям («парцеллам», «демам»), рассматривающимся в качестве элементов внутрипопуляционной структуры, демографической и эволюционной единицы, посвящен целый ряд исследований (Bergman, 1953; Бируля, 1971; Наумов, 1972; Симкин, 1979; Панов, 1983).

В Арктике и Субарктике у многих видов проходят границы ареалов, а пригодные местообитания заселены лишь частично и далеки от потенциально возможного «наполнения». В этих условиях стремление к агрегативности неколониальных видов птиц заметно более отчетливо, чем на сплошном ареале в более южных районах (Watson, 1957; Портенко, 1972; Parker, 1974; Кищинский, 1988; Рябицев, 1993). В ГАС такая парцеллярность чаще всего выявляется у кроншнепа-малютки, береговушки, воронка, американского конька, рябинника и зарнички и реже – у пискульки, золотистой ржанки, галстучника, среднего кроншнепа, лапландского подорожника (Воробьев, 1963; Естафьев, 1977; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Романов, 1996, 2001 в, 2003 а, 2004 б, 2006 а, б; Романов, Голубев, 2007; Борисов и др., 1996, 2007; Головатин, Пасхальный, 2005; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007).

В Арктике и Субарктике также широко распространены многовидовые ассоциации, относящиеся к территориальным взаимодействиям птиц в гнездовой период. Из взаимодействий такого рода наиболее известны примеры гнездования птиц разных видов под защитой хищников или иных видов-покровителей. На Таймыре и Ямале защитой сапсанов пользуются краснозобые казарки (Кречмар, 1966; Зырянов, 1989; Рябицев, 1993; Kostin, Mooiji, 1995; Prop, Quinn, 2003; Quinn et al., 2003; Харитонов, 2006; Харитонов и др., 2007). Под защитой белой совы гнездятся гуси, казарки, гаги, кулики (Clark, Evans, 1954; Hawkes, 1985; Summer et al., 1994; Ebbinge, Spaans, 2002; Quinn et al., 2003; Харитонов, 2009 и др.). Рядом с гнез-

Таблица 38. Гнездовое население птиц смешанных лесов на берегах разной экспозиции в котловине оз. Агата Верхняя

Виды	Берег юго-восточной экспозиции		Берег южной экспозиции		Берег северной экспозиции		Берег юго-западной экспозиции	
	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
Тетеревятник	0,6	0,7	0,2	0,03	–	–	–	–
Зимняк	ед.	–	0,02	0,003	–	–	0,1	0,01
Орлан-белохвост	+	–	+	–	–	–	+	–
Дербник	0,3	0,03	0,3	0,05	–	–	0,6	0,08
Белая куропатка	10	1,1	5	0,8	–	–	26	3,9
Каменный глухарь	ед.	–	1,1	0,2	1	0,4	1	0,1
Рябчик	5	0,5	2	0,3	–	–	–	–
Черныш	–	–	ед.	–	–	–	–	–
Фифи	2,6	0,3	1,7	0,3	2	0,9	7,1	1
Сибирский пепельный улит	0,6	0,07	1,3	0,2	ед.	–	ед.	–
Азиатский бекас	0,3	0,03	0,1	0,01	1,8	0,7	–	–
Средний кроншнеп	–	–	ед.	–	–	–	0,4	0,06
Обыкновенная кукушка	1	0,1	0,2	0,03	0,1	0,04	–	–
Глухая кукушка	3,3	0,4	2	0,3	0,3	0,1	ед.	–
Болотная сова	ед.	–	ед.	–	–	–	ед.	–
Ястребиная сова	–	–	–	–	1	0,4	–	–
Вертишейка	–	–	0,2	0,03	–	–	–	–
Трехпалый дятел	5,2	0,6	3	0,5	–	–	–	–
Воронок	10	1,1	1,3	0,2	–	–	6	0,9
Конек sp.	1,9	0,2	0,3	0,05	–	–	–	–
Желтая трясогузка	1,4	0,1	0,3	0,05	–	–	–	–
Желтоголовая трясогузка	3,9	0,4	0,8	0,1	–	–	4	0,6
Горная трясогузка	3,9	0,4	6	0,9	–	–	15	2,2
Белая трясогузка	20	2,2	7	1,1	1	0,4	13	1,9
Сибирский жулан	–	–	0,3	0,05	–	–	–	–
Серый сорокопут	–	–	–	–	1,8	0,7	3,5	0,5
Кукша	4	0,4	1,2	0,2	1,8	0,7	4	0,6
Серая ворона	0,5	0,05	0,1	0,01	–	–	–	–

дами зимняков на Ямале находили гнездящихся белощеких казарок, пискулек, гуменников, белолобых гусей (Калякин, 1989), а в горных условиях плато Путорана – скопления гнезд воронков (Романов, 1996, 2003 а, Романов и др., 2007).

У гнезд полярных крачек на плато Путорана гнездились морянки и галстучники (Романов, 1996, 2003 а, Романов и др., 2007), на Ямале – морянки и круглоносые плавунчики (Рябицев, 1993). На северо-западе Канады отмечали привязанность гнездящихся желтозобиков к гнездам тулесов, которые активно преследуют воздушных хищников (Paulson, Erckman, 1985).

В разных районах северной тайги плато Путорана в качестве вида-покровителя для обыкновенных чечеток выступает бурый дрозд, защищающий свои гнезда от кукш и других разорителей; ежегодно мы находили 2-3 таких «совместных поселения» (Романов, 1996, 2003, 2004, 2006). Чечетки охотно гнездятся и рядом с рябин-

Таблица 38. (Продолжение.) Гнездовое население птиц смешанных лесов на берегах разной экспозиции в котловине оз. Агата Верхняя

Виды	Берег юго-восточной экспозиции		Берег южной экспозиции		Берег северной экспозиции		Берег юго-западной экспозиции	
	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
Ворон	0,06	0,01	ед.	–	–	–	0,1	0,01
Свиристель	2,6	0,3	2	0,3	1,8	0,7	2	0,3
Сибирская завирушка	90	10	30	4,6	4,4	1,9	13	1,9
Весничка	45	5	14	2,2	2	0,9	12	1,8
Теньковка	11	1,2	3	0,5	–	–	3	0,4
Таловка	45	5	159	24,4	67	29,8	90	13,4
Зарничка	150	16,7	177	27,2	51	22,8	150	22,3
Малая мухоловка	1,4	0,1	9	1,4	–	–	5	0,7
Серая мухоловка	ед.	–	–	–	–	–	–	–
Варакушка	46	5,1	5,2	0,8	–	–	1,5	0,2
Соловей-свистун	–	–	–	–	–	–	ед.	–
Синехвостка	9	1	28	4,3	–	–	3	0,4
Оливковый дрозд	3	0,3	0,3	0,05	–	–	0,7	0,1
Дрозд Науманна	31	3,4	12	1,8	10	4,4	17	2,5
Бурый дрозд	57	6,3	20	3,1	14	6,2	32	4,8
Рябинник	–	–	0,1	0,01	–	–	4	0,6
Белобровик	13	1,4	5,2	0,8	7	3,1	1,5	0,2
Сибирский дрозд	–	–	ед.	–	–	–	–	–
Сероголовая гаичка	–	–	3	0,5	–	–	–	–
Полевой воробей	3	0,3	ед.	–	–	–	–	–
Вьюрок	85	9,4	60	9,3	15	6,6	32	4,8
Обыкновенная чечетка	65	7,2	20	3,1	13	5,7	100	15
Пепельная чечетка	1,4	0,1	–	–	–	–	–	–
Обыкновенная чечевица	20	2,2	6	0,9	1	0,4	–	–
Сибирская чечевица	–	–	0,6	0,1	–	–	–	–
Щур	1,4	0,1	0,6	0,1	–	–	–	–
Белокрылый клест	2,6	0,3	9	1,4	–	–	12	1,8
Полярная овсянка	17	1,9	0,5	0,08	–	–	1,5	0,2
Овсянка-крошка	125	14,7	50	7,7	29	13,1	110	16,7
Итого	**899**	**100**	**649**	**100**	**226**	**100**	**671**	**100**

Примечание: **П** *– плотность населения птиц (ос/км²);* **Д** *– доля участия в населении (%);* **С** *– отмечены следы пребывания; + – вид встречался, но его относительное обилие не определялось; ед. – единичные встречи одиночных особей.*

никами, что было отмечено на крайнем севере Европы (Slagsvold, 1982) и на Ямале (Рябицев, 1993). Аналогичные взаимоотношения в самых северных лесах Скандинавии выявлены между вьюрком и рябинником. При этом, число яиц в кладках вьюрков, гнездящихся в колониях дроздов, оказалось достоверно выше, чем у гнездящихся вне этих колоний (Slagsvold, 1982).

Закономерности формирования обоих типов ассоциаций в условиях Субарктики подробно проанализированы в работе В.К. Рябицева (1993). Наиболее полные современные обобщения по генезису ассоциаций, формирующихся возле гнезд видов-покровителей, представлены С.П. Харитоновым (2006). Мы сочли необходимым акцентировать внимание еще на одном мало известном

типе поливидовых ассоциаций, который, как оказалось, весьма широко распространен в горно-субарктических условиях. Поливидовые ассоциации образуют 1-2 территориальные пары 3-5 видов (воробьинообразных) на одном небольшом участке, вокруг которого на значительном расстоянии (0,3-20 км) в пределах абсолютно сходных условий этих видов нет. Эти ассоциации образуют мелкие виды воробьинообразных, ни один из которых не выступает в роли покровителя по отношению к остальным. В случае опасности все участники оказываются одинаково уязвимы. Их объединяет лишь компактное расположение наиболее подходящих для гнездования и кормодобывания местообитаний. Как показали наблюдения на плато Путорана, подобного рода поливидовые ассоциации (n=447) встречаются более чем в 3 раза чаще, чем моновидовые (n=131). Разница в пользу поливидовых ассоциаций высоко достоверна (P=0.0001). В лесном поясе поливидовые «микроассоциации» обычно составляют сибирская завирушка, бурый дрозд, таловка, зарничка и вьюрок, в подгольцовом и гольцовом поясе – весничка, варакушка и полярная овсянка (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б, в). Можно предположить, что причина преимущественного формирования поливидовых ассоциаций заключается в существовании определенной самоорганизации птичьих сообществ – тенденции поддерживать экологически, а затем, видимо, эволюционно закрепленную плотность населения, определенное сочетание и интенсивность взаимодействия между разными видами даже при минимальном количестве особей в условиях «недонаселенности» гор Азиатской Субарктики. Учитывая расширение признания гипотезы о самоорганизации животных сообществ вообще (Лапкин, Извеков, 1995; Князева, Курдюмов, 2004), данное предположение представляется еще более убедительным. Не исключен еще один аспект выявленной на плато Путорана закономерности. В условиях крайне низкой населенности, далекой от потенциально возможной, и, следовательно, почти при отсутствии межвидовой конкуренции, горно-субарктические ландшафты, вероятно, более активно осваиваются целыми сообществами птиц, нежели отдельными видами. И хотя механизмы выявленной закономерности пока еще не исследованы, все это вполне согласуется со взглядами на сообщества как целостные самоорганизующиеся живые системы, способные эволюционировать (Шварц, 1973; Уитеккер, 1980; Разумовский, 1981; Чернов, 1984, 2008; Северцов, 1990). К сожалению, теория эволюции сообществ, к построению которой ближе всех подошел В.В. Жерихин (1987, 1994, 1997, 2003), еще далека от полноценной разработки (Воронцов, 2004).

5.4. Закономерности вертикальной изменчивости гнездового населения птиц гор Азиатской Субарктики в пределах однородного ландшафта

В ГАС из-за повышенной экстремальности физико-географических параметров внешней среды даже относительно небольшая разница в абсолютной высоте ведет к существенным изменениям в условиях формирования населения птиц. Отличия в общей плотности населения птиц и обилии многих видов можно обнаружить при относительно незначительном смещении по вертикали даже в пределах однородного ландшафта любого из высотно-ландшафтных поясов.

Размещение птиц по высотному профилю в пределах лесного пояса гор Азиатской Субарктики подчиняется одной главной закономерности: концентрации их в нижних частях пояса. Именно этим определяется, например, вертикальное изменение обилия различных видов в лесном поясе плато Путорана. На юге этого региона овсянка-крошка и зарничка держатся преимущественно в самой нижней части высотного профиля: обычно на первой приозерной террасе. Таловка, вьюрок, бурый дрозд, сибирская завирушка концентрируются несколько выше, в верхних частях склонов второй или третьей приозерных террас. При этом в целом указанные виды птиц (как и большинство остальных) заселяют леса наиболее плотно до высот 100-150 м н.у.м., а изредка – и до меньших высот (50 м н.у.м.). В данной полосе максимального заселения отмечается до 90-95% особей всех птиц – обитателей лесного пояса. На севере плато Путорана 90-95% особей всех территориальных птиц, обитающих в лесном поясе, также осваивают его нижнюю часть до высоты 200-250 м н.у.м. Выше, как правило, проникают лишь единичные сибирские завирушки, обыкновенные чечетки, таловки, бурые дрозды, овсянки-крошки (Романов, 1996, 2003 а; Романов и др., 2007).

В горных областях Азиатской Субарктики, где проявляется высотная инверсия лесной растительности, концентрации птиц в нижних частях лесного пояса не наблюдается. Например, в замкнутых котловинах многих путоранских озер, где данное явление имеет место (Пармузин, 1959 б), полоса максимального расселения многих видов, тяготеющих к полноценным лесным формациям, располагается в верхней части лесного пояса (Романов, 1996). В западных районах плато Путорана полноценная лесная растительность поднимается по склону гораздо выше, чем в северных и центральных районах, достигая абсолютных высот 450-500 м н.у.м. Более того, в результате особых климатических условий имеет место инверсия лесной растительности, выражающаяся в том, что более крупные деревья и более богатый подлесок приурочены к верхней части лесного пояса (Пармузин, 1959 б; Пармузин, Карпов, 1994). Все это в совокупности предопределяет две специфические закономерности высотного размещения птиц в пределах лесного пояса. Во-первых, в условиях инверсии лесной растительности основная масса птиц не образует столь высоких концентраций в нижней части лесного пояса и распределена довольно равномерно по всем его уровням. Полоса максимального расселения птиц становится намного шире, а ее верхняя граница поднимается значительно выше, чем в районах без проявления высотной инверсии. Во-вторых, в районах, где инверсия лесной растительности была выражена наиболее четко, обилие ряда видов (горная трясогузка, сибирская завирушка, таловка, бурый дрозд, вьюрок, щур) достигает наиболее высоких значений в верхней части лесного пояса (Романов, 1996).

В горно-субарктических условиях некоторых районов Путорана выявлена также закономерность, в соответствии с которой ряд видов, характерных для лесных ландшафтов и обычно гнездящихся в самой нижней части лесного пояса, образуют второй «верхний эшелон» расселения в более высоко расположенных уровнях высотного профиля: верхней части лесного пояса и нижней части подгольцового пояса (Романов, Морозов, 1993; Романов, 1996, 2003 а, 2006 б, в, 2009 б). Как, например, показали исследования в бассейне р.Курейка (плато Путорана), наиболее многочисленно население птиц самой нижней части лесного пояса, охватывающей пойму реки, нижнюю надпойменную террасу, и подножие склонов плато (Рома-

нов и др., 2007). Для пойменных лесных опушек и прибрежных зарослей кустарников характерны камышевка-барсучок, весничка, теньковка, варакушка, обыкновенная чечевица. В пойменных, высокоствольных, густых лесах с обильным подлеском держатся сибирская завирушка, зарничка, малая мухоловка, синехвостка. На опушках этих высокоствольных лесов, особенно тех их участках, где распространены заросли высоких древовидных ивняков, – обычны белобровик и рябинник. Указанные виды не встречаются в обширной средней части лесного пояса, занимающей склоны плато. При этом, синехвостка и сибирская завирушка вновь появляются у верхнего предела распространения лесной растительности, а весничка и варакушка (минуя верхнюю часть лесного пояса) – в подгольцовом поясе. Вертикальное распространение в пределах лесного пояса наиболее многочисленных фоновых видов более равномерно, но и оно имеет определенные отличия. Так, большинство территориальных пар бурого дрозда, обыкновенной чечетки и овсянки-крошки населяет нижнюю часть лесного пояса, а с высотой их обилие постепенно сокращается. Иные тенденции вертикального изменения обилия характерны для таловки и вьюрка. Они распространены в лесах на склонах плато более или менее повсеместно, а показатели их обилия в склоновых лесах лишь ненамного уступают показателям обилия в лесах у подножия склонов. Кроме этого, на значительных по протяженности участках долины р.Курейки прослеживается четкая закономерность вертикального распределения таловки и вьюрка по склону: их обилие максимально в нижней и верхней трети лесного пояса, а в его средней части имеет более низкие промежуточные значения (Романов и др., 2007). Возможно, формирование второй верхней полосы расселения у сибирской завирушки, таловки, варакушки и вьюрка обусловлено так называемым «опушечным эффектом». В более общей трактовке Ю.И. Чернова (1971) – эффектом повышения биологического разнообразия на границе двух различных сред (или природно-территориальных комплексов). Кроме этого, «диапоясное» размещение некоторых видов птиц может быть обусловлено их экологическими привязанностями. Например, сибирский жулан, сибирская завирушка, соловей-красношейка, бурая пеночка, экологически связанные с кустарниковой растительностью и подстилкой, в ряде районов Корякского нагорья населяют преимущественно пойменные ивняки лесного пояса и кедровые стланики подгольцового пояса (Кищинский, 1980). Также разорванное по вертикали – «диапоясное» – размещение характерно для белой куропатки, соловья-красношейки, бурой пеночки, обыкновенной чечетки в Колымском нагорье (Кищинский, 1968), для некоторых видов в горах Камчатки (Лобков, 1986, 2003) и Юга Дальнего Востока (Назаренко, 1971, 1979, 1983).

В пределах подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики четко прослеживается вертикальная дифференциация размещения видов, в основе которой лежит экологическая специфика предпочитаемых местообитаний. Например, верхние подгольцы Путорана, отличающиеся максимально разреженными древостоем и кустарниковой растительностью, населяют тундряная куропатка, хрустан, золотистая ржанка, американский и краснозобый коньки, обыкновенная каменка, т.е. виды, связанные в горных условиях с открытыми тундровыми пространствами гольцов. Виды, в большинстве своем связанные с зарослями кустарников и обитающие в основном в лесных ландшафтах Путорана, тяготеют в пределах подгольцов к нижней их полосе, непосредственно примыкающей к расположенному ниже

лесному поясу. К таковым относятся кукша, варакушка, таловка, обыкновенная чечетка, полярная овсянка, овсянка-крошка, бурый дрозд (Романов, 2004 б).

В основе вертикальной изменчивости населения птиц в пределах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики лежит поступательная трансформация растительного покрова с высотой. Гольцы ГАС образуют два вертикальных подпояса: собственно горные тундры и высокогорные каменистые пустыни (Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). В фитоценотическом отношении различия между ними аналогичны различиям между широтными зонами тундр и полярных пустынь (Норин, 1986; Куваев, 2006). Растительный покров более высоко лежащих каменистых пустынь состоит из разбросанных среди огромных пространств каменных россыпей отдельных куртин лишайников, низкого разнотравья и стелющихся кустарничков (*Salix polaris*, *Cassiope* и др.). Нижние части гольцов заняты мохово-лишайниково-разнотравными и мохово-разнотравно-кустарничковыми тундрами с проективным покрытием не менее 60-80%.

В связи с этим в пределах гольцового пояса гор Азиатской Субарктики выявлены два аспекта вертикальной изменчивости населения птиц.

Первый связан с закономерностью, в соответствии с которой общая плотность населения птиц имеет устойчивую тенденцию к сокращению с увеличением абсолютной высоты. Об этом свидетельствуют наблюдения на Приполярном Урале, плато Путорана, в горах Якутии, Колымском и Корякском нагорьях (Воробьев, 1963; Естафьев, 1977; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б, в; Борисов и др., 1996, 2007; Головатин, Пасхальный, 2005; Селиванова, 2002 б, 2008). Нам удалось подтвердить данную закономерность репрезентативными результатами количественных учетов птиц в одном из типичных регионов горной Субарктики – плато Путорана (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б, в, Романов и др., 2007). Как видно из таблицы 39, самый богатый видовой состав и максимальная плотность населения характерны для относительно неширокой нижней полосы гольцового пояса, составляющей лишь 18% жизненного пространства в вертикальной плоскости. Здесь представлены 80% всего видового богатства гольцов, а плотность населения более чем в 2 раза выше средней по данному высотному поясу. С высотой происходит резкое падение обоих показателей, и минимальных значений они достигают в самой обширной верхней части гольцового пояса, составляющей почти 60% жизненного пространства в вертикальной плоскости. Из-за особой экстремальности экологических условий горных вершин сюда проникают лишь 5 из 20 видов, составляющих общий видовой список гольцов, а плотность населения более чем в 4 раза ниже средней по данному высотному поясу.

Второй аспект вертикальной изменчивости населения обусловлен разнонаправленными векторами сокращения обилия разных видов с увеличением абсолютной высоты в условиях гольцов гор Азиатской Субарктики. Так, например, американский конек максимального обилия достигает в нижней половине гольцов, иногда на участках, вплотную примыкающих к полосе горных редколесий. Выше его обилие поступательно сокращается. Однотипные тенденции изменения обилия данного вида выявлены на плато Путорана (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 а, б; Романов и др., 2007) и значительно восточнее – в Колымском и Корякском нагорьях (Кищинский, 1968,1980). Явную приуроченность к верхнему уров-

ню гольцового пояса на Полярном и Приполярном Урале демонстрируют зимняк и пуночка, на плато Путорана – рогатый жаворонок и пуночка (и в меньшей степени – хрустан), в горах Якутии – сибирский вьюрок и пуночка, в Колымском нагорье – хрустан, большой песочник, сибирский вьюрок, в Корякском нагорье – хрустан, большой песочник, сибирский вьюрок, пуночка. Для прочих обитателей горных вершин Азиатской Субарктики вертикальные границы распространения в пределах гольцов более размыты, хотя в целом обилие большинства из них имеет тенденцию к увеличению в направлении к нижней части гольцового пояса. На плато Путорана подобная закономерность прослежена, например, для золотистой ржанки, сибирского пепельного улита, обыкновенной каменки, обыкновенной чечетки (табл. 39), в горах северо-востока Азии – для тундряной куропатки, монгольского зуйка, обыкновенной каменки, рогатого жаворонка (Кищинский, 1988). Распространение некоторых видов в пределах гольцов вообще ограничено только нижней частью пояса, и выше они не проникают. На плато Путорана, например, к таковым можно отнести азиатского бекаса, краснозобого конька, горную трясогузку, весничку, варакушку, полярную овсянку (табл. 39).

Таблица 39. Гнездовое население птиц гольцовых ландшафтов в бассейне р. Курейки (Гусиные озера)

Вид	В окрестностях Гусиных озер						По всему гольцовому поясу в целом	
	Нижняя часть гольцового пояса 830-860 м н.у.м.		Средняя часть гольцового пояса 860-900 м н.у.м.		Верхняя часть гольцового пояса 900-1000 м н.у.м.			
	П	Д	П	Д	П	Д	П	Д
Зимняк	0,1	0,13	С	–	–	–	0,05	0,14
Дербник	0,06	0,08	–	–	–	–	0,01	0,03
Тундряная куропатка	С	–	С	–	0,1	1,22	0,06	0,17
Золотистая ржанка	3,7	4,68	2,2	9,78	1	12,20	3	8,66
Хрустан	–	–	–	–	0,5	6,10	0,4	1,15
Сибирский пепельный улит	1	1,27	0,3	1,33	–	–	0,3	0,87
Азиатский бекас	0,3	0,38	–	–	–	–	0,05	0,14
Серебристая чайка	–	–	–	–	–	–	0,01	0,03
Обыкновенная кукушка	0,03	0,04	–	–	–	–	0,01	0,03
Рогатый жаворонок	–	–	–	–	–	–	0,6	1,73
Краснозобый конек	5,8	7,34	–	–	–	–	2,1	6,06
Американский конек	33,6	42,54	13	57,78	5,2	63,41	15,8	45,61
Горная трясогузка	1,6	2,03	–	–	–	–	0,3	0,87
Ворон	–	–	–	–	–	–	0,005	0,01
Весничка	3,4	4,30	ед.	–	–	–	0,7	2,02
Обыкновенная каменка	2	2,53	–	–	–	–	1,4	4,04
Варакушка	3,1	3,92	ед.	–	–	–	0,6	1,73
Бурый дрозд	0,3	0,38	–	–	–	–	0,05	0,14
Обыкновенная чечетка	20	25,32	7	31,11	1,4	17,07	8,4	24,25
Полярная овсянка	4	5,06	–	–	–	–	0,8	2,31
Итого	**79**	**100**	**22,5**	**100**	**8,2**	**100**	**34,64**	**100**

Примечание: **П** *– плотность населения птиц (ос/км²);* **Д** *– доля участия в населении (%);* ед. *– единичные встречи одиночных особей;* **С** *– отмечены следы пребывания.*

5.5. Общие закономерности формирования гнездового населения птиц озерно-речной системы гор Азиатской Субарктики

Озерно-речная система является основой интразонального внепоясного водно-околоводного компонента ландшафтов гор Азиатской Субарктики. Выявлено, что закономерности формирования и пространственной динамики населения птиц озерно-речной сети имеют свои весьма специфические черты. Рассмотрим это на примере плато Путорана – типичной субарктической горной страны (табл. 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18 приложения).

Выявлены закономерности, которые на количественном уровне подтверждают, с одной стороны, самостоятельность всего населения птиц каждого из высотно-ландшафтных поясов, а с другой – демонстрируют определенную специфику и взаимную автономность формирования населения птиц сухопутных и водно-околоводных местообитаний в горных условиях Субарктики.

Прежде всего, в пределах сухопутных и водных местообитаний различны тренды изменения плотности населения птиц, связанные с увеличением абсолютной высоты (табл. 40). Плотность населения птиц водно-околоводных местообитаний постепенно возрастает от лесного пояса (6 особей на 1 км береговой линии) к подгольцовому, где достигает максимальной величины (10,3 особи на 1 км береговой линии). Далее, по мере увеличения абсолютных высот местности она неуклонно снижается в гольцовом поясе, но достигает здесь значений (5,4 особи на 1 км береговой линии), лишь не намного уступающих соответствующим показателям лесного пояса.

В пределах всего высотного профиля, от подножий до вершин, максимальный показатель плотности населения водно-околоводных местообитаний превышает минимальный лишь в 1,9 раза, тогда как в сухопутных местообитаниях – в 8,6 раза.

Существенные отличия закономерностей формирования населения птиц водно-околоводных и сухопутных местообитаний также идентифицируются с применением коэффициента сходства населения – КСН (Наумов, 1964). В водно-околоводных местообитаниях уровень сходства населения лесного и подгольцового поясов составляет 26%, подгольцового и гольцового – 25%, а лесного и гольцового – 40%. Амплитуда между минимальным (25%) и максимальным (40%) показателем КСН в водно-околоводных местообитаниях намного меньше, чем в сухопутных (соответственно, 2% и 29%). Кроме этого, в отличие от последних,

Таблица 40. Плотность гнездового населения птиц в сухопутных (ос/км^2) и водно-околоводных (особей на 1 км береговой линии) местообитаниях плато Путорана

№	Высотно-ландшафтный пояс	Сухопутные местообитания	Водно-околоводные местообитания
1	Гольцовый	47	5,4
2	Подгольцовый	164	10,3
3	Лесной	405	6

Таблица 41. Высотная динамика обилия некоторых видов озерно-речной системы плато Путорана (особей на 1 км береговой линии)

Виды	В среднем по лесному поясу поясу	В среднем по подгольцовому поясу	В среднем по гольцовому поясу
Чернозобая гагара	0,28	0,2	0,2
Морянка	0,24	1	0,3
Обыкновенный гоголь	0,33	0,2	–
Синьга	0,27	1	0,1
Обыкновенный турпан	0,03	1,1	0,15
Длинноносый крохаль	0,33	–	0,12
Большой крохаль	0,35	–	0,015
Сибирский пепельный улит	0,43	1,7	0,5
Белохвостый песочник	0,05	0,1	0,45
Полярная крачка	1,1	1,7	1,3

в водно-околоводных местообитаниях выше абсолютные значения КСН. Все это позволяет предположить закономерность, в соответствии с которой в пределах одной горной страны сообщества птиц, формирующиеся в интразональных (внепоясных) водно-околоводных местообитаниях, более устойчивы, стабильны и однородны в пространстве по сравнению с сухопутными. Главная причина – большая однородность и стабильность экологических условий в интразональных местообитаниях.

В рамках специфической схемы изменения плотности населения птиц водно-околоводных местообитаний у разных видов выявлены различные векторы пространственного изменения обилия в вертикальной плоскости (табл. 41; табл. 12 приложения).

Сокращение обилия ряда фоновых (или лидирующих) видов от подгольцового пояса в сторону лесного и гольцового позволяет сделать предположение о том, что оптимальные местообитания в вертикальной составляющей ареала этих видов расположены в подгольцовом поясе, а субоптимальные – в лесном и гольцовом поясах. Например, на плато Путорана таковы морянка, синьга, обыкновенный турпан, сибирский пепельный улит, полярная крачка (табл. 41). Для сибирского пепельного улита подобная ситуация лишний раз подтверждает его тесные экологические связи со специфическими условиями горных вершин Азиатской Субарктики. Морянка, синьга, обыкновенный турпан и полярная крачка, будучи экологически тесно связанными с зональными гипоарктическими ландшафтами (Данилов, 1966; Успенский, 1969; Кищинский, 1988; Кречмар, Кондратьев, 2006), и в условиях ГАС осваивают преимущественно горные аналоги этих ландшафтов, господствующих в подгольцовом поясе. Поступательное увеличение обилия от подножий к плоским горно-тундровым вершинам выявлено лишь у единственного вида из числа населяющих все три пояса, – белохвостого песочника. Обыкновенный гоголь, длинноносый и большой крохали, хотя и встречаются иногда в верхних частях гор, но всегда с неизменно меньшим обилием, чем в лесном поясе. По всему высотному

профилю весьма стабильно обилие чернозобой гагары. Она широко осваивает различные водоемы независимо от высоты, на которой они находятся. Лишь в лесном поясе ее обилие несколько возрастает.

Характер пространственной динамики обилия многих водно-околоводных видов в вертикальной плоскости подтверждает закономерность, в соответствии с которой главным фактором, определяющим возможность и успех освоения птицами горного ландшафта Азиатской Субарктики, является не абсолютная высота местности, а экологические особенности ландшафта. В горных странах с развитой гидросетью, с учетом значительно более однородных условий в интразональных (внепоясных) местообитаниях рек и озер, водно-околоводные виды становятся одной из ведущих групп в процессе формирования местной фауны и населения птиц.

Выявленный состав лидирующих видов в населении водно-околоводных местообитаний на уровне каждого из высотно-ландшафтных поясов не столь однороден, как в сухопутных. Возможно, это обусловлено большими различиями экологических условий, определяющими успех пребывания именно лидирующих видов. Сходство основной части населения птиц в вертикальной плоскости поддерживается лишь двумя видами, одновременно лидирующими по обилию в лесном, подгольцовом и гольцовом поясах. Это – сибирский пепельный улит и полярная крачка. Последняя абсолютно доминирует в населении лесного и гольцового поясов.

В населении птиц водно-околоводных местообитаний лесного пояса лидируют – большой крохаль, сибирский пепельный улит, малая и серебристая чайки, полярная крачка, подгольцового – морянка, синьга, обыкновенный турпан, фифи, сибирский пепельный улит, полярная крачка, гольцового – галстучник, сибирский пепельный улит, перевозчик, кулик-воробей, белохвостый песочник, полярная крачка. Таким образом, в водно-околоводных местообитаниях всех поясов лидируют 13 видов, из которых лишь 2 являются общими, а каждый из 11 остальных – специфичным только для одного высотного пояса (табл. 12 приложения).

5.5.1. Пространственная изменчивость плотности и структуры населения птиц водно-околоводных местообитаний в гнездовой период

На обширных территориях гор Азиатской Субарктики с разветвленной и густой гидросетью четко выражены некоторые аспекты пространственной неоднородности (провинциальности) параметров населения птиц. В качестве модельной территории, где выявлены закономерности провинциальных различий в плотности и структуре населения птиц водно-околоводных местообитаний, нами рассмотрен лесной пояс плато Путорана. Детально проанализировано население 4 крупных горных рек (длиной 120-450 км) и 10 крупнейших в Азиатской Субарктике тектонических озер (длиной 45-160 км), представляющих все многообразие водно-околоводных местообитаний запада, востока, севера, юга и центра этого модельного (типичного) горно-субарктического региона.

Провинциальные отличия основных параметров населения птиц, как на реках, так и на озерах (табл. 42, 43), диагносцируются, прежде всего, с помощью коэффициента сходства населения – КСН (Наумов, 1964).

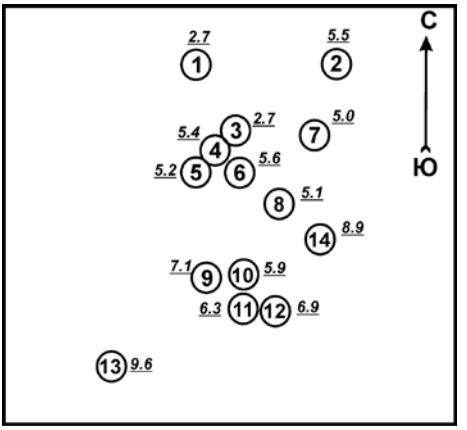
Таблица 42. КСН на озерах лесного пояса плато Путорана (%)

Районы	Оз. Аян	Оз. Накомякен	Оз. Собачье	Оз. Кета	Оз. Кутарамакан	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Северное	Оз. Агата Нижняя	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда
Оз. Аян	–	42	43	36	41	42	33	41	41	40
Оз. Накомякен	–	–	67	34	43	40	45	50	34	43
Оз. Собачье	–	–	–	36	33	47	28	39	32	38
Оз. Кета	–	–	–	–	43	29	21	28	24	30
Оз. Кутарамакан	–	–	–	–	–	27	26	28	29	31
Оз. Дюпкун Курейский	–	–	–	–	–	–	39	41	43	46
Оз. Северное	–	–	–	–	–	–	–	47	37	55
Оз. Агата Нижняя	–	–	–	–	–	–	–	–	61	44
Оз. Агата Верхняя	–	–	–	–	–	–	–	–	–	51
Оз. Някшингда	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Таблица 43. КСН на реках лесного пояса плато Путорана (%)

Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Р. Курейка	Р. Северная
Р. Микчангда	–	33	24	19
Р. Аян	–	–	44	23
Р. Курейка	–	–	–	25
Р. Северная	–	–	–	–

Выявлено, что на реках провинциальные отличия населения птиц менее контрастны, чем на крупных озерах. Это подтверждается меньшей амплитудой между минимальным (19%) и максимальным (44%) показателем КСН на реках, и большей амплитудой между этими показателями (соответственно, 21% и 67%) на озерах. В силу хаотичной изменчивости показателей на озерах, выявить какие-либо четко выраженные тренды затруднительно. На реках закономерности пространственных изменений коэффициента сходства населения (КСН) вполне определенны. Во-первых, повышенное сходство населения птиц на реках Аян и Курейка предположительно можно объяснить общей историей формирования и, следовательно, более сходными экологическими условиями долин этих рек. Дело в том, что эти крупные водотоки представляют собой части еще в недавнем прошлом единой гигантской по протяженности транспуторанской водной артерии. Лишь около 1-2 тысяч лет назад в результате неотектонических поднятий Путорана эта огромная



Цифры около кружков – плотность населения птиц (особей на 1 км береговой линии) в данном районе

Кружками обозначены реки:
1 – р. Микчангда;
2 – р. Аян;
13 – р. Северная;
14 – р. Курейка;
озера:
3 – оз. Собачье;
4 – оз. Накомякен;
5 – оз. Кета;
6 – оз. Кутарамакан;
7 – оз. Аян;
8 – оз. Дюпкун Курейский;
9 – оз. Северное;
10 – оз. Агата Нижняя;
11 – оз. Агата Верхняя;
12 – оз. Някшингда

Рис. 12. Плотность населения птиц водно-околоводных местообитаний лесного пояса в различных районах плато Путорана

палеорека, изменив направление течения, окончательно разделилась на два взаимно изолированных фрагмента (Пармузин, 1969, 1975, 1981). Во-вторых, на реках выявлены тренды сходства населения птиц, коррелирующие с широтой местности. Так, например, население птиц р.Микчангда на крайнем северо-западе Путорана при сравнении с населением широтной триады «р.Аян-р.Курейка-р.Северная» проявляет наибольшее сходство с самым северным ее фрагментом – бассейном р.Аян (33%), лежащем в тех же широтах. В южном направлении уровень сходства населения птиц понижается, достигая в долине р.Курейки средних показателей КСН (24%), а еще южнее, в бассейне р.Северной – наиболее низких значений КСН (19%).

Как показали исследования в модельном регионе (плато Путорана), в водно-околоводных местообитаниях лесного пояса пространственные изменения плотности населения птиц в гнездовой период лежат в пределах 2,7-9,6 особи на 1 км береговой линии на реках, и – 2,7-7,1 особи на 1 км береговой линии на озерах (табл. 13, 15 приложения). В целом, плотность населения птиц всех рассматриваемых водно-околоводных местообитаний изменяется в достаточно узком почти абсолютно одинаковом диапазоне величин. Всего лишь менее чем трехкратное превышение максимальных значений над минимальными на озерах и чуть более чем трехкратное – на реках указывает на более или менее равномерное общее распределение птиц в водно-околоводных местообитаниях лесного пояса. Аналогичный характер распределения птиц выявлен также и в сухопутных местообитаниях лесного пояса.

Провинциальные отличия плотности населения птиц водно-околоводных местообитаний в горах Азиатской Субарктики обусловлены географической широтой местности, сроками вскрытия льда, геоморфологическими особенностями берегов и характером господствующей на них растительности, а на реках – еще и скоростью течения, разработанностью поймы и интенсивностью меандрирования.

Наиболее плотно населены птицами реки (8,9-9,6 особи на 1 км) и озера (5,9-7,1 особи на 1 км) южной половины плато Путорана и менее плотно – реки (2,7-5,5 особи на 1 км) и озера (2,7-5,6 особи на 1 км) северной его половины (рис. 12). Этим объясняется одно из выявленных провинциальных различий, в соответствии с которым в горно-субарктических условиях в северном направлении, вслед за сокращением теплообеспеченности, сокращается плотность населения птиц водно-околоводных местообитаний (рис. 12).

Взаимосвязь видового богатства и плотности населения птиц удалось выявить только на реках. В соответствии с выявленной закономерностью на реках северной половины региона эти показатели понижены, а в его южной половине – повышены (табл. 13 приложения).

Локальные участки повышенной плотности населения повсеместно приурочены к устьям рек, а также к полноводным рекам-протокам, соединяющим крупные тектонические озера (табл. 17, 18 приложения).

Провинциальные отличия в пределах водно-околоводных местообитаний лесного пояса выявлены как в общих показателях населения птиц, так и в специфике пространственных изменений обилия отдельных видов. И то и другое закономерно связано с определенными экологическими предпочтениям различных видов, в соответствии с которыми они преимущественно населяют либо реки, либо озера. Сравнение обилия птиц на реках и озерах (табл. 13, 15 приложения) свидетельствует о том, что большая часть из более или менее повсеместно распространенных видов предпочитают реки. Таковы, например, краснозобая и чернозобая гагары, чирок-свистунок, свиязь, шилохвость, обыкновенный гоголь, большой крохаль, сибирский пепельный улит, перевозчик, малая и сизая чайки. Видов, определенно предпочитающих озера, меньше. Среди них лебедь-кликун, морянка, серебристая чайка, речная крачка. Небольшая группа видов с индифферентным отношением к типу водной среды имеет на реках и озерах приблизительно равные показатели обилия. В числе таких видов гуменник, синьга, обыкновенный турпан, длинноносый крохаль, полярная крачка.

Кроме этого, выявлены провинциальные отличия обилия птиц в пределах каждого из двух основных типов водно-околоводной среды. Например, на озерах у целого ряда видов пространственные изменения обилия коррелируют с широтой местности. У краснозобой гагары, обыкновенного гоголя, длинноносого крохаля и речной крачки выявлено увеличение обилия от северных районов к южным (табл. 15 приложения), а у морянки, синьги и обыкновенного турпана – увеличение обилия от южных районов к северным (табл. 15 приложения). Однонаправленные изменения обилия краснозобой гагары, морянки и обыкновенного турпана выявлены также на реках (табл. 13 приложения).

Установленная в сухопутных местообитаниях закономерность, в соответствии с которой общая схема пространственной динамики обилия птиц в обширном горном субарктическом регионе с радиальной макросимметрией имеет концентрически центробежный характер, справедлива и для некоторых групп водно-околоводных птиц (табл. 13 приложения). Например, равнинные виды куликов (галстучник, перевозчик, мородунка, белохвостый песочник) имеют минимальное обилие (или отсутствуют) на реках внутренних районов плато Путорана, где почти повсеместно выражен типично горный характер течения и условия обитания для

них наименее благоприятны. На реках, долины которых расположены «на выходе» из гор (в предгорьях, окраинах горных массивов), появляется множество участков с типично равнинным течением, где условия обитания для указанных куликов значительно более благоприятны. Поэтому вслед за увеличением от центра в сторону периферии горной страны числа участков рек с равнинным течением, увеличивается и обилие этих видов. Самое незначительное увеличение их обилия прослеживается при движении в сторону северо-западных окраин плато (р.Микчангда), и намного более существенное – по направлению к юго-западным (р.Северная). Провинциальные различия обилия сибирского пепельного улита также обусловлены центробежным характером изменения обилия, но имеющим противоположное направление. Обилие этого вида возрастает от периферии в сторону внутренних частей горной страны, что, в отличие от других куликов, отражает его тесные экологические связи именно с горным ландшафтом даже в нижней части высотного профиля – в пределах лесного пояса.

Почти повсеместно на озерах лесного пояса (на 7 и более из 10 обследованных) распространены 19 видов, составляющих 56% всего видового состава (табл. 15 приложения). Среди них, например, – чернозобая гагара, чирок-свистунок, обыкновенный гоголь, синьга, длинноносый крохаль, серебристая чайка, полярная крачка. В отличие от озер, на реках почти повсеместно (на 3 или всех 4 обследованных реках) распространена значительно большая часть видов (n=25; 78%), составляющих местное население (табл. 13 приложения). Наиболее характерны из них чирок-свистунок, свиязь, морянка, обыкновенный гоголь, синьга, длинноносый и большой крохали, галстучник, сибирский пепельный улит, перевозчик, серебристая чайка, полярная крачка.

Одновременно с этим для многих повсеместно распространенных видов характерны неодинаковые амплитуды абсолютных значений их обилия в водно-околоводных местообитаниях разных частей горной страны. Некоторые виды птиц из числа экологически тесно связанных с водой, такие, например, как обыкновенный гоголь, длинноносый крохаль, сибирский пепельный улит, перевозчик, серебристая чайка, полярная крачка ежегодно демонстрируют относительно стабильное обилие в различных районах нашего модельного региона и, соответственно, достаточно равномерное размещение по территории. В среднем максимальные значения их обилия, как на озерах, так и на реках, превышают минимальные не более чем в 3-16 раз. В значительно более широких пределах варьирует обилие другой группы видов, также повсеместно распространенных в водно-околоводных местообитаниях лесного пояса. Так, например, максимальные значения обилия чирка-свистунка превышают минимальные в 33 и 40 раз (на реках и озерах соответственно), морянки – в 160 и 500 раз, большого крохаля – в 26 и 100 раз, галстучника – в 50 и 150 раз.

Выявлено, что в лесном поясе провинциальные изменения в составе лидеров на реках выражены слабее, чем на озерах (табл. 14, 16 приложения). Полный список видов-доминантов на озерах лесного пояса Путорана включает 11 видов, лидирующих по обилию – 15 видов, фоновых – 29 видов, а на реках, соответственно, – 7, 10, 22 вида. От общего количества видов, встречающихся на озерах, указанные группы, соответственно, составляют – 32%, 44%, 85%, на реках – 22%, 31%, 69%. В группу видов, лидирующих на горно-субарктических озерах почти повсеместно,

входят четыре вида – чернозобая гагара, длинноносый крохаль, серебристая чайка и полярная крачка. Остальные девять видов лидируют на 1-3 озерах из 10 обследованных. Среди них краснозобая гагара, свиязь, чирок-свистунок, морянка, синьга, большой крохаль, галстучник, сибирский пепельный улит, малая и сизая чайки, речная крачка. Группу видов, почти повсеместно лидирующих на реках, составляют четыре вида – большой крохаль, сибирский пепельный улит, перевозчик и полярная крачка. Остальные шесть видов лидируют в бассейне 1-2 рек из 4 обследованных. Среди них чирок-свистунок, морянка, обыкновенный гоголь, длинноносый крохаль, малая и сизая чайки.

5.6. Закономерности сезонной динамики населения птиц в горах Азиатской Субарктики

Послегнездовые и предотлетные кочевки птиц различных систематических групп широко распространены в Субарктике. В частности, послегнездовые кочевки – необходимое и сложное явление годового цикла многих видов воробьинообразных, выполняющее важные биологические функции (Рыжановский, 1997).

Не все специалисты, правда, признавали наличие этого явления. Так Л.А. Портенко (1947) считал, что в Субарктике и Арктике осенние кочевки полностью выпадают из цикла периодических явлений. В какой-то мере, на наш взгляд, это может быть справедливо лишь для ряда арктических птиц (обитателей полярных пустынь, арктических и типичных тундр). Что же касается Субарктики, то в этой части евразийской суши, как на равнинах, так и особенно в горных ее частях, послегнездовые кочевки – характерный элемент годового жизненного цикла птиц (Данилов, 1966; Кречмар, 1966; Успенский, 1969; Исаев, 1994, 1996; Рыжановский, 1997; Романов, 1988, 1989 а, б, 1996, 2001 б, 2003 а, 2004 б, 2006 б, в; Селиванова, Естафьев, 2001; Романов, Карпов, 2002; Селиванова, 2002 б, 2008).

На наш взгляд, прослеживаются два экологически аналогичных пространственных вектора кочевок: в широтно-зональной плоскости в северном направлении из крайней северной тайги в лесотундру, и в вертикальной высотно-поясной плоскости вверх из нижних частей лесного пояса в верхние, и далее – в подгольцы (и даже гольцы). Суть экологической общности обсуждаемых кочевок, происходящих как на равнинах, так и в горах, заключается в том, что птицы, гнездящиеся в лесных ландшафтах, в послегнездовой период перемещаются в ландшафты редколесий с разреженной древесной растительностью, местами полностью замещающейся кустарниковой. Нередко кочевники еще более удаляются от лесов: транзитно преодолевая редколесья, они проникают в абсолютно открытые безлесные пространства тундр. «Сезонная устойчивость» проявляется в ежегодном повторении массовых кочевок, явлении, широко распространенном в Субарктике и в частности, в горных ее областях.

Накопленный к настоящему времени объем исследований позволяет убедиться в существовании во всех горах Азиатской Субарктики экологически сходных с равнинными сезонно-устойчивых кочевок, имеющих, однако, в силу особенностей горного ландшафта не широтное, а вертикальное направление.

Главной составляющей послегнездовых кочевок признаются трофические перемещения (Михеев, 1961, 1964; Рыжановский, 1977). То, что Субарктика во второй половине лета может прокормить больше птиц, чем в ней гнездится, известно давно

и отмечалось многими исследователями (Миддендорф, 1869; Данилов, 1966; Успенский, 1969). Н.Н. Данилов (1966) напрямую связывает послегнездовую во многих случаях массовую подкочевку бореальных птиц в лесотундру и тундру с сезонным ростом объемов кормов, как растительного, так и животного происхождения. По данным этого автора, с третьей декады июля в лесотундре Полярного Урала на послегнездовых кочевках появляются большие пестрые дятлы, глухари, перевозчики, черныши, ястребиные совы, белокрылые клесты, заметно увеличивается численность полевых луней, кукш, щуров, вьюрков, снегирей, таловок. В период послегнездовых кочевок 1982-1984 гг. нам удалось наблюдать интенсивную подкочевку главным образом дендрофильных таежных видов в лесотундру предгорий Полярного Урала (бассейн р.Усы), где число видов по сравнению с гнездовым периодом ежегодно увеличивалось с 18 до 29 (Романов, 1988; 1989 б). Послегнездовые кочевки многих птиц из лесного пояса охватывают подгольцовый и гольцовый пояса Приполярного Урала. В частности, в гольцы этого региона поднимаются кедровка, весничка, черноголовый чекан, чернозобый и певчий дрозды, обыкновенная чечетка и даже снегирь и белокрылый клест (Селиванова, 2002 б), в подгольцы – большой пестрый и трехпалый дятел, славка-завирушка, обыкновенный поползень и обыкновенная пищуха (Селиванов, Естафьев, 2001; Селиванова, 2002 б). В южной части Полярного Урала (долины рек Собь, Большая и Малая Пайпудыны) благодаря вертикальным перемещениям птиц в послегнездовой период увеличивается плотность населения в гольцовом и подгольцовом поясах (Рыжановский, 1997; наши наблюдения). Появление на вершинах гор птиц, не характерных для них, отмечалось также в августе-сентябре в Корякском нагорье (Кищинский, 1980).

Послегнездовые вертикальные миграции птиц из нижерасположенных поясов в более высокорасположенные широко распространены также в горах Южной Палеарктики (Беме, Банин, 2001). Почти во всех этих горных системах к верхней границе леса и в высокогорные кустарники поднимаются птицы из нижележащих поясов, а также равнинные мигранты. Их привлекает богатая кормовая база субальпийского пояса. Например, деряба, занимающий в Карпатах весь лесной пояс, в послегнездовой период перемещается выше – в кустарники субальпики. Одновременно к верхнему краю леса поднимаются рябинники, белозобые и певчие дрозды, а также – зяблики. Отсюда они регулярно вылетают на кормежку в субальпийские луга (Страутман, 1954). На Кавказе вверх по горным склонам вплоть до альпийских лугов поднимаются в послегнездовой период лесной конек, большая синица, зяблик, теньковка, черноголовая славка, лесная завирушка, черный дрозд, сорокопут жулан (Беме, Банин, 2001). Выше мест гнездования после его окончания на Памире поднимаются арчевые дубоносы (Потапов, 1966). Послегнездовые кочевки, направленные от подножий к вершинам, совершают также и некоторые виды птиц в горах юга Сибири и Дальнего Востока. Например, на Алтае небольшая часть лесных и пятнистых коньков откочевывает в подгольцовый и гольцовый пояса (Равкин, 1973), в Хингано-Буреинском в подгольцовый пояс поднимаются пятнистый конек и толстоклювая пеночка (Бисеров, 2006).

Закономерности сезонной динамики населения птиц в условиях ГАС детально рассмотрены на примере плато Путорана, одной из наиболее полно исследованных в этом отношении территорий (Романов, 1996, 2003 а, 2004, 2006 а, б). Динамика населения птиц гольцового и подгольцового поясов на рубеже гнездового и

Таблица 44. Сезонная динамика плотности населения (ос/км^2) птиц гольцового пояса плато Путорана (гнездовой период и период послегнездовых кочевок)

Виды / Районы	Р. Аян (гнездовой пер.)	Р. Аян (послегнезд. пер.)	Оз. Аян (гнездовой пер.)	Оз. Аян (послегнезд. пер.)	Оз. Кутарамакан (гнездовой пер.)	Оз. Кутарамакан (послегнезд.пер.)	Оз. Някшингда (гнездовой пер.)	Оз. Някшингда (послегнезд. пер.)
Зимняк	ед.	ед.	ед.	–	0,2	ед.	ед.	ед.
Кречет	ед.	–	–	–	–	–	–	–
Дербник	–	–	ед.	–	–	–	–	–
Белая куропатка	–	–	0,2	–	–	–	2	–
Тундряная куропатка	1	1	1	–	3	–	1	–
Азиатская бурокрылая ржанка	0,01	ед.	–	–	–	–	–	–
Золотистая ржанка	5	1	0,2	–	–	–	ед.	ед.
Хрустан	10	0,5	1	ед.	0,6	4	1	–
Сибирский пепельный улит	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Белохвостый песочник	ед.	ед.	–	–	–	–	–	–
Азиатский бекас	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Средний кроншнеп	–	–	–	–	–	–		18
Обыкновенная кукушка	–	–	–	–	–	–	ед.	–
Белая сова	ед.	ед.	ед.	–	–	–	–	–
Рогатый жаворонок	5	4	2	10	2	–	2	–
Краснозобый конек	–	0,6	–	–	–	–	–	–
Американский конек	16	4	18	46	10	38	32	20
Желтоголовая трясогузка	–	–	ед.	–	–	–	–	–
Горная трясогузка	ед..	–	–	16	–	–	ед.	–
Белая трясогузка	–	–	–	–	–	–	–	–
Ворон	ед..	ед.	0,08	0,3	0,06	–	ед.	–
Обыкновенная каменка	1,6	2	6	64	–	18	8	–
Варакушка	–	–	–	6	ед.		–	
Бурый дрозд	–	–	–		8	22	ед.	72
Обыкновенная чечетка	–	–	2	–	6	12	ед.	ед.
Пепельная чечетка	–	–	ед.	–	–	–	–	–
Полярная овсянка	–	–	–	8	–	–	–	–
Лапландский подорожник	6	–	ед.	–	–	–	ед.	8
Итого	**44,6**	**13,7**	**30,5**	**150,3**	**29,9**	**94**	**46**	**118**
Количество видов	**14**	**12**	**15**	**8**	**9**	**6**	**14**	**9**

Примечание: ед. — единичные встречи одиночных особей

Таблица 45. Сезонная динамика населения (ос/км²) птиц подгольцового пояса плато Путорана (гнездовой период и период послегнездовых кочевок)

Виды / Районы	Оз. Собачье (гнездовой пер.)	Оз. Собачье (послегнезд. пер.)	Р.Аян (гнездовой пер.)	Р. Аян (послегнезд. пер.)	Оз. Аян (гнездовой пер.)	Оз. Аян (послегнезд. пер.)	Оз. Някшингда (гнездовой пер.)	Оз. Някшингда (послегнезд. пер.)
Зимняк	–	–	ед.	–	0,12	–	–	–
Дербник	ед.	–	–	–	ед.	–	–	–
Тундряная куропатка	–	–	–	–	1,8	–	–	–
Золотистая ржанка	–	–	4	–	0,3	–	–	4
Хрустан	–	–	–	–	0,6	–	–	–
Сибирский пепельный улит	1,5	2	–	–	ед.	–	–	–
Обыкновенная кукушка	–	–	–	–	–	–	1	–
Белая сова	–	–	–	–	ед.	–	–	–
Рогатый жаворонок	–	–	ед.	–	–	–	–	–
Краснозобый конек	–	–	2	–	–	–	–	–
Американский конек	–	–	18	–	8,1	–	18	–
Горная трясогузка	2	60	–	–	ед.	–	–	–
Белая трясогузка	–	–	–	–	–	–	1	–
Ворон	–	–	ед.	–	ед.	–	–	–
Сибирская завирушка	–	44	–	–	–	–	–	24
Весничка	–	–	–	–	ед.	–	–	
Таловка	3	220	–	–	–	–	6	32
Обыкновенная каменка	–	–	2	–	7,5	60	–	24
Варакушка	2,5	18	–	–	3	–	36	48
Бурый дрозд	–	–	–	–	ед.	ед.	24	24
Вьюрок	–	54	–	–	–		–	24
Обыкновенная чечетка	14,2	104	4	–	20,9	10	12	16
Пепельная чечетка	–	–	–	–	4,8	–	–	–
Щур	–	–	–	–	ед.	–	–	–
Полярная овсянка	–	–	4	–	–	–	12	–
Овсянка-крошка	0,5	18	2	–	ед.	–	24	96
Лапландский подорожник	–	–	–	–	–	–	ед.	–
Итого	**23,7**	**520**	**36**	**0**	**47,12**	**70**	**132**	**292**
Количество видов	**6**	**8**	**10**	**0**	**18**	**3**	**10**	**9**

Примечание: ед. — единичные встречи одиночных особей

послегнездового периодов в подавляющем большинстве случаев имеет четко выраженный иммиграционный тип и лишь иногда – эмиграционный. Выявлено, что в типично горно-субарктических условиях модельного региона (плато Путорана) в период послегнездовых кочевок как в горных тундрах гольцов, так и в горных редколесьях подгольцов плотность населения птиц заметно увеличивается (табл. 44, 45). Аналогичные процессы зафиксированы также на Полярном Урале (Рыжановский, 1997).

В гольцах Путорана плотность населения возрастает в 2,6-5 раз, в подгольцах – в 1,5-22 раза. Одна из самых значимых причин этого увеличения, несмотря на имеющие место провинциальные отличия в процессе трансформации сообществ в послегнездовой период в разных районах в разные годы, активная подкочевка сюда птиц из ниже расположенных высотных поясов. В послегнездовой период увеличение общей плотности населения происходит несмотря на одновременное сокращение видового состава в 1,5-1,9 раза в гольцах и в 1,1-10 раз – в подгольцах.

В гольцах в послегнездовой период население птиц горных тундр становится весьма динамичным, и в нем происходят структурные изменения. В большинстве случаев обилие тундряной куропатки, золотистой ржанки, хрустана резко сокращается, вплоть до полного их исчезновения. Лишь однажды в 1990 г. было отмечено увеличение обилия хрустана в послегнездовой период. Кочующие выводки и пролетные стайки рогатых жаворонков, американских коньков и обыкновенных каменок в разные годы в разных районах либо образовывали скопления, давая более или менее значительные вспышки численности, либо не наблюдались вовсе. Данные явления объясняются миграционной активностью птиц уже на первых этапах послегнездового периода. В это же время на горных вершинах возрастает общая плотность населения благодаря послегнездовым вертикальным кочевкам выводков и небольших стаек ряда видов, гнездящихся за пределами гольцового пояса и поднимающихся сюда из более низко расположенных поясов (Романов, 1996). Среди таких видов – средний кроншнеп, горная трясогузка, варакушка, бурый дрозд, обыкновенная чечетка, полярная овсянка (табл. 44), а также сибирская завирушка и вьюрок, отмеченные с локальным обилием, соответственно, 0,2 ос/км^2 и 1,4 ос/км^2, в гольцах крайней северо-западной части региона. Как правило, все кочующие птицы придерживаются нижней части гольцового пояса и встречаются чаще всего в ложбинах небольших ручьев, заросших ерником или низкорослым ивняком, или на осоково-разнотравных луговинах среди этих кустарниковых зарослей. Решающую роль в повышении общей плотности населения птиц гольцов могут иметь как сезонно прикочевывающие, так и гнездящиеся здесь виды. Например, благодаря появлению сезонных кочевников плотность послегнездового населения птиц в гольцах Путорана резко возросла в 1991 г. В 1988 и 1990 гг. в процессе увеличения послегнездовой плотности населения гольцов, наряду с кочующими видами, было особенно велико значение аборигенных видов горнотундровых ландшафтов. В населении птиц гольцов Путорана в послегнездовой период повсеместно доминирует американский конек, почти повсеместно — обыкновенная каменка. В число доминантов также входят: на севере (1989 г.) и западе плато (1999 г.) — рогатый жаворонок, в центре плато (1988 г.) — горная трясогузка, на западе плато (1990 г.) — бурый дрозд и обыкновенная чечетка, на юге плато (1991 г.) — средний кроншнеп и бурый дрозд (Романов, 1996).

Суммарное обилие птиц в подгольцах Путорана благодаря еще более интенсивной послегнездовой подкочевке ряда видов из лесного пояса достигает весьма высоких показателей (520 ос/км^2), что вполне сопоставимо с суммарным обилием птиц в лесных ландшафтах лесного пояса (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б, в). Более того, вертикальные перемещения ряда видов зачастую имеют столь массовый характер, что их обилие в послегнездовой период в подгольцах начинает значительно превышать обилие в лесном поясе (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 б, в). Подобные закономерности во многих районах Путорана отмечены для горной трясогузки, варакушки, таловки, сибирской завирушки, вьюрка, обыкновенной чечетки, бурого дрозда, овсянки-крошки (табл. 45). Зачастую многочисленные кочующие выводки таловок, обследуя в поисках корма подгольцовые заросли ерника и ивняка, проникают буквально вплоть до верхней границы подгольцового пояса, за которыми выше по склону уже идут мохово-осоковые или мохово-дриадовые тундры.

В подгольцовом поясе, как и в гольцах, детали процесса трансформации сообществ в послегнездовой период в разных районах в разные годы имеют свои (порой существенные) провинциальные отличия.

Например, в бассейне р.Аян на севере Путорана в экстремально холодный и влажный 1989 г. численность птиц в послегнездовой период снизилась настолько сильно, что во время маршрутов 8-16 августа мы не встретили ни одной особи. В центре плато у оз. Аян (1988 г.) рост плотности населения птиц происходил исключительно за счет концентрации выводков обыкновенной каменки, после появления которых численность вида в данном районе возросла почти в 9 раз. На юге плато у оз. Някшингда (1991 г.) плотность населения возросла в результате появления выводков видов, которые можно разделить на две группы (Романов, 1996). В первую входят виды, встречавшиеся в подгольцах как в гнездовой, так и в послегнездовой периоды. Среди них — бывшие многочисленными и доминировавшие в послегнездовой период 1991 г. варакушка, таловка, овсянка-крошка, а также содоминант — обыкновенная чечетка. Во вторую группу входят бывшая обычной золотистая ржанка и бывшие многочисленными сибирская завирушка и вьюрок, отмечавшиеся в полосе горных редколесий только в послегнездовой период.

В пределах Путорана ежегодно на кочевках наиболее высоко поднимаются обыкновенная чечетка и бурый дрозд. Направленная концентрация выводков этих и некоторых других видов воробьинообразных в подгольцовом и гольцовом поясах Путорана в послегнездовой период объясняется массовым выплодом в это время насекомых, которыми птицы охотно кормятся (Кречмар, 1966; Романов, 1996, 2003 а, 2006 б, в).

Как показали наши исследования, в годы с аномально холодными сезонами закономерность увеличения общей плотности населения птиц в гольцах и подгольцах в послегнездовой период может нарушаться. В этом случае, как, например, на севере Путорана в 1989 г., плотность населения может сокращаться вплоть до полного исчезновения птиц. Факты существенного влияния погодных условий на направление и интенсивность вертикальных послегнездовых кочевок известны также в горах юга Палеарктики (Беме, Банин, 2001).

Сведения по характеру послегнездовых кочевок некоторых видов гусеобразных удачно дополняют общее представление о кочевках других групп птиц (в основном воробьинообразных) в верхних поясах гор Азиатской Субарктики. Например, на-

блюдения на плато Путорана показали, что на озера гольцового и подгольцового поясов в июле-августе подкочевывают на линьку небольшие группки самцов морянок, обыкновенных турпанов, синьг (Романов, 1996, 2003 а, 2006 б, в; Романов и др., 2007). С помощью спутниковой телеметрии впервые было выяснено, что семейные группы путоранских пискулек (n=6) в предотлетный период (20-25 августа) держатся не только на крупных гнездовых озерах в пределах лесного пояса, но и совершают регулярные вылеты в горную тундру и горное редколесье (на высоту до 900 м н.у.м.), где в поисках корма посещают заболоченные долины относительно мелких ледниковых озер (Романов, 2008 а, 2009 а; Романов, Поспелов, 2009). Пискулек привлекают особенности береговой полосы, характерные для многих водоемов путоранских горных вершин. К таковым следует отнести наличие протяженной, достаточно широкой, плоской, переувлажненной, в значительной степени задернованной береговой полосы, фрагментарно заросшей низкорослыми ивняками, луговым разнотравьем, осоками, злаками и хвощами. Во многих местах плоские берега плавно переходят в прибрежные отмели, которые постепенно осушаются при ежегодном летнем падении уровня воды в озерах (Романов, 2001 в, 2004 а). Вегетация растений в горах начинается намного позднее, чем в лесном поясе. Поэтому в конце августа обилие нежного и питательного корма пискульки могут найти главным образом в горах. Доступность кормов лучшего качества имеет особую важность накануне начала осенней миграции.

В лесном поясе, так же как, и в гольцовом и подгольцовом поясах, в период послегнездовых кочевок плотность населения птиц почти повсеместно увеличивается (табл. 46).

Динамика населения птиц лесного пояса на рубеже гнездового и послегнездового периодов в большинстве случаев соответствует иммиграционному типу, и

Таблица 46. Сезонная динамика плотности населения (ос/км^2) и числа видов (в скобках) птиц лесного пояса плато Путорана на модельных участках (длина каждого не менее 30 км)

Фенологические периоды	Р. Микчангда	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Нижняя	Оз. Някшингда
Гнездовой	244 (38)	309 (44)	290 (46)	400 (49)	364 (35)	572 (56)	566 (58)	674 (57)
Послегнездовой переходный	298 (37)	333 (23)	445 (27)	496 (34)	620 (30)	764 (35)	918 (48)	605 (27)
Миграционный	241 (31)	237 (23)	445 (27)	515 (21)	504 (37)	369 (23)	–	678 (38)

Примечание: ед. — единичные встречи одиночных особей

лишь в единичных – эмиграционному. Схожие закономерности выявлены также в бассейне р.Собь на Полярном Урале (Рыжановский, 1997). В различных районах Путорана в разные годы плотность населения увеличивается в 1,1-1,7 раза. Как мы видим, провинциальные отличия увеличения плотности населения в пределах лесного пояса лежат в достаточно узком диапазоне и не столь контрастны, как в гольцах (2,6-5 раз) или подгольцах (1,5-22 раза). Основная причина увеличения плотности населения птиц лесного пояса в послегнездовой период – рост обилия ряда гнездящихся здесь видов (в основном из состава лидирующих или фоновых), обусловленный появлением у них выводков. Устойчивое увеличение плотности населения в лесном поясе в послегнездовой период происходит в большинстве случаев на фоне одновременного сокращения видового состава в 1,2-1,9 раза.

Анализ пространственной динамики населения птиц лесного пояса в послегнездовой период позволил выявить следующую закономерность. Достаточно хаотичные лишь в первые дни кочевки очень быстро приобретают два основных вертикально противоположных вектора. На фоне наблюдающегося массового исхода птиц из средней (наиболее широкой) части лесного пояса, их территориальное размещение начинает определяться концентрацией большинства из них в самой нижней и самой верхней части лесного пояса. Обе полосы послегнездовой концентрации птиц достаточно узкие – не шире 200-400 м. Экологическая суть подобного территориального размещения сводится к тому, что птицы покидают и без того наименее привлекательные слабо заселенные в гнездовой период внутренние части лесов, покрывающих горные склоны. Происходит их «оттекание» в полосы с максимально выраженным опушечным эффектом: вниз – в прибрежные леса с густым кустарниковым подлеском вдоль рек и озер, и вверх – в разреженные мозаичные леса на границе с кустарниковыми зарослями подгольцового пояса. Своеобразным видом-индикатором начала сезона кочевок является вьюрок. Выводки вьюрков самыми первыми, и обычно очень резко, покидают леса на горных склонах (Романов, 1996, 2003 а, 2004 б, 2006 а, б). Провинциальные показатели сезонной динамики плотности населения (табл. 46) позволяют предположить наличие нескольких вариантов гипотетических схем послегнездовых кочевок в горно-субарктических условиях. Во-первых, по данным исследований в послегнездовой период на плато Путорана, откочевка птиц в верхнюю и нижнюю полосы лесного пояса, вероятно, может происходить с приблизительно одинаковой интенсивностью. Например, в бассейне р.Микчангда и в котловине оз.Собачье на это указывают почти одинаковые значения плотности населения птиц не только в указанных частях собственно лесного пояса, но также – и в прекрасно развитых кустарниковых зарослях подгольцового пояса (табл. 45, 46) (Романов, 2002). Во-вторых, может иметь место только однонаправленная откочевка птиц вертикально вниз по склону в сторону прибрежных опушек нижней части лесного пояса. Это происходит либо в случае отсутствия в конкретном районе кустарниковых зарослей в верхней части лесного пояса и в подгольцовом поясе (оз.Аян), либо – в случае особо экстремальных погодных аномалий, когда уже в конце июля на горных вершинах температура воздуха устанавливается около 0° С и постоянно идут обильные снегопады (р.Аян; 1989 г.). В обоих указанных случаях однонаправленное перемещение птиц по горному профилю подтверждают и данные по динамике населения птиц соответствующих участков подгольцового пояса (табл. 45, 46). Так, в подгольцах у оз.Аян

увеличение послегнездовой плотности населения произошло исключительно за счет характерного обитателя вершин плато – обыкновенной каменки; подкочевки птиц лесного пояса не отмечено. В бассейне р.Аян из-за крайне неблагоприятной метеообстановки пребывание птиц в подгольцах стало вообще невозможно. И, наконец, третий вариант возможного послегнездового перемещения птиц – преимущественно вертикально вверх, демонстрирует динамика населения птиц в котловине оз.Някшингда (юг плато Путорана). В этом районе выявлено послегнездовое увеличение плотности населения в верхней части лесного пояса и подгольцовом поясе при одновременном небольшом снижении этого показателя в самой нижней части лесного пояса вдоль берегов оз.Някшингда (Романов, 1966).

Выявленные устойчивые перемещения большого количества особей многих равнинных видов в верхние части высотного профиля, вероятно, можно рассматривать как составной компонент сезонных аспектов формирования и динамики авифауны ГАС, а также – глобального процесса освоения равнинными видами горных ландшафтов Азиатской Субарктики.

На фоне почти повсеместного увеличения общей плотности населения птиц лесного пояса в период послегнездовых кочевок удалось выявить определенную специфику пространственно-временных изменений обилия отдельных видов. Например, в бассейне р.Аян обилие овсянки-крошки, бурого дрозда, горной и белой трясогузок и сероголовой гаички в послегнездовой период 1989 г. возросло, а обилие таловки, зарнички, свиристеля, обыкновенной чечетки – снизилось. У оз.Кутарамакан в течение всего летнего сезона 1990 г. обилие многих фоновых видов (сибирская завирушка, таловка, зарничка, бурый дрозд, сероголовая гаичка, вьюрок, обыкновенная чечетка, белокрылый клест) устойчиво возрастало, достигнув максимальных значений в миграционный период. В окрестностях оз.Някшингда в 1991 г. сокращение обилия, связанное с откочевкой выводков в послегнездовой период, было зарегистрировано у таловки, зарнички, вьюрка, обыкновенной чечетки. Почти неизменной осталось обилие овсянки-крошки. Такие виды, как белая куропатка, желтоголовая, горная и белая трясогузки, малая мухоловка, варакушка, бурый дрозд и сероголовая гаичка стали более многочисленными (Романов, 1996).

В пределах лесного пояса удалось проследить динамику изменения плотности населения птиц не только в послегнездовой, но и в осенний миграционный период (табл. 46). В связи с этим, обращает на себя тот факт, что после всплеска плотности населения в послегнездовой переходный период, позднее – в миграционный период, очевидное сокращение плотности населения ниже уровня гнездового периода происходит лишь в двух практически сквозных транспуторанских долинах-каньонах, в одном из которых течет р.Аян, а другом расположено оз.Дюпкун Курейский (Романов, 1996, 2002, 2003 а; Романов и др., 2007). Полагаем, что это может быть обусловлено закономерностью, в соответствии с которой наиболее интенсивный суммарный отток мигрантов из обширного горно-субарктического региона идет по сквозным долинам. В замкнутых горных котловинах миграционный поток, видимо, имеет меньшую скорость, птицы дольше задерживаются на месте, в силу чего высокая общая плотность населения сохраняется в течение миграционного периода еще достаточно долго. Это подтверждают наблюдения в котловинах озер Аян, Кутарамакан, Собачье, Някшингда (Романов, 1996, 2002, 2003 а; Романов и др., 2007).

5.6.1. Влияние послегнездовых кочевок на закономерности пространственного размещения птиц

Кочевки «компенсируют» энергетические затраты репродуктивного периода, позволяют «осваивать» ресурсы территорий с повышенной продуктивностью во вторую половину лета, территориально перераспределить потребителей (увеличивших численность за счет появившихся птенцов) ресурсов в пострепродуктивный период (Данилов, 1966; Рыжановский, 1997).

Для многих видов воробьинообразных на послегнездовой период приходится время линьки, когда значительно увеличивается потребность в корме (Рыжановский, 1997). Поскольку в ходе выкармливания птенцов определенная часть корма на гнездовом участке выедается, птицы в послегнездовое время начинают активно перемещаться по территории в поисках участков и биотопов, не посещавшихся (по экологическим «причинам») в гнездовое время, особенно тем, где максимум появления корма приходится на период позднего лета. Такие перемещения в северной тайге, лесотундре и тундре имеют самые различные особенности, направления и масштабы. Известны кочевки, направленные с водоразделов в поймы (Рябицев, 1993; Романов, 1988, 1989 а, б), из тайги в лесотундру (Данилов, 1966), из плакорной тундры в котловины озер (Рыжановский, 1997), на морские побережья и депрессии с осоковыми болотами (Успенский, 1969; Романов, 1989 а, б). В горах Азиатской Субарктики характерны кочевки птиц из нижних высотно-ландшафтных поясов в верхние (Кречмар, 1962, 1966, 1968; Кищинский, 1980; Романов, 1996, 2004 б; Селиванова, Естафьев, 2001; Селиванова, 2002 б, 2008; Головатин, Пасхальный, 2005). Нами выявлены весьма оригинальные перемещения некоторых видов воробьинообразных птиц в период послегнездовых кочевок и осенних миграций в бассейне р.Аян (плато Путорана). В долине этой реки в 1989 г. кочевки и пролет ряда видов шли вдоль русла в северо-восточном направлении, продолжаясь далее по долине р.Хета в северном направлении вплоть до выхода ее из гор на таймырские равнины, окаймляющие плато Путорана с севера (Романов, Карпов, 2002; Романов, 2003 а).

Радиус послегнездового разлета мелких воробьиных составляет десятки километров (Рыжановский, 1997). В процессе послегнездовых кочевок поиск кормных мест на равнине значительно более «энергоемок», чем в горах. Очевидно, например, что для подобной откочевки из тайги в лесотундру (Данилов, 1966) птицы вынуждены преодолевать как минимум десятки километров. Иногда исключение в данном случае могут составлять островные и ленточные леса в долинах рек. В горах, покинув лесной пояс и преодолев вверх по склону всего 3-5 км, птицы оказываются на высоте 0,8-1,5 км н.у.м. в условиях горных редколесий и горных тундр. Обилие корма позволяет им держаться здесь достаточно долго, вплоть до начала активного осеннего отлета. Есть, правда, и один явный недостаток в кочевках у горных вершин в конце лета: часто и в первую очередь именно на высоте происходящие резкие похолодания – вплоть до заморозков, обильные снегопады, сопровождаемые штормовыми ветрами. Но эти явления в послегнездовой период уже не имеют критического значения для подвижных и не обремененных территориальными связями птиц. В случае непогоды они всегда беспрепятственно могут спуститься в лесной пояс, где метеообстановка в конце лета – начале осени при всех прочих равных условиях обычно значительно мягче, чем на горных вершинах (Земцова, 1975; Голубчиков, 1996).

С учетом широкого распространения и принципиальной важности обсуждаемого явления складывается парадоксальное впечатление, что в ряде случаев с точки зрения глобальной стратегии экономии энергетических затрат в северотаежной Субарктике для многих птиц более оптимальны горные ландшафты, нежели равнинные. Возможно, в том числе и именно поэтому на территории таких субарктических регионов, как Приполярный Урал и плато Путорана, в горных лесах показатели обилия птиц выше, чем в лесах на сопредельных равнинах (Естафьев, 1977, 1981; Романов, 1996, 2003 а, Рогачева и др., 2008).

Послегнездовые кочевки имеют также еще одно принципиально важное значение в жизни воробьинообразных птиц, особенно – осваивающих горно-субарктические ландшафты. Дело в том, что в послегнездовой период у многих перелетных видов этой группы определяется выбор района будущего гнездования. Происходит «запечатление и образование связи» с территорией будущего гнездования (Lohrl, 1959; Catchpole, 1972; Ralph, Mewaldt, 1975; Berndt, Winkel, 1979; Рыжановский, 1997) и, более того, с гнездовым биотопом (Brewer, Harrison, 1975). Тем самым послегнездовые кочевки могут влиять на формирование и динамику фауны и населения птиц в горах Субарктики.

У воробьиных птиц запечатление района будущего гнездования осуществляется в период послегнездовых кочевок в определенном возрасте. Специальные исследования в Уральской Субарктике показали, что у весничек и таловок этот возраст ограничен 26-30 днями, у варакушки и овсянки-крошки 26-40 днями, у теньковки, сибирской завирушки, белобровика 40-60 днями (Рыжановский, 1997). Календарные даты большинства фенологических явлений в горах Азиатской Субарктики весьма схожи (Атлас СССР, 1983; Голубчиков, 1996, Географический атлас России, 1998). Поэтому сопоставляя эти данные со сроками гнездования и послегнездовыми явлениями в жизни птиц лесных ландшафтов плато Путорана, обнаружим, что именно в эти сроки (1-25 августа) происходят наиболее массовые и активные кочевки, охватывающие не только лесной, но и подгольцовый и гольцовый пояса. Массовый и очень быстрый подъем выводков из горно-лесного пояса в вышележащие высотные пояса позволяет многим молодым птицам успешно «запечатлеть» инородный ландшафт горного редколесья или тундры как образ потенциально возможного района гнездования. Молодым птицам из равнинных северо-таежных районов в случае послегнездовых кочевок в сторону лесотундры приходится преодолевать значительно большие расстояния и затрачивать намного больше времени на это перемещение. Логично предположить, что большинство молодых птиц из равнинных лесов достигают лесотундры уже (или почти) по истечении периода формирования связи с будущей территорией гнездования, успешно «запечатлев» по пути ландшафт северной тайги.

Мы не исключаем, что следствием этого может быть своеобразная и широко распространенная закономерность – весьма высокая доля особей в популяциях некоторых мелких воробьиных гор Субарктики, ежегодно успешно гнездящихся не только в нижней части лесного пояса, но и у верхних пределов распространения лесной растительности. Местами там формируются достаточно богатые (по видовому составу) сообщества птиц, образующие полосу с весьма высоким суммарным обилием. Выявлено, что ряд видов, характерных для лесных ландшафтов и гнездящихся преимущественно в самой нижней части лесного пояса, образует четко

выраженный второй «верхний эшелон» расселения в более высоко расположенных уровнях высотного профиля: в пределах подгольцового и верхней части лесного поясов (Романов, 1996, 2003 а, 2006 б, в; Романов и др., 2007). В юго-западных частях плато Путорана выявленные закономерности подтверждаются следующими примерами. В бассейне одной из крупнейших рек региона – Курейки, весничка и варакушка населяют пойменные опушки и прибрежные заросли кустарников в нижней части лесного пояса и заросли кустарников в подгольцовом поясе. Сибирская завирушка и синехвостка характерны для пойменных, высокоствольных, густых лесов с обильным подлеском в нижней части лесного пояса и самой верхней полосы распространения древесной растительности, граничащей с подгольцами. Указанные виды почти (или абсолютно) не встречаются в обширной средней части лесного пояса, занимающей склоны плато. Бурый дрозд, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка хотя и населяют преимущественно нижнюю половину лесного пояса, а с высотой их обилие постепенно сокращается, тем не менее они гнездятся вплоть до верхней границы лесного пояса. Таловка и вьюрок распространены в лесах на склонах плато более или менее равномерно, а показатели их обилия в склоновых лесах лишь не намного уступают показателям обилия в лесах у подножия склонов. Однако, на значительных по протяженности частях долины р.Курейки прослеживается четкая закономерность вертикального распределения таловки и вьюрка по склону: максимальная их численность регистрируется в нижней и верхней трети лесного пояса и значительно ниже – в средней (Романов и др., 2007).

Полагаем, что наряду с некоторыми экологическими факторами внешней среды (например, эффект повышения биологического разнообразия на границе двух различных природно-территориальных комплексов), привлекающих птиц в гнездовые биотопы подгольцового и верхней части лесного поясов, немаловажное значение имеет опыт «запечатления» ими этих горных ландшафтов в период послегнездовых кочевок первого года жизни. Возможно, именно этим обстоятельством объясняется формирование второй верхней полосы расселения у сибирской завирушки, таловки, варакушки и вьюрка, а также повсеместное гнездование (хотя и в небольшом количестве) в верхней части лесного пояса бурого дрозда, обыкновенной чечетки и овсянки-крошки.

Глава 6. Современное состояние авифауны гор Азиатской Субарктики как отражение закономерностей ее формирования и динамики

6.1. Таксономическая структура авифауны гор Азиатской Субарктики; региональные фаунистические различия

В России по показателю авифаунистического разнообразия выделяются Кавказ, горы юга Сибири, Приморье, а для некоторых групп птиц – западные районы страны или полуостров Чукотка (Информационные ресурсы «Национальной стратегии и плана действий по сохранению биоразнообразия России» – сайт: *http://www.sci.aha.ru/biodiv/npd/ind1.htm)*. В противоположность этому, огромные внутренние территории Северной Азии от Урала до Корякского нагорья отличаются относительной бедностью своих фаун. В частности, видовая обедненность по сравнению с остальными таежными областями признана основной особенностью авифауны лесной области Северо-Восточной Сибири. Это отличает ее не только от авифаун тех же широт в тайге Западной Палеарктики, но и от авифауны североамерикан-

Таблица 47. Число видов в авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Показатели	Полярный и Приполярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Общее число зарегистрированных видов в регионе	171	187	95	158	177/161	162/13
2	Суммарное число гнездящихся и вероятно гнездящихся видов в регионе	129	137	77	130	133	107
3	Доля гнездящихся видов в регионе от всей фауны региона (в %)	75	73	81	82	75/82	66/77
4	Представленность гнездящихся в каждом регионе видов от общего числа гнездящихся в ГАС (в %)	65	69	39	66	67	54

Примечание: в числителе – общее количество видов с учетом морских птиц, в знаменателе – без морских птиц; здесь и в прочих разделах работы авифауна Колымского и Корякского нагорий анализируется без учета морских птиц.

ской тайги (Gabrielson, Lincoln, 1959; Godfrey, 1966; Кищинский, 1988). При этом, говоря об авифауне этой обширной материковой части суши, можно констатировать, что она, несомненно, имеет свои характерные особенности, отличаясь определенной качественной оригинальностью орнитологических комплексов и прежде всего в горных странах, образующих цепь гор Азиатской Субарктики.

В авифаунах горных систем Азиатской Субарктики общее число зарегистрированных видов птиц различного статуса пребывания насчитывает 95-187, а гнездящихся и вероятно гнездящихся видов – 77-137 (табл. 47). Доля гнездящихся (и вероятно гнездящихся) видов составляет в авифауне рассматриваемых регионов от 73% до 82%. Гнездовая авифауна всех регионов кроме, Анабарского плато (занимающего наиболее высокоширотное положение), содержит более 100 видов птиц.

Закономерно, что на фоне видового разнообразия гнездовой авифауны, насчитывающей около 130 видов птиц в большинстве регионов, самые низкие его показатели характерны для двух регионов: Анабарского плато и Корякского нагорья. Именно для них характерны также наименьшие показатели уровня представленности общей гнездовой авифауны ГАС. Оба региона (хотя и расположены в разных широтах) имеют экстремальные физико-географические условия внешней среды, выражающиеся прежде всего в особенностях господствующего типа растительности. Регионы находятся на северном пределе широтных границ распространения древесной растительности, которая в значительной мере фрагментирована и представлена главным образом отдельными относительно небольшими по площади участками редколесий или зарослями стлаников (Голубчиков, 1996; Куваев, 2006).

Следует обратить особое внимание на показатели уровня представленности общей гнездовой авифауны ГАС в гнездовой авифауне каждого рассматриваемого региона (табл. 47). Прослеживаются следующие закономерности. Почти во всех горных регионах Азиатской Субарктики, кроме двух из них, наиболее бедных в фаунистическом отношении, этот показатель находится приблизительно на одном уровне, составляя 65-69%. Данные цифры свидетельствуют о том, что в большинстве регионов основную часть гнездовой авифауны слагают виды, входящие как в региональный, так и в общий список птиц, гнездящихся в горах Азиатской Субарктики. Это указывает на очевидное качественное сходство авифаун отдельных регионов между собой и, следовательно, на вполне определенную однородность общей авифауны ГАС. В то же время в каждой из обсуждаемых региональных авифаун отсутствует почти треть (31-35%) видов, формирующих общую авифауну ГАС, что свидетельствует об имеющихся авифаунистических отличиях в рамках рассматриваемой нами цепи гор. Именно эти птицы определяют специфику региональных авифаун и, соответственно, зоогеографические закономерности.

Гнездовая авифауна гор Азиатской Субарктики насчитывает 197 видов. Экстремальные условия внешней среды и в первую очередь долгая и суровая зима (Сузюмова, 1976) обусловили то, что основное ядро гнездовой авифауны ГАС составляют перелетные виды птиц – 87,3 % (n=172). Намного меньше оседло-кочующих и частично зимующих видов – 12,7 % (n=25). В горах Юга Палеарктики, расположенных южнее цепи ГАС, доля перелетных видов несколько уменьшается, а число зимующих видов птиц увеличивается. Так, например, в пределах Алтай-Саянского экорегиона, по данным А.А. Баранова (2007), перелетные виды составляют – 68,2 % (212 видов) гнездовой авифауны, оседло-кочующие и частично зимующие – 31,8 %

Таблица 48. Таксономическая структура гнездовых авифаун гор Азиатской Субарктики, число видов

№	Отряды	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	1	3	1	2	3	2	3
2	Поганкообразные	–	–	–	1	1	1	1
3	Гусеобразные	15	23	13	17	20	17	27
4	Соколообразные	13	12	5	12	13	10	15
5	Курообразные	5	4	3	4	4	2	6
6	Ржанкообразные	23	26	20	28	22	24	41
	в т. ч.:							
	кулики	18	21	17	23	19	19	34
	чайковые	5	5	3	5	3	5	7
7	Кукушкообразные	2	2	–	2	2	2	2
8	Совообразные	4	3	–	5	5	3	5
9	Стрижеобразные	–	1	–	1	1	1	1
10	Дятлообразные	3	4	1	3	3	2	5
11	Воробьинообразные	63	59	34	55	59	43	91
	Итого	**129**	**137**	**77**	**130**	**133**	**107**	**197**

(99 видов). Данная закономерность отличает авифауну абсолютно всех гор Азиатской Субарктики как от авифауны отдельных гор Южной Палеарктики, так и от авифауны всего горного Палеарктического пояса в целом.

Видовой состав гнездовой авифауны ГАС, с учетом господствующих суровых экологических условий, достаточно разнообразен. Из 657 видов птиц гнездящихся в России (Степанян, 1990, 2003; Коблик и др., 2006), в горах Азиатской Субарктики гнездится (или вероятно гнездится) 197 видов, что составляет около 30% от гнездовой авифауны России. В горных странах, расположенных южнее ГАС и представляющих восточный отрезок пояса гор Юга Палеарктики, гнездовая авифауна закономерно богаче. В пределах Алтай-Саянского экорегиона гнездится 311 видов птиц (Баранов, 2007), что составляет около 47% гнездовой авифауны России. В Хингано-Буреинском нагорье гнездится 187 видов птиц (Бисеров, 2006), что составляет около 28% гнездовой авифауны России. Это несколько беднее, чем авифауна ГАС в целом, но намного богаче авифауны любой горной страны Азиатской Субарктики, взятой в отдельности.

Таксономическая структура гнездовой авифауны ГАС соответствует зональным и ландшафтным особенностям рассматриваемой части Азии с доминированием отрядов, характерных для бореального и гипоарктического поясов Палеарктики (табл. 48, 49).

Все гнездящиеся (и вероятно гнездящиеся) в горах Азиатской Субарктики виды принадлежат 11 отрядам (табл. 48, 49). Качественно наиболее разнообразен от-

Таблица 49. Соотношение таксономических групп в гнездовых авифаунах гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Отряды	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гагарообразные	0,8	2,2	1,3	1,5	2,2	1,8	1,5
2	Поганкообразные	0	0	0	0,7	0,7	0,9	0,5
3	Гусеобразные	11,6	16,8	16,9	13,1	15	15,9	13,7
4	Соколообразные	10,1	8,7	6,5	9,2	9,8	9,3	7,6
5	Курообразные	3,9	2,9	3,9	3,1	3,0	1,8	3,0
6	Ржанкообразные	17,8	19,8	25,9	21,5	16,5	22,4	20,8
	в т. ч.:							
	кулики	13,9	15,3	22,1	17,7	14,3	17,7	17,3
	чайковые	3,9	3,7	3,8	3,8	2,2	4,7	3,5
7	Кукушкообразные	1,5	1,5	0	1,5	1,5	1,8	1,0
8	Совообразные	3,1	2,2	0	3,8	3,7	2,8	2,5
9	Стрижеобразные	0	0,7	0	0,7	0,7	0,9	0,5
10	Дятлообразные	2,3	2,9	1,3	2,3	2,2	1,8	2,5
11	Воробьинообразные	48,9	43,1	44,2	42,6	44,7	40,6	46,4
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

ряд воробьинообразных (Passeriformes), представленный 91 видом, что составляет 46,4 % всей авифауны ГАС. Далее по степени значимости следуют ржанкообразные (Charadriiformes), включающие 41 вид – 20,8%, гусеобразные (Anseriformes) (27 видов) – 13,7 %, соколообразные (Falconiformes) (15 видов) – 7,6 %. Остальные 23 вида, принадлежащие 7 отрядам птиц, составляют вместе лишь 11,5 % от общего числа видов.

Представители всех 11 отрядов, формирующих общую гнездовую авифауну ГАС, входят в состав региональных гнездовых авифаун всех трех самых восточных горных систем Азиатской Субарктики: Верхоянского хребта, хребта Черского, Колымского нагорья и Корякского нагорья (табл. 48, 49, 50). Интересно, что в последнем регионе достаточно высокое таксономическое разнообразие местной авифауны сохраняется, несмотря на ее относительно небогатый видовой состав.

Таксономический состав авифауны плато Путорана обеднен на один отряд (поганкообразных), Приполярного и Полярного Урала – на два отряда (поганкообразных и стрижеобразных). Таксономический состав авифауны Анабарского плато, лежащего в пределах распространения самых северных в мире лесов и редколесий, редуцирован наиболее существенно и представлен лишь семью отрядами (табл. 48, 50).

Как и авифауну цепи гор Азиатской Субарктики в целом, авифауну всех рассматриваемых ее частей формируют в основном представители четырех отрядов: гусеобразных, соколообразных, ржанкообразных, воробьинообразных. Суммарно на их долю в различных горных системах приходится от 86,0 % до 93,5 %, а в целом в

ГАС – 88,5% всех гнездящихся и вероятно гнездящихся видов. Данные таблицы 49 показывают, что таксономическая структура гнездовой авифауны и пропорции соотношений удельного веса различных отрядов (в %) в общем сохраняются на всем протяжении пояса ГАС от Приполярного Урала до Корякского нагорья. Данная закономерность свидетельствует в пользу значительной однородности таксономической структуры гнездовой авифауны гор Азиатской Субарктики. Достаточно целостную картину таксономической структуры авифауны ГАС не нарушает даже несколько повышенный удельный вес (в %) отдельных отрядов, например, воробьинообразных на Приполярном Урале или ржанкообразных на Анабарском плато (табл. 49).

Таксономическая структура авифауны цепи гор Азиатской Субарктики закономерно изменяется к северу и югу от нее. В качестве модельных регионов, где демонстрируется суть этих закономерных широтных изменений, выбраны полоса суши ограниченная 90-м и 100-м меридианами, а также территории, простирающиеся вдоль 132-135-го меридианов. За точки отсчета приняты авифауны плато Путорана, хребтов Верхоянского и Черского. Проведено их сравнение с авифаунами, соответственно, Таймыра и Алтай-Саянского экорегиона и – авифаунами Северной Якутии и Хингано-Буреинского нагорья.

Все виды птиц, отмеченные на Таймыре, плато Путорана и Алтай-Саянском экорегионе, принадлежат, соответственно, 7, 13 и 19 отрядам (Nowak, Pavlov, 1995; Hötker, 1995; Романов, 2006 д; Баранов, 2007). Очевидна тенденция уменьшения таксономического разнообразия на уровне отрядов с продвижением в северном направлении, что является проявлением общезональной закономерности. При этом, несмотря на существенные различия в специфике авифаун указанных регионов, их основу формируют представители четырех отрядов: гусеобразных, соколообразных, ржанкообразных, воробьинообразных. Суммарно на их долю на плато Путорана приходится 85% отмеченных видов (табл. 51). Севернее Путорана, на Таймыре, эта доля еще более возрастает (до 90%), а южнее, в Алтай-Саянском экорегионе, несколько сокращается (до 81%). Аналогичная закономерность увеличения к северу от одного из регионов

Таблица 50. Представленность таксономических групп в гнездовых авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Показатели	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Число отрядов, представители которых гнездятся или вероятно гнездятся в регионе	9	10	7	11	11	11
2	Представленность отрядов в каждом регионе от общего числа отрядов в ГАС (в %)	82	91	64	100	100	100

Таблица 51. Доля видов (%) из 4-х отрядов, формирующих основу авифауны между 90-м и 100-м меридианами

Регион и широты, в которых он расположен	Воробьино-образные	Ржанко-образные	Гусе-образные	Соколо-образные	Суммарно на 4 отряда в региональной авифауне
Таймыр (72°00'-77°00' с.ш.)	35	32	17	6	90
Плато Путорана (67°00'-71°00' с.ш.)	39	25	14	7	85
Алтай-Саянский экорегион (49°00'-54°00' с.ш.)	46	18	8	9	81

Таблица 52. Доля видов (%), из 4-х отрядов, формирующих основу авифауны между 132-м и 135-м меридианами

Регион и широты, в которых он расположен	Воробьино-образные	Ржанко-образные	Гусе-образные	Соколо-образные	Суммарно на 4 отряда в региональной авифауне
Хребет Кулар (68°00'-70°00' с.ш.)	40	28	16	5	89
Хребты Верхоянский и Черского (65°00'-68°00' с.ш.)	42	21	13	9	85
Хингано-Буреинское нагорье (49°00'-51°00' с.ш.)	53	7	9	10	79

ГАС (плато Путорана) и сокращения – к югу от него прослеживается в доле участия гусеобразных и ржанкообразных. Напротив, вектор изменения доли участия воробьинообразных и соколообразных имеет обратное направление (табл. 51).

Все виды птиц, отмеченные в Северной Якутии, в хребтах Верхоянском и Черского и Хингано-Буреинском нагорье, принадлежат, соответственно, 11, 12 и 18 отрядам (Воробьев, 1963; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Борисов и др., 1996, 2007;

Бисеров, 2006). Очевидна тенденция уменьшения таксономического разнообразия на уровне отрядов с продвижением в северном направлении, что является проявлением общезональной закономерности. При этом, несмотря на существенные различия в специфике авифаун указанных регионов, их основу формируют представители четырех отрядов: гусеобразных, соколообразных, ржанкообразных, воробьинообразных. Суммарно на их долю в хребтах Верхоянского и Черского приходится 85% отмеченных видов (табл. 52).

В более северных частях Якутии, на хребте Кулар и сопредельных предгорьях, эта доля еще более возрастает (до 89%), а южнее, в Хингано-Буреинском нагорье, несколько сокращается (до 79%). Аналогичная закономерность увеличения к северу от одного из регионов ГАС (хребтов Верхоянского и Черского) и сокращения – к югу прослеживается в доле участия гусеобразных и ржанкообразных. Напротив, вектор изменения доли участия воробьинообразных и соколообразных имеет обратное направление (табл. 52).

Приведенные данные (табл. 51, 52) указывают, с одной стороны, на некоторые общие особенности таксономической структуры авифаун крупных регионов Палеарктики в целом. С другой стороны – демонстрируют: 1 – закономерности широтных отличий в соотношении таксономических групп, 2 – векторов широтного изменения их удельного веса в авифаунах обширных частей азиатской суши. Таков общий «фон» формирования авифауны гор Азиатской Субарктики.

6.2. Широтная и меридиональная дифференциация авифауны гор Азиатской Субарктики

Общие закономерности изменения авифауны ГАС в широтном направлении выявлены путем сравнения региональных авифаун. Региональной авифауной мы называем совокупность видов птиц достаточно крупных территорий (в нашем случае – горных стран), включающих наиболее характерные элементы ландшафтов всех высотных поясов, а также внепоясных ландшафтов речных и озерных долин. Всего проанализировано 6 региональных авифаун (табл. 1, 2, 3, 4 приложения). Все они соответствуют различным секторам Азиатской Субарктики, границы которой были обозначены во введении и главе 3. Рассмотрим видовое богатство авифаун в широтном направлении от Приполярного и Полярного Урала до Корякского нагорья.

Общее для всей Палеарктики правило – сокращение видового разнообразия в направлении с запада на восток в пределах Азиатской Субарктики – в целом сохраняется, хотя местами претерпевает некоторые изменения. Совершенно определенно и однозначно это правило проявляется при сравнении гнездовых авифаун равнин сопредельных с рассматриваемыми модельными горными регионами: Уралом, плато Путорана, горами Якутии (табл. 53). Проведенное сравнение репрезентативно, так как авифауна интересующих нас обширных равнинных территорий в целом хорошо изучена (Воробьев, 1963; Портенко, 1972, 1973; Андреев, 1974; Гынгазов, Миловидов, 1977; Кречмар и др., 1978, 1991; Естафьев, 1981; 1999; 2005; Вартапетов, 1984; Данилов и др., 1984; Борисов, 1987; Деметриадес, 1988; Кищинский, 1988; Лабутин и др., 1988; Ларионов и др., 1991; Nowak, Pavlov, 1995; Hötker, 1995; Фауна европейского Северо-Востока России.., 1995, 1999; Рябицев, 2001; Равкин, Равкин, 2005; Рогачева и др., 2008).

Таблица 53. Гнездовые авифауны равнин, сопредельных с некоторыми горными регионами Азиатской Субарктики

№	Показатели / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Горы Якутии
1	Число видов в авифаунах сопредельных равнин	176	165	145

В авифаунах равнин, сопредельных с Уралом, видовое разнообразие достигает 176 видов. Далее к востоку от Урала оно сокращается, составляя уже в районе плато Путорана 165 видов. В еще более восточных районах Азиатской Субарктики, на равнинах, сопредельных с горами Якутии, оно уже не превышает 145 видов. Таким образом, на первом отрезке («Урал-Путорана») длиной 1600 км видовое разнообразие сокращается на 6%, а на следующем («Урал-Якутия») длиной более 3000 км – уже на 18%.

Что же касается непосредственно горных регионов Азиатской Субарктики, то тенденции изменения видового богатства их авифаун в широтном направлении не столь однозначны и не вполне укладываются в общую схему, приведенную выше. Анабарское плато, занимающее в цепи ГАС наиболее высокоширотное положение и потому имеющее самый бедный видовой состав авифауны, нарушает непрерывность поступательного сокращения видового разнообразия с запада на восток. Анализ авифаун сменяющих друг друга в восточном направлении ГАС без Анабара, позволяет выявить более четкие закономерности.

Во-первых, в горных районах Азиатской Субарктики, в отличие от равнин, центр относительного видового разнообразия смещен восточнее Урала и расположен на плато Путорана (табл. 47). К западу в сторону Приполярного и Полярного Урала видовое разнообразие авифауны в целом снижается приблизительно на 10%, а гнездовой – на 6%. К востоку, в сторону Верхоянья, хребта Черского и Колымского нагорья видовое разнообразие авифауны в целом снижается приблизительно на 15%, гнездовой – на 3-5%, а в самых восточных горах Азиатской Субарктики, Корякском нагорье, соответственно, – на 26% и 22% (табл. 47). Аналогичным образом с запада на восток видовое разнообразие сокращается в горных системах Южной Сибири к востоку от Алтая в сторону Витимского нагорья приблизительно на 32% (Бисеров, 2006). Однако, восточнее поступательный характер этого сокращения прерывается в горах Дальнего Востока (Хингано-Буреинском нагорье и северных отрогах Сихотэ-Алиня), что является следствием тесного контакта в этом регионе сибирской и китайской авифауны. И тем не менее, абсолютные показатели видового разнообразия авифаун Хингано-Буреинского нагорья и Северного Сихотэ-Алиня все же ниже алтайских показателей, соответственно, – на 8 и 24% (Бисеров, 2006).

Во-вторых, несмотря на выявленную в цепи ГАС общую тенденцию сокращения видового разнообразия с запада на восток, в целом оно в большинстве регио-

нов, за исключением Анабарского плато и Корякского нагорья, меняется незначительно, сохраняя свои абсолютные показатели приблизительно на уровне одного порядка величин (129-137 видов). Это принципиально отличает авифауны горных районов Азиатской Субарктики от равнинных.

В-третьих, центры видового разнообразия как в ГАС (Путорана), так и в горах Южной Сибири (Алтай-Саянский экорегион) проецируются на меридиональный внутриконтинентальный трансект по 90-100° в.д. Анализ причин повышенного видового разнообразия на юге этого трансекта в Алтай-Саянском экорегионе лежит за пределами задач нашей работы и уже подробно проведен в работе А.А. Баранова (2007). Повышенное видовое разнообразие авифауны плато Путорана соответствует особенностям его физико-географического положения. К ним мы относим расположение Путорана: 1 – в пределах зоны ледникового разрыва авифаунистических комплексов и ареалов видов (с последующим процессом восстановления их контакта), 2 – в пределах современной Енисейской зоогеографической границы, 3 – у северо-восточных окраин обширной территории с древним континентальным развитием авифауны восточно-сибирского типа, достаточно однородной авифауны (о чем подробно сказано ниже), которая в периоды плейстоценовых оледенений претерпела менее катастрофичные перестройки и потому, скорее всего, в первую очередь поставлявшая виды в район плато Путорана при отступлении ледниковых и перигляциальных ландшафтов (Караваев, 1955; Нейштадт, 1954, 1957; Хотинский, 1977; Савина, 1986; Андреев и др., 1989; Томская, 1989). Повышенное видовое разнообразие авифауны на меридиональном трансекте по 90-100° в.д. полностью согласуется с аналогичными данными по териофауне. Анализ распространения млекопитающих тайги показал наличие самостоятельного и специфичного таежного фаунистического комплекса, сохраняющего единство на всем протяжении таежной зоны Евразии и имеющего один современный центр в области Средне-Сибирского плоскогорья и Алтая (Кулик, 1972, 1973; Чернов, 1975).

Все многообразие ландшафтных элементов Средней Сибири и формирование Енисейской биогеографической границы двух подобластей Палеарктики уходят в глубь третичного времени и связано с процессами трансгрессии и регрессии моря, поднятий земной коры, оледенениями, повторяющимися многократно с плиоцена до настоящего времени. Однако современный облик и состав авифауны Енисейской биогеографической границы и в том числе плато Путорана в значительной степени определила ледниковая эпоха четвертичного периода (Рогачева, 1987, 1988; Рогачева и др., 2008).

На формировании современного состояния биоразнообразия плато Путорана, и в целом Средней Сибири, самым существенным образом сказались глобальные разрывы (дизъюнкции) или «деформации» ареалов в Северной Азии, связанные с оледенением. Корни азиатской фауны в смысле происхождения и процессы формообразования уходят далеко вглубь третичного времени, но сложилась она в четвертичное время, и ледниковая эпоха в значительной мере определила ее облик и состав (Баранов, 2003, 2006, 2007). Еще в большей мере она отразилась на распространении здесь животных, создав, в частности, несколько типов разрывов, которые можно объединить под общим названием ледниковых. Самыми распространенными типами ледниковых разрывов в Средней Сибири являются – арктическо-альпийский, высокогорно-предгорный и европейско-восточноазиатский (Ба-

ранов, 2007). Последний, по нашему мнению, оказался наиболее важен для поддержания повышенного видового богатства авифауны Путорана в широтном ряду гор Азиатской Субарктики. Европейско-восточноазиатский разрыв в ареалах многих птиц возник в результате оледенения, которое разорвало западную и восточную части Северной Азии по Енисейскому меридиану. В деталях ареалы видов с разрывом этого типа отличаются, но сущность их одинакова и заключается в том, что вид, распространенный в Европе, отсутствует на большей части Сибири и вновь встречается на Дальнем Востоке и на территории Восточной Сибири. Подробно подобные явления для территорий, простирающихся южнее гор Азиатской Субарктики, проанализированы в работах Е.Н. Матюшкина (1976) и А.А. Баранова (2007). Классическим примером этого типа разрывов является *Spinus spinus* – типичный вид для Европы, который отсутствовал до последнего времени по всей Сибири, а на крайнем востоке Азии имел вторую часть популяций. Известные части обеих областей являются местами сохранения доледниковых форм. Такие формы образовались из некогда сплошных зональных видов путем разрыва наступавшими льдами (Баранов, 2007). Это подтверждается находками в плейстоценовых и голоценовых отложениях Приенисейской Сибири, таких видов, как *Spinus spinus, Larus minutus*, имевших дизъюнктивный ареал еще в середине XX века, *Fringilla coelebs u Gallinula chloropus*, ареалы которых в голоцене были значительно шире современных (Баранов, 2007). Подобное распространение имели и еще имеют многие виды птиц (*Chlidonias leucopterus, Acrocephalus arundinaceus, Podiceps grisegena* и др.). Е.Н. Матюшкин (1976) указывает на существование европейско-восточноазиатского разрыва в 32-х семействах птиц. В истории фауны Палеарктики разрывы рассматриваемого типа были не частным и, тем более, не уникальным явлением. Проступают контуры грандиозного раскола авифаунистических комплексов с «оттеканием» их от центра континента к его западной и восточной окраинам. У большинства таких видов область разрыва очень широка и значительно превышает размер ареала (Баранов, 2007).

Оледенение, распространявшееся клином на территории Средней Сибири примерно до хребта Танну-Ола (здесь располагалась перигляциальная зона), разорвало западную и восточную части Северной Азии по Енисейскому меридиану (Баранов, 2007). Это обстоятельство, как основная причина возникновения Енисейской биогеографической границы, и ее влияние на формирование ареалов птиц, рассматривалось в целом ряде работ (Сушкин, 1914, 1925; Johansen, 1955; Матюшкин, 1976; Рогачева, 1988; Баранов, 2003; 2006; 2007; Рогачева и др., 2008). Данные процессы играли огромную роль в образовании длительных территориальных изолятов, влияющих на активную дивергенцию и интенсивные процессы формообразования птиц в четвертичный период в пределах Палеарктики (Баранов, 2007). В этом – основная историческая причина повышенного видового разнообразия авифауны в пределах Енисейской биогеографической границы в целом, и на плато Путорана – в частности.

При образовании европейско-восточноазиатского разрыва плато Путорана оказалось в центральной его области (Матюшкин, 1976, Баранов, 2007). Логично предположить, что именно в этой области шел процесс непосредственного разделения (разрыва) авифауны и ареалов отдельных видов, и формирование ледниковыми ландшафтами эффективной изоляции западных и восточных ави-

фаунистических комплексов. Плато Путорана в период оледенения оказалось на «водоразделе» обширных частей суши, где в силу длительной изоляции стали образовываться новые формы, а, следовательно, стала увеличиваться специфика западных и восточных авифаун в целом. По мере разрушения ледниковых покровов и сокращения площади перигляциальных ландшафтов, область разрыва и изоляции постепенно сокращалась, и плато Путорана снова оказалось на рубеже, но уже не разрыва, а восстановленного контакта авифаун, автономно развивавшихся к западу и востоку от существовавшего ледникового «клина». На плато Путорана произошло восстановление контакта ландшафтов и авифауны бореального и бореально-гипоарктического типа. Для подавляющего большинства видов разорванных авифаун этот процесс, вероятно, завершился в конце плейстоцена – начале голоцена (Баранов, 2007). Причем региональные авифауны в областях восстановления непосредственного контакта и взаимосвязей между западными и восточными авифаунами, длительный период разделенными ледниками (в том числе и на Путорана), оказались обогащены рядом новых форм, возникшими в условиях изоляции. Таким образом, этот процесс послужил основной предпосылкой относительно более высокого видового (и подвидового) разнообразия современной авифауны плато Путорана в пределах цепи гор Азиатской Субарктики.

Южнее гор Азиатской Субарктики в настоящее время ряд видов, имеющих европейско-восточноазиатский разрыв ареала, обнаруживают тенденции к объединению дизъюнкций и осваивают некогда утраченные территории (Баранов, 2007). При этом, они уже успели распространиться (иногда довольно значительно), вторично заняв часть своего прежнего ареала, нередко уже в области, бывшие непосредственно под ледником в моменты его максимального развития (*Podiceps grisegena, Rallus aquaticus, Tringa stagnatilis, Larus minutus, Chlidonias leucopterus, Acrocephalus arundinaceus, Spinus spinus*). Некоторые виды (*Gallinula chloropus, Fringilla coelebs* и др.), имевшие до оледенения ареалы значительно шире и сократившие их в период ледникового времени, не образовав разрывов, в настоящее время очень быстро расселяются на свои исконные территории (Баранов, 2007). При этом, имеются исследования, указывающие на то, что процесс расселения видов происходит на фоне поступательного смещения в северном направлении границ природных зон (Харук и др., 2004; Loarie et al., 2009).

Аналогичный процесс возможно предположить для ряда видов, имеющих в пределах средней части цепи ГАС (Путорана, Якутия) хорошо заметный «южный прогиб» северной границы ареалов (широконоска, луток, чеглок, обыкновенная пустельга, озерная чайка, филин, пестрый и малый пестрый дятлы, пятнистый конек, оляпка, зеленая пеночка, обыкновенный снегирь, овсянка-ремез, дубровник). Мы также склонны рассматривать этот «прогиб» как отражение распространения в прошлом ледников и перигляциальных ландшафтов, оттеснивших эти виды к югу. Крайне недостаточный объем наблюдений не позволяет сделать какие-либо достоверные выводы о стабильности или динамике северных границ их ареалов. Не исключено, что специальное исследование этого вопроса может также подтвердить расселение этих видов на север и восстановление доледниковых ареалов. В пользу этого предположения говорят, например, регистрации первых единичных фактов гнездования на территории Путорана обыкновенной пустельги, зеленой пеночки, овсянки-ремеза лишь в период 2006-2007 гг. (Романов, 2006 б, в, 2007 б,

2009 б; Романов, Голубев, 2007), чего не было известно в предыдущие десятилетия. Сложность объективности выявления такого рода расселения сопряжена с тем, что отсутствие регистрации встреч этих и других указанных видов в прошлые десятилетия может объясняться не столько их полным отсутствием в регионе, сколько их крайней малочисленностью (Романов, 1996).

Современная Енисейская зоогеографическая граница не линейна, а занимает обширную переходную область, включающую западные окраины Среднесибирского плоскогорья, долину Енисея и прилегающие к ней части его левобережья (Рогачева, 1987, 1988; Рогачева и др., 2008). Сибирь в области Енисея представляет собой область стыка двух совершенно различных в историко-геологическом отношении физико-географических стран: равнинной Западной Сибири, которая еще в третичное время была дном моря, и древнейшей полугорной Центральной Сибири. Заенисейская Сибирь, включая территории современных Алтая и плато Путорана, вместе с современным Китаем и восточной частью Центральной Азии в начале третичного периода была частью гигантского древнего Ангаро-Китайского материка. Современная Енисейская фаунистическая и зоогеографическая граница – в значительной мере граница экологическая (Johansen, 1955; Рогачева, 1987, 1988; Рогачева и др., 2008). Этот важнейший меридиональный зоогеографический рубеж, возникший в результате различий в геологической истории Западной Сибири, Среднесибирского плоскогорья и гор Южной Сибири, проходит через все природные зоны Северной Азии, от арктических тундр Таймыра до Монголии. Плато Путорана расположено в восточной части северной половины Енисейской границы, в пределах достаточно монолитной полосы северной тайги, представляющей, по мнению Э.В. Рогачевой (1988), хорошо выраженный экологический барьер. При этом, своеобразное пограничное положение плато между темнохвойной западно-сибирской тайгой и светлохвойной тайгой Средней и Восточной Сибири обусловливает не только переходный характер путоранской авифауны, но и ее повышенное видовое богатство. Это проявляется в том, что в отличие от авифауны других гор Азиатской Субарктики в ее состав одновременно входят виды и подвиды, являющиеся типичными представителями различных орнитокомплексов (причем не только таежных, но и тундровых), господствующих западнее или восточнее Енисейской зоогеографической границы и не распространяющихся далее от нее. Так, например, на плато Путорана встречаются золотистая ржанка, серая ворона, камышевка-барсучок, серая мухоловка, находящие в обследованном нами регионе восточный предел своего распространения. В противоположность этой группе видов такие птицы, как клоктун, горбоносый турпан, азиатская бурокрылая ржанка, сибирский пепельный улит, кроншнеп-малютка, белопоясничный стриж, американский конек, сибирский жулан, соловей-свистун, черная ворона, дрозды сибирский и Науманна, бурый дрозд, сибирская чечевица не проникают западнее Енисейской зоогеографической границы, а территория плато Путорана составляет часть западной периферии их ареала. Последних видов в путоранской орнитофауне несколько больше, чем тех, которые проникают на территорию плато с запада (Романов, 1996; 2003 а, 2006 а, б, в; Романов и др., 2007). Это свидетельство несомненно более активного влияния на фауну Путорана орнитокомплексов, распространенных восточнее Енисейской зоогеографической границы и самого плато, за счет которых в основном и поддерживается повышенное видовое богатство

авифауны обсуждаемого региона. Кроме этого, у большого числа видов – и западных, и восточных – в районе плато Путорана проходит граница подвидов, имеющих западное и восточное распространение. Таковы воронок *(Delichon urbica urbica (L.) и Delichon urbica lagopoda (Pall.)*, белая трясогузка *(Motacilla alba dukhunensis Sykes и Motacilla alba ocularis Swinh.)*, пеночка-теньковка *(Phylloscopus collybita fulvescens Sever. и Phylloscopus collybita tristis Blyth.)*, зеленая пеночка *(Phylloscopus trochiloides viridanus Blyth и Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus Swinh.)*, щур *(Pinicola enucleator enucleator (L.) и Pinicola enucleator kamtschatkensis (Dub.).* Однако случаев одновременного распространения соответствующих пар подвидов на территории Путорана пока выявлено немного (Романов, 2004 б). Из приведенных выше примеров это доказано только в отношении *Motacilla alba dukhunensis* и *Motacilla alba ocularis* (Романов, 1996). Для теньковки зарегистрирован только восточный подвид *(Phylloscopus collybita tristis Blyth.)*, для щура и в западных, и в восточных районах плато – только западный подвид *(Pinicola enucleator enucleator (L.)*, для воронка – только восточный *(Delichon urbica lagopoda (Pall.).*

Ряд видов в районе плато Путорана образуют переходные формы или гибридные популяции. Примером может служить речная крачка, у которой подвид *Sterna hirundo minussensis Sushk.* занимает промежуточное положение между *Sterna hirundo hirundo L.* и *Sterna hirundo longipennis Nordm* (Рогачева и др., 2008).

Классическим примером пограничной гибридной формы служит ворона. До 1987 г. серая *(Corvus cornix L.)* и черная *(Corvus corone L.)* вороны считались подвидами, а позднее были переведены в ранг самостоятельных видов (Степанян, 1990, 2003). Зона интерградации серой и черной ворон, где регулярно встречаются гибридные особи, охватывает всю территорию Путорана вплоть до его восточных окраин (например, котловина оз. Харпича). Иногда признается, что зона гибридизации в районе плато Путорана существует и у подвидов белой трясогузки (Лисовский, Лисовская, 2002; Рогачева и др., 2008). При этом мы считаем, что в данном регионе гибридизация этих подвидов имеет весьма ограниченные масштабы, а многообразие экологических условий горной местности способствует развитию их наглядно различимой пространственно-биотопической дифференциации (Романов, 1996). Смешанных пар на плато Путорана мы не регистрировали, и все встреченные в 1988-2007 гг. пары белых трясогузок состояли из самок и самцов, принадлежавших к одному подвиду. Более того, в местах совместного обитания выявлены некоторые специфические особенности экологии каждого подвида. Например, в долине р. Аян при общем тяготении птиц обоих подвидов к опушкам лиственничников, *M.a. dukhunensis* имела гнездовые участки и собирала корм на плоских берегах рек и ручьев с зарослями ивняка и ольховника, а *M.a. ocularis* встречалась почти исключительно на песчано-галечниковых обрывах и осыпях речных берегов. В котловине оз. Някшингда в гнездовой период *M.a. ocularis* была значительно многочисленнее *M.a. dukhunensis* в северной ее части, где рельеф имеет наиболее типичные горные черты. Никаких иных различий в местообитаниях обоих подвидов подметить не удалось, а многие гнезда их были расположены абсолютно одинаково: под крышами избушек, в поленницах дров, в углублениях задернованных береговых склонов (Романов, 1996, 2003 а, 2006 б).

Для оценки пространственной (региональной) составляющей в дифференциации авифауны в пределах цепи гор Азиатской Субарктики был проведен анализ

Таблица 54. Число общих видов в авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Горные регионы Азиатской Субарктики	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Приполярный и Полярный Урал	–	99	57	86	85	75
2	Плато Путорана	–	–	71	114	106	89
3	Анабарское плато	–	–	–	67	55	54
4	Горы Якутии	–	–	–	–	112	97
5	Колымское нагорье	–	–	–	–	–	96
6	Корякское нагорье	–	–	–	–	–	–
	Всего видов	**129**	**137**	**77**	**130**	**133**	**107**

Таблица 55. Степень фаунистической общности авифаун гор Азиатской Субарктики (%)

№	Горные регионы Азиатской Субарктики	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Приполярный и Полярный Урал	– –	74 (58)	55 (38)	66 (50)	65 (47)	64 (47)
2	Плато Путорана	– –	– –	66 (50)	85 (74)	78 (63)	72 (56)
3	Анабарское плато	– –	– –	– –	65 (47)	52 (35)	58 (41)
4	Горы Якутии	– –	– –	– –	– –	85 (74)	82 (69)
5	Колымское нагорье	– –	– –	– –	– –	– –	80 (67)
6	Корякское нагорье	–	–	–	–	–	–

Примечание: коэффициент фаунистической общности (КФО), определенный по формуле Серенсена, приведен в таблице без скобок, определенный по формуле Жаккара – приведен в таблице в скобках.

уровней взаимного сходства авифаун всех 6 рассматриваемых регионов (табл. 54, 55). Сходство конкретных авифаун оценивалось по коэффициенту фаунистической общности (КФО), рассчитывавшемуся по формулам Серенсена и Жаккара (Песенко, 1982; Чернов, 1975). В обоих случаях сохранялась полная идентичность пропорций цифровых данных и суть получаемых результатов: выявлялось сходство региональных авифаун по качественному составу и видовому богатству. Дублированный анализ по двум формулам продиктован необходимостью сделать репрезентативным взаимное сравнение наших данных с данными других исследователей, использовавших лишь одну из приведенных формул. Аналогичный подход мы использовали и при исследовании взаимного сходства авифаун гольцовых, подгольцовых и лесных поясов.

Анализ степени общности авифаун гор Азиатской Субарктики выявил следующие закономерности.

1. В целом между авифаунами всех гор Азиатской Субарктики уровень взаимного сходства достаточно высок.

2. Максимальное сходство авифауна каждого из горных регионов Азиатской Субарктики проявляет с авифаунами ближайших в широтном направлении соседних регионов; с авифаунами более удаленных в широтном направлении регионов уровень сходства поступательно уменьшается. Эта закономерность прослеживается при сравнении ГАС и в западном, и в восточном направлениях. Аналогичным образом изменяется уровень общности авифаун в горах Южной Сибири и Дальнего Востока (Бисеров, 2006).

3. Минимальный уровень сходства с авифаунами всех регионов демонстрирует авифауна Анабарского плато, формирующаяся в наиболее высоких широтах Азиатской Субарктики, вследствие чего имеющая самый бедный видовой состав и качественно наиболее «арктичный» облик. Поэтому одно из наиболее существенных отличий в поясе ГАС можно считать зонально обусловленным. Зональную обусловленность можно проследить также при дифференциации фауны и населения птиц в пределах каждой из рассматриваемых горных стран, что специально рассмотрено в конце данной главы.

4. Одно из вполне определенных отличий в цепи гор Азиатской Субарктики, при дифференциации авифауны в широтном направлении, демонстрирует также Приполярный и Полярный Урал. Авифауна этого региона, сохраняя достаточно высокий уровень сходства с авифауной ближайшего к востоку горного массива, плато Путорана, сокращает его во всех более восточных ГАС и достигает (если не считать Анабара, нарушающего непрерывность закономерности) минимума в самом восточном регионе – Корякском нагорье.

5. Высокий уровень взаимной общности авифаун характерен для большей части цепи гор Азиатской Субарктики (табл. 55). Взаимно наиболее схожие авифауны формируются на плато Путорана, в горах Якутии, Колымском и Корякском нагорьях. В целом несколько более обособлена авифауна Полярного и Приполярного Урала, и значительно более существенно – авифауна Анабарского плато. Одинаковые (n=85%) максимально высокие уровни сходства проявляет авифауна гор Якутии с авифаунами ближайших к западу (плато Путорана) и ближайших к востоку (Колымское нагорье) горных систем. Это позволяет утверждать, что в этом ареале горной части Азиатской Субарктики сформировалась наиболее ка-

чественно однородная авифауна. Возможно, это связано с ключевыми особенностями истории развития авифауны в пределах этой территории. Дело в том, что перестройки экосистем большинства горных систем Якутии в плейстоцене были менее катастрофичны, чем в экосистемах других регионов, образующих цепь гор Азиатской Субарктики (Караваев, 1955; Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977; Савина, 1986; Андреев, 1989; Томская, 1989). Вероятно, это обусловило в целом значительно более стабильное развитие местной авифауны, которая (видимо, главным образом в качестве донора) в свою очередь обеспечивала возможность достаточно стабильного видообмена с ближайшими регионами. Последствия этих процессов наряду с действием сходных современных экологических факторов мы можем наблюдать в закономерном проявлении весьма высокого фаунистического сходства гор Якутии с ближайшими к ним горными странами Азиатской Субарктики.

Итак, для всей цепи гор Азиатской Субарктики характерны – высокий в целом уровень общности всей ее гнездовой авифауны и незначительные отличия уровня видового богатства между гнездовыми авифаунами большинства ее регионов. Авифауна ГАС имеет достаточно четко оформленное общее фаунистическое ядро.

Гнездовая авифауна всей цепи гор Азиатской Субарктики приблизительно наполовину состоит из видов, широко распространенных в северной тайге, лесотундре, частично в южной тундре и одновременно входящих в состав авифаун почти всех его регионов от Урала до Корякского нагорья (табл. 1 приложения). Наиболее типичные представители этой категории птиц из числа широко распространенных в лесных ландшафтах бореальной зоны: тетеревятник, перепелятник, зимняк, орлан-белохвост, дербник, белая куропатка, рябчик, обыкновенная и глухая кукушки, болотная и ястребиная совы, мохноногий сыч, трехпалый дятел, воронок, желтая, желтоголовая, горная и белая трясогузки, серый сорокопут, кукша, ворон, свиристель, сибирская завирушка, пеночки-весничка, теньковка, таловка и зарничка, малая мухоловка, черноголовый чекан, обыкновенная каменка, варакушка, синехвостка, рябинник, белобровик, буроголовая и сероголовая гаички, вьюрок, обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, щур, белокрылый клест, овсянка-ремез, овсянка-крошка. К этой же группе видов могут быть отнесены сибирский жулан, черная ворона, бурый дрозд, ограниченные в своем распространении в пределах северной тайги Палеарктики ее азиатской частью. Приблизительно половину всего видового состава птиц водных и околоводных ландшафтов ГАС также составляют виды, довольно широко распространенные на севере бореальной полосы и одновременно входящие в состав орнитофаун почти всех горных систем Азиатской Субарктики (табл. 1 приложения). К их числу относятся: краснозобая и чернозобая гагары, гуменник, лебедь-кликун, чирок-свистунок, свиязь, шилохвость, широконоска, хохлатая чернеть, обыкновенный гоголь, синьга, луток, длинноносый крохаль, большой крохаль, фифи, перевозчик, мородунка, турухтан, обыкновенный и азиатский бекасы, средний кроншнеп, сизая и серебристая чайки. Среди видов, указывающих на общность горного характера современной авифауны ГАС, – американский конек, тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, обыкновенная каменка, пуночка.

Анализ уровня сходства гнездовых авифаун гор Азиатской Субарктики имеет смысл сопроводить анализом «негнездовой» части их авифауны. Для каждой горной страны Азиатской Субарктики были составлены списки видов птиц, не гнездящих-

Таблица 56. Состав и число «негнездящихся» видов в авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	1-й категории	16	18	13	6	9	9	55
2	2-й категории	15	17	2	13	10	8	24
3	3-й категории	12	2	0	0	4	3	21
	Итого	**43**	**37**	**15**	**19**	**23**	**20**	**100**

Примечание: 1-я категория (в) – виды из числа гнездовой авифауны ГАС, но не гнездящиеся в данном регионе и зарегистрированные в нем с иным статусом пребывания; 2-я категория (н) – виды, не входящие в гнездовую авифауну ГАС, но зарегистрированные при этом в двух или более регионах со статусом «негнездящихся»; 3-я категория (с) – виды, не входящие в гнездовую авифауну ГАС, и зарегистрированные только в данном регионе со статусом «негнездящихся». Виды, не гнездящиеся в ГАС, но встречающиеся здесь на сезонных миграциях, в данном случае не рассматривались.

ся в данном регионе, а встречающихся в нем с другим статусом пребывания (табл. 5 приложения). В их число вошли виды, периодически летующие, регулярно или периодически кочующие, регулярно залетающие или залетающие реже, но из ближайших сопредельных регионов со схожими экологическими условиями. Сюда же были отнесены виды, для которых зарегистрированы единичные, не проясняющие характер пребывания встречи (вероятно, залеты) одиночных особей, а также те – для которых известно гнездование у самых границ того или иного горного региона Азиатской Субарктики. В указанные списки мы не включили ряд видов, оказавшихся на территории ГАС в результате очень дальних уникальных залетов (например, – фламинго, кудрявый пеликан, горный гусь, пеганка, белоголовый сип, зимородок, удод) из областей с принципиально иными ландшафтами, а также – сезонно пролетные виды. Сформированный таким образом для каждого региона список не гнездящихся в нем видов мы подразделили на 3 категории (табл. 56).

1-я категория (в) – виды из числа гнездовой авифауны ГАС, но не гнездящиеся в данном регионе, и зарегистрированные в нем с иным статусом пребывания. 2-я категория (н) – виды, не входящие в гнездовую авифауну ГАС, но зарегистрированные при этом в двух или более регионах со статусом «негнездящихся». 3-я категория (с) – виды, не входящие в гнездовую авифауну ГАС и зарегистрированные только в данном регионе со статусом «негнездящихся».

Среди «негнездовой» авифауны ГАС абсолютное большинство (79%) суммарно составляют виды 1-й и 2-й категории, то есть виды, так или иначе являющиеся общими для авифаун двух или более регионов (табл. 56). Видов 3-й категории, которые являются специфичными элементами «негнездовой» авифауны лишь одной из рассматриваемых горных систем Азиатской Субарктики и потому в определенной

мере подчеркивают ее региональные отличительные особенности, значительно меньше (21%). Их ничтожно мало или они вовсе отсутствуют в авифаунах почти всех регионов, за исключением Урала. По нашему мнению, данное соотношение не только согласуется, но и полностью подтверждает вывод о существенной общности авифаун ГАС, сделанный на основе анализа ее гнездовой авифауны.

В авифауне гор Азиатской Субарктики зарегистрировано 45 негнездящихся (в том числе и залетных) видов. Еще 55 видов, входя в гнездовую авифауну цепи ГАС, имеют статус не гнездящихся в отдельных ее регионах. В авифаунах различных горных систем Азиатской Субарктики число не гнездящихся (в основном залетных) видов колеблется от 15 на Анабарском плато до 43 на Урале (табл. 56). Выявлена закономерность поступательного увеличения числа зарегистрированных залетных видов от центральной части цепи ГАС (Анабарское плато) в восточном и особенно в западном направлении. К востоку число залетных видов увеличивается в 1,5-1,8 раза, в западном – более чем в 3 раза. Число негнездящихся видов различных категорий максимально в региональных авифаунах Приполярного и Полярного Урала (n=43) и плато Путорана (n=37), образующих западную половину цепи ГАС. Причем Приполярный и Полярный Урал – единственный регион из ГАС, где негнездовая авифауна более всего обогащена специфичными видами из 3-й категории. Мы видим два основных возможных объяснения этому. Во-первых, оба региона, занимая в Азиатской Субарктике более западное положение, окружены равнинами, видовое богатство авифаун которых богаче видового богатства равнинной авифауны восточных областей Азиатской Субарктики (табл. 53). Из этого следует, что количество видов, имеющих потенциальную возможность активного перемещения в пространстве, а, следовательно, периодически оказывающихся в числе залетных или кочующих на территории горных регионов, значительно выше в западных областях Азиатской Субарктики. Во-вторых, и Урал, и плато Путорана лежат в пределах крупнейших авифаунистических рубежей, где в современную эпоху происходит наиболее активный взаимный обмен элементами между орнитокомплексами, господствующими по разные стороны от конкретного рубежа. Полагаем, что в связи с этим процесс формирования авифауны именно западной половины цепи ГАС может достаточно активно продолжаться на современном этапе за счет появления новых гнездящихся видов. Делая это предположение, мы следовали концепции, согласно которой залеты птиц рассматриваются не только как явление, обогащающее авифауну новых территорий, но и как первую попытку или первую стадию переселения птиц в соседний регион и расширения гнездового ареала (Портенко, 1972, 1973; Стишов и др., 1991). Такой подход особенно актуален в Азиатской Субарктике, где процесс формирования авифауны еще продолжается (Данилов, 1966; Чернов, 1980). В горных регионах более южных широт, например, в Алтай-Саянском экорегионе, залетные виды также составляют значительную долю авифауны (6,3 % ее состава). Однако большинство залетов в этом регионе связано с сезонными миграциями и сменой аспектов региональной авифауны (Баранов, 2007). Например, залеты в Алтай-Саянском экорегионе таких видов, как краснозобая казарка, клоктун, лебедь-шипун, авдотка, луговая тиркушка, плосконосый плавунчик, исландский песочник, моевка, розовая чайка, серый скворец приходятся на весенние и осенние миграционные периоды.

Мы рассматриваем залеты как один из элементов сложного механизма пространственной динамики ареалов птиц и формирования авифауны ГАС, поскольку несмотря на значительное количество чисто случайных залетов, некоторые из считавшихся залетными видов могут со временем оказаться гнездящимися, впервые загнездившимися или впервые обнаруженными на гнездовании. Так было с азиатской бурокрылой ржанкой, включенной В.А. Зыряновым, В.В.Лариным (1983) в список птиц плато Путорана как залетный вид, обыкновенной пустельгой и мохноногим сычом, долгое время считавшимися залетными, перепелятником, синехвосткой, соловьем-красношейкой, овсянкой-ремезом, для которых было зарегистрировано несколько встреч, а в конце концов были получены свидетельства гнездования (Романов, 2006 б, в, 2007 б, 2009 б; Романов, Голубев, 2007). Для ряда видов, известных в горах Азиатской Субарктики пока лишь в качестве залетных, вероятность обнаружения на гнездовании весьма высока. В ближайшее время можно ожидать увеличения видового богатства гнездовой авифауны цепи ГАС (или отдельных ее частей) за счет изменения статуса: большой выпи в горах Якутии и Колымском нагорье, американского бекасовидного веретенника в некоторых ГАС (кроме Урала), большого пестрого дятла на Путорана, Колымском и Корякском нагорьях, глухаря на Путорана и Анабарском плато, зарянки и крапивника на Приполярном Урале. Много залетных видов известно для различных гор Азиатской Субарктики по 1-2 случаям залетов. Например, грач и обыкновенный скворец на Полярном Урале (Головатин, Пасхальный, 2005), черный стриж и черный дрозд на Приполярном Урале (Селиванова, 2002 б; 2008; Селиванова, Естафьев, 2004), обыкновенная горихвостка, белоспинный дятел, полевой жаворонок на плато Путорана (Романов, 1996, 2003 а), уссурийская совка в Колымском нагорье (Кищинский, 1968), саванная овсянка в Корякском нагорье (Кищинский, 1980). Существует группа видов, залеты которых зарегистрированы в большинстве горных систем Азиатской Субарктики. К таковым относятся: серый журавль, камнешарка, песочник-красношейка, американский бекасовидный веретенник, средний и короткохвостый поморники, белая сова, деревенская ласточка. Все эти птицы, кроме 3 видов куликов, залетают в ГАС периодически или регулярно (зачастую ежегодно и не по одной особи). Качественный состав залетных видов в горах Азиатской Субарктики довольно пестрый. Среди них встречаются широкораспространенные, лесные и тундровые виды птиц.

Случайность части зарегистрированных залетов в ГАС подтверждается тем, что большинство из них приурочено к весеннему и осеннему миграционным периодам. Однако в отличие от более высокоширотных арктических регионов, например, островов Врангеля и Геральда, где случайные весенние и летние залеты обычно следуют за периодами с неблагоприятными погодными условиями (Стишов и др., 1991), в ГАС их сопряженность с непогодой почти нигде не прослежена.

Рассмотренные выше закономерности, несомненно, имеют статус самого высокого ранга, определяют дифференциацию авифауны цепи гор Азиатской Субарктики в макромасштабе при движении с запада на восток.

К уровню столь же высокого ранга следует отнести закономерности широтной дифференциации авифауны, диагносцируемые по ее отличиям в северных и южных частях горных массивов Азиатской Субарктики.

М.Г. Головатин, С.П. Пасхальный (2005) показали, что на Полярном Урале выделяются две области, лежащие к северу и югу от р. Собь, внутри которых авифа-

уна относительно однородна. Но между собой северная область, лежащая в зоне тундры, и южная, лежащая в лесной зоне, обнаруживают определенные фаунистические отличия. Преимущественно в северных районах (с заходом в долину р. Собь) встречаются орлан-белохвост, длиннохвостый поморник, рогатый жаворонок, пеночка-зарничка. Практически не проникают севернее р. Собь обитающие в южной области Полярного Урала обыкновенный гоголь, чеглок, рябчик, глухарь, большой улит, горная трясогузка, кедровка, оляпка, чернозобый дрозд, щур (Головатин, Пасхальный, 2005).

Более существенны качественные различия авифауны Полярного и Приполярного Урала. При движении в северном направлении общее видовое разнообразие авифауны сокращается со 171 вида на Приполярном Урале (Селиванова, 2002 б, 2008) до 116 видов – на Полярном Урале (Головатин, Пасхальный, 2005). Аналогичным образом сокращается и число гнездящихся видов: со 129 видов до 94.

Очень показательно широтное изменение фауны гусеобразных плато Путорана (Романов, 1996; 2003 а, б, 2005 б). При достаточно высоком общем видовом разнообразии (23 видов), состав этой группы водоплавающих в различных районах плато весьма неоднороден. Выявлена закономерность увеличения видового разнообразия в южном направлении. Особенно четко это прослеживается среди категории гнездящихся видов. На северных окраинах плато, в бассейне р. Аян (69°50'–69°55' с.ш.), отмечено гнездование только двух видов: чирка-свистунка и морянки. Несколько южнее, в центральной части плато в 1988 г. (69°00'–69°20' с.ш.) достоверно гнездятся чирок-свистунок, морянка, длинноносый крохаль и, вероятно, большой крохаль. В еще более южных районах Путорана, лежащих в пределах (66°30'–67°30' с.ш.), прямые или косвенные доказательства гнездования были получены для гораздо большего числа видов (n=19). Среди них — лебедь-кликун, белолобый гусь, пискулька, гуменник, чирок-свистунок, клоктун, шилохвость, свиязь, широконоска, хохлатая, морская, красноголовая чернети, морянка, обыкновенный гоголь, синьга, обыкновенный турпан, луток, длинноносый и большой крохали (Сыроечковский, 1961; Кречмар, 1966; Зырянов, Ларин, 1983; Романов, 1996, 2003 а, б, 2004 б). Кроме этого, наши наблюдения позволяют предположить гнездование в южных районах Путорана широконоски и кряквы.

Фаунистические различия перечисленных выше районов плато объясняются, видимо, двумя основными причинами. Одна из них — широтное положение района. Так, например, северные окраины плато, расположенные в пределах полосы зональных редколесий, населяют виды либо широко распространенные (чирок-свистунок), либо находящие экологический оптимум в зоне тундры и лесотундры (морянка). Последние, встречаясь единично в подходящих гнездовых биотопах центра, и — в большем числе — на западе, почти вовсе не проникают в северотаежные ландшафты южной половины плато Путорана. В противоположность этому в южных и западных районах Путорана, где господствуют северотаежные ландшафты, гнездятся, главным образом, виды, связанные в своем распространении с таежной зоной, особенно с ее северными окраинами, а также, в меньшей степени, с лесотундрой. Кроме них, с юга сюда проникают широко распространенные виды, характерные в пределах Средней Сибири для средней и южной подзон таежной полосы (широконоска, кряква). Следует оговориться, что вышеизложенные фаунистические различия основаны на наших собствен-

ных данных и опросных сведениях, полученных в обследованных нами районах Путорана в 1988-2008 гг. Более ранние данные не совсем согласуются с нашими. Так, по сведениям Л.Н. Мичурина, О.Н. Мироненко (1968) и В.А. Зырянова, Б.М. Павлова (1984), в центральной части Путорана в 60-70-х годах прошлого века гнездились 17 видов гусеобразных, то есть более половины всех отмеченных на плато. Объясняется это, вероятнее всего, следующим. Во-первых, под центральной частью плато Путорана они понимали более обширные территории плато, чем мы. Во-вторых, наблюдения этих авторов охватывали достаточно больший отрезок времени. Следовательно, они могли располагать сведениями о птицах, гнездившихся единичными парами и не ежегодно. Наконец, нельзя не учитывать объективно существующую многолетнюю динамику численности различных видов этой группы птиц (Кривенко, 1991).

Закономерность, согласно которой видовое богатство авифауны увеличивается при движении в южном направлении, четко прослеживается и в горах Якутии. Работами Е.Е.Сыроечковского-мл. с соавторами (1996) на Полоусном кряже (Селенняхском и Иргыченском хребтах, Куйгинском кряже) и хребте Кулар установлено пребывание 77 видов птиц. Широта этих одних из самых северных горных систем в Якутии – 69°00'–70°00' с.ш. Южнее, в средней части Верхоянского хребта на широте 65°30'–66°30' с.ш., разнообразие авифауны увеличивается до 94 видов (Борисов и др., 2007).

Авифаунистические отличия между северными и южными частями Колымского нагорья нашли свое отражение в его зоогеографическом районировании А.А. Кищинского (1968). Среди выделенных им шести зоогеографических участков дифференциация четырех связана в значительной мере с широтой местности. Колымский равниннотаежный, Верхнеколымский горнотаежный и Шелиховский горнотаежный участки по качественному и количественному составу авифауны близки друг к другу и занимают северную, наиболее обширную по площади область Колымского нагорья. Магаданский участок, занимающий южную, относительно небольшую часть Колымского нагорья значительно отличается от северных участков тем, что его авифауна обогащена видами с более южным распространением (Кищинский, 1968).

Отличия между авифауной северных и южных частей выявлены и в Корякском нагорье (Кищинский, 1980). Общий гипоарктический облик авифауны этой горной страны более ярко выражен в ее южной и центральной частях, в зоне лесотундры. На крайнем северо-востоке, в пределах тундровой зоны, возрастает роль тундровых (гемиарктических) видов – азиатской бурокрылой ржанки, песочника-красношейки, длиннохвостого поморника, морянки, белоголовой гагары, лапландского подорожника. Местами они занимают равные позиции с гипоарктами (Кищинский, 1980).

Приведенные примеры неоднородности авифауны в северных и южных частях горных стран Азиатской Субарктики показывают, что формирование и пространственно-временная динамика авифауны этих регионов в значительной мере определяется закономерностями широтно-зонального характера.

Следует рассмотреть также еще один аспект распространения некоторых видов птиц в северном и южном направлениях в условиях гор Азиатской Субарктики и значение для этого отдельных элементов горных ландшафтов.

Отдельные горные страны Азиатской Субарктики представляют собой фрагменты гигантского амфитеатра, обращенного к Северному Ледовитому океану. Большинство из них имеет продолжение в более южных широтах бореальной зоны. По обширным пространствам горных тундр гольцовых вершин некоторые равнинно-тундровые птицы (морянка, горбоносый турпан, лапландский подорожник) и арктоальпийский вид – пуночка, проникают намного южнее границ своего зонального ареала. На крайнем северо-востоке Азии подобные случаи были выявлены достаточно давно (Кищинский, 1988). Исследованиями последних двух десятилетий аналогичный характер проникновения на юг лапландского подорожника и пуночки выявлен и в более континентальных ГАС – плато Путорана, Анабарском плато и хребтах Северо-Восточной Якутии.

Обнаруженный нами самый южный изолированный участок гнездования лапландского подорожника в горных тундрах плато Путорана удален от основного ареала на равнинах Таймыра на 500 км (Романов, 2006 б). Е.Е. Сыроечковский-мл. с соавторами (1996) выяснил, что участок гнездования на хребте Кулар не является островным (Кищинский, 1988), а связан с основным равнинно-тундровым ареалом вида через отроги хребта Улахан-Сис. Этот участок представляет собой как бы язык, вдающийся в лесотундровую зону по хребту Кулар на 50 км к югу. В то же время неизвестный ранее участок гнездования лапландского подорожника в верховьях долины р. Иргычен действительно изолирован от основного ареала и отнесен не менее чем на 100 км южнее.

Выявленные факты гнездования пуночек на плато Путорана (Морозов, 1984; Зырянов, 1988; Рупасов, Журавлев, 2006), Анабарском плато (Поспелов, 2007) и в горах Полоусного кряжа (Сыроечковский-мл. и др., 1996) опровергают сделанное ранее предположение, что пуночки не проникают в горы южнее тундровой зоны нигде, за исключением Хараулахского хребта, «вероятно из-за конкурентных отношений с *Leucosticte arctoa*» (Кищинский, 1988). Для обширных территорий Путорана, Анабара и Полоусного кряжа это не так. Горный вьюрок в этих горных районах Азиатской Субарктики не обнаружен и, напротив, среди каменистых россыпей гольцов гнездящиеся пары пуночек оказались местами весьма обычны. При этом, от южной границы ареала в тундровой зоне эти гнездовья оказались удалены еще южнее: на 400-500 км на Путорана, на 200-250 км на Анабаре, на 150-200 км на Полоусном кряже. Вероятно, гнездование пуночек в указанных горных системах может иметь гораздо больший масштаб, чем это предполагалось ранее. Незнание же этого факта до настоящего времени легко объяснить почти полным отсутствием орнитологических наблюдений в этих исключительно труднодоступных районах. Таким образом, по горнотундровым ландшафтам гольцов на вершинах гор лапландский подорожник и пуночка проникают далеко к югу в районы зональной лесотундры и северной тайги.

В горах Азиатской Субарктики существует и обратное явление: некоторые виды птиц проникают по нижней (лесной) части долин крупных горных рек намного севернее, чем по долинам равнинных рек и тем более – по равнинным водоразделам. В этом случае в долинах рек ГАС основная часть ареалов таких видов приобретает вид своеобразных максимально выступающих в северном направлении «языков». Они проецируются на интразональные элементы ландшафта – долины горных рек, в которых градиенты климатических факторов сглаживаются особенно силь-

но. Наиболее отчетливо это выражено на севере Средней Сибири (от Енисея до бассейна Оленька), где древесная растительность проникает до 72°с.ш. (Чернов, 1975; Абаимов и др., 1997). Наиболее продуктивные и высокобонитетные леса в этой части Азиатской Субарктики приурочены к горным долинам плато Путорана, где они заходят почти на 2° севернее, чем на сопредельных равнинах или сильно разрушенном и выположенном Анабарском плато (Абаимов и др., 1997). Для Путорана типичен более южный характер почв и растительности по сравнению с соответствующими широтами Западной и равнинной части Средней Сибири. Более южный облик путоранских лесов, особенно западной его половины, объясняется смягчением континентальности, обилием осадков (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Кроме этого, по данным А.И . Земцовой (1976), крутые склоны нижней части лесного пояса Путорана, на которых развиты максимально продуктивные в данных условиях леса, в полуденные часы получают в среднем в 1,5 раза больше прямой солнечной радиации, чем водоразделы (как на плато, так и на соседних равнинах). Подобные различия в годовом радиационном балансе соответствуют смещению на зону, а по величине суммарной годовой радиации – более чем на две (Чернов, 1975). В силу изложенных обстоятельств, например, повсеместно обычные или даже многочисленные в лесах Путорана свиристель, сибирская завирушка, зарничка, вьюрок, белокрылый клест, в более угнетенных лесах Анабарского плато, лежащих на широте путоранских лесов, становятся крайне редкими и встречаются спорадично. А такие виды, как тетеревятник, перепелятник, речная крачка, мохноногий сыч, вертишейка, желна, малая мухоловка, синехвостка, щур находят в лесах речных долин плато Путорана северный предел своего распространения (Романов, 2006 д).

6.3. Особенности формирования вертикальной неоднородности авифауны гор Азиатской Субарктики

Выявленные общие закономерности поступательной смены авифаунистических комплексов с высотой в различных горных странах Азиатской Субарктики, в целом, достаточно сходны. Это предопределено идентичностью вертикальной очередности основных параметров физико-географической среды и структуры высотной поясности этих регионов (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006).

От подножия к вершинам, в соответствии с последовательной сменой трех основных высотно-ландшафтных поясов, на определенных высотах формируются горно-северотаежная (горно-лесная), подгольцовая (горно-редколесная), гольцовая (горно-тундровая) авифауны (табл. 2, 3, 4 приложения). Эти авифауны достаточно четко взаимно дифференцированы по вертикали. И это несмотря на то, что в горах Субарктики из-за пониженного расположения «снеговой линии» жизненное (обитаемое) пространство значительно уже, чем в горах более южных широт (например, горах юга Палеарктики). В целом удается выявить пространственное разграничение и качественную идентификацию горно-лесной, подгольцовой и гольцовой авифаун даже в весьма специфических условиях ГАС, где виды самых различных фаунистических и географо-генетических комплексов и имеющие специфические адаптации к жизни в тайге, тундре и горах, оказываются в непосредственной близости друг от друга. Более того, при определенных условиях они

Таблица 57. Изменение числа видов в горах Азиатской Субарктики с высотой

№	Высотно-ландшафтный пояс	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гольцовый	52	40	18	43	19	21	82
2	Подгольцовый	61	52	14	48	34	52	103
3	Лесной	119	129	68	119	120	90	185
	Всего видов	**129**	**137**	**77**	**130**	**133**	**107**	**197**

Таблица 58. Изменение представленности авифауны региона на разных высотах (%)

№	Высотно-ландшафтный пояс	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Гольцовый	40,3	29,2	23,4	33,1	14,3	19,6	41,6
2	Подгольцовый	47,3	38,0	18,2	36,9	25,6	48,6	52,3
3	Лесной	92,2	94,2	88,3	91,5	90,2	84,1	94,0

имеют возможность не только достаточно быстрого перемещения из пояса в пояс, но и в ряде случаев, при наличии соответствующих экологических предпосылок, возможность образования совместных «смешанных территориальных группировок» (сообществ).

Авифауны высотно-ландшафтных поясов гор Азиатской Субарктики различаются прежде всего численностью видового состава (табл. 57, 58).

С высотой, когда заметно понижается теплообеспеченность и увеличивается продолжительность залегания снега, видовое богатство уменьшается. Наиболее богатая и разнообразная авифауна формируется в нижней части горных склонов и горных долинах – в пределах лесного пояса. Суммарная площадь поверхности занятой древесной растительностью, в горах Азиатской Субарктики обычно не превышает 50-60% (Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Но тем не менее, именно здесь (порой лишь в относительно узких полосах северной тайги по днищам межгорных котловин, горных долин, ущелий или распадков) встречается большин-

ство видов. В целом из 197 видов гнездовой авифауны ГАС 185 (94%) представлены в авифауне лесного пояса (табл. 57, 58). В региональных авифаунах подавляющее большинство видов (84,1-94,2%) также представлено в авифаунах лесных поясов соответствующих регионов. Выше, в экстремальных условиях предвершинных склонов и горных вершин, приближающих их по параметрам внешней среды к арктическим тундрам и даже полярным пустыням, формируются значительно более бедные видами подгольцовая и гольцовая авифауны. Подгольцовую авифауну гор Азиатской Субарктики в целом формируют 103 вида, что составляет 52,3% гнездовой авифауны ГАС. Еще беднее гольцовая авифауна, в которой 82 вида птиц – 41,6% общей авифауны ГАС. В формировании региональных подгольцовых авифаун ГАС принимают участие 18,2-48,6% от общего числа видов в авифаунах соответствующих регионов. Региональные гольцовые авифауны ГАС также слагает относительно небольшая часть (14,3-40,3%) общей авифауны соответствующего региона (табл. 57, 58).

Границы ландшафтно-высотных поясов в горах Азиатской Субарктики в большинстве случаев имеют линейный характер и визуально четко выражены на местности. Иными словами, смена ландшафта в вертикальной плоскости происходит достаточно резко. Совершенно по-иному – значительно более постепенно и плавно, происходит смена видового состава авифаун при переходе из одного высотно-ландшафтного пояса к следующему. Это проявляется в том, что при наличии почти в каждом вертикальном поясе своих специфических видов, характерных только для местных сообществ, авифауны двух соседних поясов имеют в своем составе очень много общих видов. Так, из 185 видов птиц, гнездящихся в лесном поясе ГАС, и 103 видов – в подгольцовом поясе, 95 видов являются общими для авифаун обоих поясов. Из 103 видов птиц, гнездящихся в подгольцовом поясе и 82 видах - в гольцовом поясе, 63 вида являются общими для авифаун этих поясов. Указанные закономерности наблюдаются во всех горах Азиатской Субарктики. В качестве характерного примера можно привести горы Якутии. По данным К.А. Воробьева (1963), каждый высотный пояс в горах Якутии имеет свой орнитологический комплекс, но границы вертикального распространения отдельных видов подвержены часто весьма значительным колебаниям как в ту, так и в другую сторону. Среди видов, осваивающих широкий диапазон высот: белая куропатка, беркут, обыкновенная чечетка, обыкновенная чечевица, полярная овсянка, овсянка-крошка, сибирский сорокопут, черноголовый чекан, таловка, бурый дрозд (Воробьев, 1963). Данные закономерности позволяют предполагать, что значительная доля видов авифауны ГАС имеют преадаптации к освоению достаточно широкого спектра местообитаний в горных условиях. Несомненно, что в рамках относительно продолжительных исторических эпох, например, отрезков времени, соответствующих, по продолжительности и различиям в климате периодам позднеплейстоценовых оледенений и межледниковий, реализация таких преадаптаций в каждом высотно-ландшафтном поясе и для разных видов может иметь самые различные направления, скорость и результат (как прогрессивного, так и регрессивного характера). Но в макромасштабе это позволяет сохранять непрерывность и максимальную эффективность формирования и трансформации авифауны в соответствии с направлением пространственно-временных изменений условий внешней среды в горах (прежде всего гнездовых местообитаний).

В отличие от гор более низких широт (от 36° ю.ш. до 48° с.ш.), как тропических, так и умеренных (McCain, 2009), в горах Азиатской Субарктики большинство видов населяет более широкий диапазон высот, охватывающий, как правило, не менее двух высотных поясов. Ареал таких видов принимает явно выраженный объемный (трехмерный) характер. Широкое вертикальное распространение многих видов птиц в горах Азиатской Субарктики предопределяет достаточно высокое общее биоразнообразие даже в высотных поясах с экстремальными условиями и, как следствие, – сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития отдельных горных сообществ и формирования горной авифауны в целом.

Выявлены также и некоторые иные аспекты различий в закономерностях формировании авифауны ГАС на разной высоте. Наиболее характерны изменения с высотой таксономической структуры, соотношений различных типов фаун и географо-генетических групп (табл. 59, 60, 61).

Соотношение таксономических групп, слагающих основу авифауны гольцов, подгольцов и лесного пояса, в целом сохраняется по всему высотному профилю. Наиболее значимы (по мере убывания) воробьинообразные, ржанкообразные, гусеобразные и соколообразные (табл. 59). При этом, от подножий и склонов к вершинам гор Азиатской Субарктики заметно возрастает удельный вес ржанкообразных, главным образом куликов, что сближает структуру авифаун горных и равнинных тундр. Удельный вес воробьинообразных оказывается максимальным (около 60%) на уровне подгольцов. Это можно рассматривать как отражение экологических особенностей данного высотно-ландшафтного пояса, где доминируют кустарники, редины и стланики, т. е. местообитания, к освоению которых более других групп адаптированы воробьинообразные. В силу экологических условий, существенно изменяющихся с высотой, абсолютно не поднимаются за пределы лесного пояса лишь представители поганкообразных и дятлообразных.

Таблица 59. Изменение соотношения таксономических групп в авифауне гор Азиатской Субарктики с высотой (%)

№	Отряды	В гольцовом поясе	В подгольцовом поясе	В лесном поясе
1	Гагарообразные	1,2	0,9	1,6
2	Поганкообразные	–	–	0,5
3	Гусеобразные	13,4	11,6	14,5
4	Соколообразные	8,5	7,8	8,1
5	Курообразные	2,4	1,9	3,2
6	Ржанкообразные	28,0	17,5	18,3
	в т. ч.:			
	кулики	23,2	14,6	14,5
	чайковые	4,8	2,9	3,8
7	Кукушкообразные	1,2	1,9	1,1
8	Совообразные	1,2	0,9	2,7
9	Стрижеобразные	1,2	–	0,5
10	Дятлообразные	–	–	2,7
11	Воробьинообразные	42,9	57,5	46,8
	Итого	**100**	**100**	**100**

Таблица 60. Изменение соотношения фаунистических комплексов в авифауне гор Азиатской Субарктики с высотой (%)

№	Тип фауны	В гольцовом поясе	В подгольцовом поясе	В лесном поясе
1	Арктический	26,8	14,7	13,0
2	Сибирский	28,0	40,5	37,3
3	Европейский	4,9	5,8	10,3
4	Китайский	4,9	6,8	7,0
5	Тибетский	4,9	0,9	0,5
6	Широкораспространенные	30,5	30,4	31,9
7	Американский	–	0,9	–
	Итого	**100**	**100**	**100**

Примечание: к видам сибирского типа фауны отнесены также 2 сибирско-американских вида.

Таблица 61. Изменение соотношения географо-генетических групп в авифауне гор Азиатской Субарктики с высотой (%)

№	Географо-генетические группы	В гольцовом поясе	В подгольцовом поясе	В лесном поясе
1	Эоарктры	2,4	–	0,5
2	Гемиарктры	11,0	7,8	7,6
3	Гипоарктры	14,6	11,6	9,7
4	Бореально-гипоарктические	18,3	22,3	14,6
5	Бореальные	11,0	22,3	25,4
6	Широкораспространенные	29,3	31,2	40,6
7	Арктоальпийские	6,1	2,9	1,1
8	Альпийские	7,3	1,9	0,5
	Итого	**100**	**100**	**100**

В самом общем виде по всему высотному профилю сохраняется и соотношение доли видов различных фаунистических комплексов, слагающих основу авифауны гольцов, подгольцов и лесного пояса (табл. 60). Из наиболее значимых по доле участия фаунистических групп самая стабильная, почти неизменная на разных высотах, группа широкораспространенных видов (около 30%). В гольцах на вершинах гор Азиатской Субарктики они составляют абсолютное большинство авифауны. Доля видов сибирского типа фауны на всех высотах существенна. Однако, составляя абсолютное большинство видового состава в лесном и подгольцовом поясах, в гольцовом их доля заметно уменьшается (приблизительно на 25%). Также с высотой происходит поступательное сокращение доли участия в формировании авифауны видов европейского и китайского типов фаун. В ГАС лишь у видов арктического и тибетского типов фаун удалось выявить закономерное увеличение удельного веса от подножий к вершинам. Особенно существенно возрастает в гольцовой авифауне доля участия арктических видов, достигающая почти 27% (табл. 60). За счет этого она приобретает специфические черты, которые сближают ее с равнинной авифауной высоких широт, формирующейся в пределах зоны тундры.

Изменение с высотой доли видов различных географо-генетических групп, формирующих гольцовую, подгольцовую и горно-лесную авифауны, позволяет выявить следующие закономерности (табл. 61).

Широкораспространенные виды птиц образуют наиболее значимую по доле участия группу на всех уровнях высотного профиля. При этом, очевидно сокращение доли их участия от подножий к вершинам. Аналогичным образом ведут себя и бореальные виды (табл. 61). Составляя значительную часть видового состава в лесном и подгольцовом поясах, в гольцовом их доля заметно уменьшается (приблизительно на 50%). Закономерное увеличение удельного веса в авифауне от подножий к вершинам в ГАС происходит у большего числа географо-генетических групп (n=5): эоарктов, гемиарктов, гипоарктов, арктоальпийских и альпийских видов (табл. 61). С одной стороны, за счет этого она приобретает специфические черты, которые сближают ее с авифауной различных подзон равнинной тундры. С другой стороны – существенное увеличение с высотой доли альпийских и арктоальпийских видов сопряжено с возрастанием вертикальной расчлененности рельефа и более широким распространением экологически типично горных местообитаний на вершинах хребтов и плато.

6.4. Автономность формирования орнитокомплексов различных высотных поясов гор Азиатской Субарктики

Анализ сходства гольцовых, подгольцовых и горно-лесных авифаун ГАС (табл. 62, 63, 64), проведенный по коэффициенту фаунистической общности (КФО), рассчитанному по формулам Серенсена и Жаккара (Песенко, 1982; Чернов, 1975), позволил выявить и сформулировать ряд закономерностей.

1. В целом между авифаунами всех гор Азиатской Субарктики уровень взаимного сходства достаточно высок. При всей вариабельности цифровых показателей среди них почти нет демонстрирующих существенную взаимную разнородность авифаун. В общей массе значений резко понижено сходство гольцовой авифауны лишь Урала и Колымского нагорья (17%), а также подгольцовой авифауны Урала и Анабара (24%), что свидетельствует о значительных взаимных различиях между ними. Видимо, это указывает на максимальные различия исторических и современных экологических условий их формирования.

2. Максимальное взаимное сходство авифауны между горами Азиатской Субарктики обнаруживается на уровне лесного пояса (табл. 62, 63, 64). Это свидетельствует о единообразии и однородности основной части видового состава горно-лесной авифауны на всем протяжении рассматриваемой части суши. Подгольцовая и гольцовая авифауны различных гор Азиатской Субарктики отличаются в большей степени. Причину данной закономерности мы объясняем тем, что горно-лесная авифауна ГАС в современном ее виде сформировалась в пределах единой области Северной Азии с повсеместным господством северотаежных лесов и гипоарктических редколесий. В условиях непрерывности лесных ландшафтов и повсеместной сопряженности горных и равнинных типов лесов подавляющее большинство видов осваивает их повсеместно, так как не имеет естественных непреодолимых преград, препятствующих расселению и обмену особями между различными географическими популяциями. Пространство, занимаемое на севере Азии подгольцовыми и гольцовыми ландшаф-

Таблица 62. Степень фаунистической общности авифаун гольцового пояса гор Азиатской Субарктики (%)

№	Горные регионы Азиатской Субарктики	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Приполярный и Полярный Урал	– –	63 (46)	39 (25)	46 (30)	17 (6)	30 (17)
2	Плато Путорана	– –	– –	48 (32)	63 (46)	37 (23)	46 (30)
3	Анабарское плато	– –	– –	– –	46 (30)	32 (19)	40 (25)
4	Горы Якутии	– –	– –	– –	– –	52 (35)	53 (36)
5	Колымское нагорье	– –	– –	– –	– –	– –	50 (33)
6	Корякское нагорье	–	–	–	–	–	–

Примечание: коэффициент фаунистической общности (КФО), определенный по формуле Серенсена, приведен в таблице без скобок, определенный по формуле Жаккара, приведен в таблице в скобках.

Таблица 63. Степень фаунистической общности авифаун подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики (%)

№	Горные регионы Азиатской Субарктики	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Приполярный и Полярный Урал	– –	57 (39)	24 (14)	53 (36)	40 (25)	55 (38)
2	Плато Путорана	– –	– –	38 (24)	54 (37)	39 (25)	56 (39)
3	Анабарское плато	– –	– –	– –	35 (21)	42 (26)	38 (24)
4	Горы Якутии	– –	– –	– –	– –	61 (44)	64 (47)
5	Колымское нагорье	– –	– –	– –	– –	– –	65 (48)
6	Корякское нагорье	–	–	–	–	–	–

Примечание: см. табл. 62

тами, мозаично и раздроблено на взаимоудаленные фрагменты различной величины. Занимая вершины горных сооружений, по существу они представляют собой «острова», так или иначе изолированные инородным лесным ландшафтом (Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Взаимная удаленность и изоляция участков подгольцовых и гольцовых поясов в совокупности с более разнообразными и нестабильными физико-географическими условиями обусловил меньшее взаимное сходство региональных авифаун на уровне каждого из этих поясов.

3. В целом, авифауна каждого высотно-ландшафтного пояса всех горных регионов Азиатской Субарктики проявляет максимальное сходство с авифауной соответствующего пояса ближайших в широтном направлении соседних регионов; с авифаунами более удаленных в широтном направлении регионов уровень сходства поступательно уменьшается. Эта закономерность прослеживается при сравнении ГАС и в западном, и в восточном направлениях (табл. 62, 63, 64). Плавность пространственных изменений уровня сходства авифаун, связанных с этой общей закономерностью, нарушается лишь в двух случаях. Во-первых, авифауны всех поясов Анабарского плато имеют минимальный уровень сходства с соответствующими авифаунами остальных регионов ГАС. Авифауны Анабара формируются в наиболее высоких широтах Азиатской Субарктики, вследствие чего имеют самый бедный видовой состав и качественно наиболее «арктичный» облик.

Во-вторых, подгольцовые и гольцовые авифауны Урала, плато Путорана, гор Якутии при сравнении с соответствующими авифаунами Колымского и Корякского нагорьев в подавляющем большинстве случаев демонстрируют меньшее сходство не

Таблица 64. Степень фаунистической общности авифаун лесного пояса гор Азиатской Субарктики (%)

№	Горные регионы Азиатской Субарктики	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Приполярный и Полярный Урал	– –	72 (56)	51 (34)	65 (48)	63 (46)	59 (47)
2	Плато Путорана	– –	– –	65 (48)	83 (71)	77 (63)	67 (51)
3	Анабарское плато	– –	– –	– –	62 (45)	51 (34)	51 (34)
4	Горы Якутии	– –	– –	– –	– –	84 (73)	76 (62)
5	Колымское нагорье	– –	– –	– –	– –	– –	75 (60)
6	Корякское нагорье	–	–	–	–	–	–

Примечание: см. табл. 62

с самым восточным и наиболее удаленным звеном цепи ГАС – Корякским нагорьем, а с Колымским нагорьем. Колымское нагорье в цепи гор Азиатской Субарктики занимает наиболее южное положение, и многие виды птиц гемиарктического, гипоарктического и бореально-гипоарктического комплексов, несмотря на имеющую место широтно-ландшафтную инверсию в приохотской области, не проникают в регион. Это существенно обедняет местные гольцовую и подгольцовую авифауны, что ведет к заметному сокращению сходства с аналогами других ГАС.

4. Для горно-лесной, подгольцовой и гольцовой авифаун выявлены области с максимально высоким уровнем взаимной общности. В цепи ГАС положение этих областей различно (табл. 62, 63, 64).

Наиболее сходная (83-84%) горно-лесная авифауна сформировалась в горах Якутии и ближайших к ним горных системах – плато Путорана и Колымском нагорье. Это позволяет утверждать, что в этом ареале горной части Азиатской Субарктики сформировалась наиболее качественно однородная горно-лесная авифауна. Возможно, это связано с ключевыми особенностями истории развития всей таежной авифауны в пределах указанной территории. Дело в том, что перестройки экосистем большинства горных систем Якутии в плейстоцене были менее катастрофичны, чем в экосистемах других регионов, входящих теперь в пояс ГАС (Караваев, 1955; Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977; Савина, 1986; Андреев и др., 1989; Томская, 1989). Вероятно, это обусловило в целом значительно более стабильное развитие местной таежной авифауны, которая (видимо, главным образом в качестве донора), в свою очередь, обеспечивала возможность достаточно стабильного видообмена с ближайшими регионами. Последствия этих процессов наряду с действием сходных современных экологических факторов мы можем наблюдать в закономерном проявлении весьма высокого фаунистического сходства тайги гор Якутии с тайгой ближайших к ним горных стран Азиатской Субарктики. Ранее аналогичные выводы были сделаны Ю.И. Черновым (1975) для несколько более обширной таежной области Азии, с той лишь разницей, что анализировалось сходство авифаун некоторых крупных регионов независимо от их орографической специфики (включающих и равнинные и горные территории). Оказалось, что среди таежных сибирских районов наиболее высоки (55-58,3%) индексы сходства между Нижней Тунгуской, средним течением Колымы и Охотском. Выявленные нами закономерности согласуются с общепринятым положением о единстве таежной сибирской фауны, в становлении которой особенно велика роль весьма специфического восточносибирского (Ангарского) фаунистического комплекса (Чернов, 1975). При этом, наши данные показывают, что уровни сходства горно-таежных авифаун ГАС заметно выше, чем авифаун регионов, одновременно охватывающих горно-предгорные и равнинные территории Северной Азии. Это свидетельствует о значительно более высокой однородности и единообразии авифауны горно-таежных районов. Более того, это дает основание рассматривать формирование авифауны гор Азиатской Субарктики, как оригинальный процесс, протекающий в горных районах, образующих единое достаточно самостоятельное экологическое и зоогеографическое пространство.

Гипотетически это может быть связано еще с одним аспектом формирования современной таежной авифауны в широком смысле. Известны исследования, в соответствии с которыми авифауна тайги формировалась двумя основными и взаимно достаточно независимыми путями: в лесном поясе гор юга Палеарктики, и – на равнинах

высоких широт, в том числе на северо-востоке Азии и в приполярных районах Северной Америки (Беме, 1975; Кищинский, 1988; Беме, Банин, 2001; Сазонов 2003). В масштабе Палеарктики с первым связывают генезис бореального элемента таежной авифауны, а со вторым – гипоарктического. В частности, С.В. Сазонов (2003) акцентирует внимание на том, что «авифауна равнинной тайги формировалась сравнительно независимо – на равнинах, в условиях высоких широт и при непосредственном контакте с ледником и перигляциальной зоной тундростепей и редколесий, протянувшихся широкой полосой вдоль края ледника через всю территорию Евразии». На наш взгляд, не вполне корректно отождествлять формирование гипоарктического комплекса только с условиями равнин. Перигляциальные пространства в плейстоцене не ограничивались только Русской или Западно-Сибирской равнинами. Они охватывали и всю остальную часть суши Северной Азии (и продолжались в Берингии и горах Аляски), большая часть территории которой была занята обширными горными странами (от плато Путорана до Колымского и Корякского нагорий), образующими в современную эпоху цепь ГАС. Исходя из этого, логичнее было бы связывать формирование гипоарктического комплекса с равнинно-горными перигляциальными условиями. В этом случае повышенный уровень сходства современных горно-таежных авифаун ГАС можно также предположительно объяснить и тем, что их основу одновременно формировала единая группа видов, выработавших определенные преадаптации к освоению либо горно-гипоарктических либо горно-бореальных ландшафтов. Виды различного иного генезиса и экологически связанные с разнородными специфическими равнинными местообитаниями отдельных равнинных регионов не проникают в горы и понижают взаимное сходство авифаун этих регионов.

Взаимно наиболее схожие (61-65%) подгольцовые авифауны формируются в Корякском нагорье и в соседних с ним горах Якутии и Колымском нагорье. В этой области горной части Азиатской Субарктики сформировалась наиболее качественно однородная подгольцовая авифауна. Вероятно, ее формирование тесно связано со становлением так называемой берингийской лесотундры и ее горных дериватов, очень характерных для указанной территории и особенно восточной ее части (Кищинский, 1988).

Наиболее однородная (63%) гольцовая авифауна формируется в северной области цепи ГАС: на плато Путорана и ближайших с востока горах Якутии и с запада – Приполярном и Полярном Урале. Эта область занимает срединную, переходную с точки зрения взаимопроникновения видов, часть Евразийской Субарктики, авифауна которой в известной мере объединяет элементы европейских и азиатских северных биомов (Pleske, 1928; Успенский, 1969; Rogacheva et al., 1995). Многие из этих элементов (обитателей равнинных тундр) проникают в горы Субарктики на всем отрезке от Урала до Верхоянского хребта, что и поддерживает повышенное сходство гольцовых авифаун указанных горных стран.

Полагаем, что выявленные различия в степени общности соответствующих авифаун можно расценивать как индикатор определенной автономности формирования авифауны на уровне каждого высотно-ландшафтного пояса ГАС в отдельности. В пользу данного предположения свидетельствует также и то, что максимально сходные гольцовые, подгольцовые и горно-таежные авифауны формируются на разных участках горной цепи Азиатской Субарктики и под определяющим воздействием различных факторов.

6.5. Общность происхождения и формирования авифауны гор и равнин Севера Азии

Выявление и анализ различных экологических, палеогеографических и зоогеографических аспектов взаимовлияния равнинных и горных авифаун Субарктики, несомненно, является одним из наиболее актуальных вопросов современной орнитологии. Ключевым для его решения может стать познание закономерностей проникновения и распространения равнинных птиц в различные высотно-ландшафтные пояса гор Азиатской Субарктики. С различной степенью подробности это рассматривалось орнитологами, исследовавшими отдельные горные системы Юга Палеарктики (Равкин, 1973; Прокофьев, 1988; Цыбулин, 1999; Назаренко, 1971, 1979, 1983, 1990, 1992; Коблик, Михайлов, 1994; Коблик, Михайлов, Шибнев, 1997; Михайлов, Коблик, Шибнев, 1997, 1998; Бисеров, 2006; Баранов, 2007) или даже весь горный пояс этой части суши в целом (Беме, Банин, 2001), а также крайний северо-восток Азии (Кищинский, 1988).

В нашей работе предпринята попытка рассмотреть особенности проникновения и распространения равнинных птиц в вертикальные пояса на примере всей цепи горных систем Азиатской Субарктики в целом.

Для объективного анализа данных особенностей было проведено сопоставление авифаун вертикальных поясов шести горных регионов Азиатской Субарктики. Рассматривались гольцовый, подгольцовый пояса и пояс распространения древесной растительности. Водоемы, являющиеся во всех горных странах интерпоясными элементами ландшафта, рассмотрены особо, так как распространение птиц, связанное с ними, выпадает из общей картины поясного распределения. Для характеристики распространения равнинных видов птиц в высотно-ландшафтных поясах гор Азиатской Субарктики были сопоставлены полные региональные списки гнездящихся видов (табл. 1, 2, 3, 4 приложения).

Леса и редколесья в пределах горного пояса распространения древесной растительности разных ГАС имеют некоторые отличия как по своему вертикальному положению, так и по набору составляющих их видов древесно-кустарниковой растительности (Куваев, 2006). Однако, отличия эти не столь радикальны как, например, в горах Юга Палеарктики (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Расположение лесного пояса в горах Азиатской Субарктики имеет две основные специфические особенности. Горно-таежные леса почти повсеместно соприкасаются с лесами межгорных долин, предгорий и сопредельных равнин. Общая относительно небольшая высота горных сооружений и субарктический климат предопределяют ограниченность распространения лесов, обычно занимающих по вертикали не более 500-600 м. Характер расположения лесного пояса закономерно обуславливает основополагающую черту горно-лесной авифауны ГАС: настоящих альпийских и арктоальпийских видов птиц в ее составе крайне мало (менее 1% гнездовой авифауны), фактически они отсутствуют. Она остается равнинной, и равнинные виды птиц доходят вслед за лесом до его верхних границ, а некоторые и выше – за его пределы. Абсолютная высота ГАС и высотное положение лесного пояса в их пределах само по себе не является преградой для большинства равнинных видов, и они могут обитать от предгорий до его верхних границ. Более того, схожие условия внешней среды, в том числе общая качественная однородность и, что особен-

но важно, – непрерывность (по вертикали и горизонтали) господствующих в рассматриваемой части Субарктики лесных ландшафтов и отсутствие эффективных факторов изоляции ведет к тому, что во всех ГАС авифауны имеют весьма незначительные отличия. В этих условиях в горах Азиатской Субарктики сложно ожидать образование горных лесных форм, так как это происходит, например, в горах Юга Палеарктики. Там основой для образования горных лесных форм является изоляция горно-лесных массивов, которая в совокупности с региональной спецификой горных условий (в том числе – абсолютной высотой) и дает возможность возникновения новой горной фауны. Существование ее (особенно в начале становления) возможно лишь при отсутствии контакта с исходной формой (Беме, Банин, 2001). В основе имеющихся различий на подвидовом уровне между лесными авифаунами ГАС лежат факторы, связанные с общей пространственной дифференциацией форм на обширной части материка, а не с их региональной изоляцией в отдельных горных странах.

Как и лесной пояс, подгольцовый пояс располагается в пределах определенных высот, которые, однако, в зависимости от местных специфических условий каждой из рассматриваемых нами горных стран Азиатской Субарктики, могут отличаться. Иногда, как , например, в ряде районов Полярного Урала, Плато Путорана, Анабарского плато, хребта Кулар (Якутия), Корякского нагорья подгольцовые кустарники и редины смыкаются с равнинной лесотундрой (Пармузин, 1979; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Подгольцовые кустарники и редины, начинаясь у подножий, поднимаются до гольцов. Местами они могут быть значительно фрагментированы, или даже «выпадать» из состава высотной поясности, что происходит, например, в восточных районах Путорана (Водопьянова, 1976 а). Авифауна подгольцов отличается от авифауны горной тайги тем, что формируется в условиях еще больших амплитуд вертикального расчленения рельефа. Сказывается широкое распространение скал, крупноглыбовых и мелкообломочных осыпей, выходов коренных пород и т.д. Как и в горной северной тайге, количество равнинных видов, обитающих в подгольцах, составляет абсолютное большинство. Однако, доля горных (альпийских и арктоальпийских) видов в гнездовой авифауне здесь несколько больше (5% гнездовой авифауны). Несмотря на то, что подгольцовые кустарники и редины ГАС по общему характеру похожи на равнинные, они приобретают ряд горных черт, которые отражены в общем характере населяющей их авифауны. В авифауне горных степей Южной Палеарктики, развивающихся выше пояса горных лесов, количество горных видов, в основном связанных в своем распространении с вертикально расчлененным рельефом, возрастает более интенсивно, чем в подгольцах гор Азиатской Субарктики.

Горные тундры гольцового пояса во всех горах Азиатской Субарктики представлены в самых верхних частях хребтов и плато. Выше располагаются каменистые гольцовые пустыни и местами небольшие ледники и снежники (Куваев, 2006). Количество горных (альпийских и арктоальпийских) видов в гольцах еще больше, чем в подгольцах и тем более в лесном поясе (13,4% гнездовой авифауны). Своеобразие и самобытность пояса горных тундр Азиатской Субарктики, его экстремальные метеорологические условия способствовали формированию здесь собственной авифауны (или, как минимум, специфических орнитокомплексов), виды которой нигде, кроме гор, не встречаются. Однако, и в этот пояс заходит на гнездовье до-

статочно много равнинных птиц. Особенно это относится к равнинно-тундровым видам. Причем их тем больше, чем ближе к зональной тундре расположен участок горных тундр. Иногда, как, например, в ряде районов Полярного Урала, Анабарского плато, Корякского нагорья в силу нелинейности зональных и высотных границ гольцы смыкаются с равнинной тундрой, что радикально облегчает массовое и экологически почти беспрепятственное проникновение равнинно-тундровых видов в верхние части гор (табл. 1 приложения).

Горные водоемы во всех горах Азиатской Субарктики, как и в горах Юга Палеарктики, являются интрапоясными включениями. Реки и ручьи, берущие начало из-под снежников и ледников, как правило, пересекают все горные пояса. Различного типа озера и примыкающие к ним (или долинам рек) болота и сырые луга, бывают расположены на разных высотах в различных горных поясах (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996). Наиболее широкое распространение водные и околоводные местообитания получают на наветренных горных склонах, получающих максимальное количество осадков, а также на плоских вершинах горных плато, где имеются условия не только для скоротечного транзита воды, но и зарегулированного ее стока и, соответственно, аккумуляции в процессе плоскостного расширения гидросети. Авифауна горных (гольцовых, подгольцовых, местами горно-северотаежных) водоемов и водотоков гор Азиатской Субарктики в общем довольно однообразна. В основном это равнинные виды, поднимающиеся сюда на гнездовье из сопредельных равнинных тундровых и таежных водоемов (табл. 1 приложения).

Все виды, проникающие из равнин в горы, можно разделить на две группы. Первые – это виды, следующие вглубь горной страны по озерно-речным системам или вдоль прибрежных местообитаний до тех пор, пока они в целом сохраняют равнинные черты. Среди них чернозобая гагара, морянка, серебристая чайка, полярная крачка, галстучник, белохвостый песочник, белая трясогузка. Вторые – это виды, связанные в своем распространении на равнинах преимущественно с водотоками и прибрежными местообитаниями предгорий и активно осваивающие горный ландшафт. Примером могут служить обыкновенный гоголь, большой и длинноносый крохали, луток, горная трясогузка.

В горах Азиатской Субарктики, как и в горах юга Палеарктики, количество горных видов, имеющих достаточно глубокие биологические и экологические адаптации к обитанию на водоемах, невелико. Высший уровень адаптации к обитанию на горных реках ГАС демонстрируют такие горные виды, как каменушка, сибирский и американский пепельный улиты (Кищинский, 1988). Трофически они связаны с реофильным бентосом (личинки веснянок, ручейников, хирономид, мошек; поедают и мальков рыб) и гнездятся исключительно в долинах небольших горных быстрых речек, не выходя даже в предгорные, чуть заиленные их участки. Становление этих видов связывается с берингийской областью в районе контакта двух материков (Кищинский, 1988). По историко-геологическим данным в верхненеогеновое и нижнечетвертичное время в Северо-Восточной Азии и Северо-Западной Америке существовали горы, высотой превышавшие современные. Там росли леса, напоминавшие современные горные леса Японских островов, Приамурья и Кордильер, а позже – хвойные леса Южной и Центральной Якутии. По аналогии с современной картиной высотной поясности выше 1800-2000 м над уровнем моря

там должны были развиваться безлесные горные ландшафты субальпийского и альпийского типов. По мнению А.А. Кищинского (1988), именно в такой обстановке шло формирование не только специфических берингийских родов *Heteroscelus* и *Historionicus*, но также вертикальная дифференциация рода *Lagopus*, становление вида *L. mutus* и рода *Plectrophenax*. Генезис достаточно древнего альпийского эндемика Северо-Восточной Азии – большого песочника также связывают с мощными горными хребтами, обрамлявшими в неогене северо-западную часть тихоокеанского бассейна (Кищинский, 1974, 1977 а, б, 1988).

В горах Юга Палеарктики количество горных видов, связанных с водоемами в своей биологии (равно как, собственно, горных видов и в других экологических группах птиц) больше, чем в горах Азиатской Субарктики (Беме, 1975; Беме, Банин, 2001).

Настоящие горные птицы, связанные в своей биологии с водоемами, представлены двумя группами видов. Первая из них, вероятно, наиболее древняя и осталась на горных водоемах со времени активизации горообразовательных процессов горных стран Южной Палеарктики (Беме, Банин, 2001). Возможно, с определенными оговорками подобный эволюционный путь можно предположить для горных видов, характерных для ряда ГАС (каменушка, сибирский и американский пепельные улиты). Вторая группа видов как в горах Азиатской Субарктики, так и в горах Юга Палеарктики связана не столько с абсолютной высотой над уровнем моря, сколько с адаптациями к поиску корма на типично горных прозрачных речках с быстрым течением и твердым каменистым дном (например, стенобионтные обитатели горных рек – оляпки). Такие виды могут обитать на различных высотах, а иногда выходить на равнины. Однако, поскольку на равнинах и севера, и юга Палеарктики в целом рек и речек с такими специфичными характеристиками мало и они значительно разобщены в пространстве, а в горах почти все реки именно таковы, подавляющее большинство видов птиц, связанных с ними, обитает только в горах, что позволяет относить всю эту группу к горным птицам. Таким образом, как и во всех горных высотно-ландшафтных поясах, на горных водоемах ГАС обитает ряд равнинных видов птиц, занимая там местами господствующее положение.

Сравнительный анализ авифауны предгорных равнин и гор Азиатской Субарктики подтверждает закономерность – многие современные равнинные птицы, обитающие в равнинных ландшафтах северной тайги, лесотундры и южной тундры гипоарктического пояса Палеарктики, проникают высоко в горы. Там они занимают ландшафты, сходные с равнинными по общему облику. Некоторые виды заселяют в горных условиях участки (или микроучастки), строго аналогичные тем, которые они осваивают на равнинах (галстучник, золотистая ржанка, варакушка, краснозобый конек, лапландский подорожник). Ряд видов, обладающих большей экологической пластичностью или адаптационными возможностями, могут заселять местообитания, в различной степени отличающиеся от исходных – тех, которых они более или менее строго придерживаются на большей части равнинной составляющей своего ареала (обыкновенная кукушка, сибирская завирушка, синехвостка, бурый дрозд, таловка, вьюрок). Но независимо от уровня экологической пластичности и отличий в стратегии освоения чужеродного ландшафта, большинство равнинных видов, проникающих в верхние части горно-лесного пояса, в подгольцы и еще выше в гольцы, обладают общими особенностями. Все они относи-

тельно легко адаптируются к новым условиям обитания и местам гнездования, многие из них – не имеют узкой кормовой специализации.

Например, в горах Полярного Урала оказываются те же виды, которые осваивают и сопредельные пространства равнинной лесотундры, причем, не только многочисленные или обычные в этой зоне, но и проникающие сюда из соседних лесной и тундровой зон (Морозов, 1989; Романов, 1989 б; Головатин, Пасхальный, 2005). Подавляющее большинство из отмеченных в лесотундре птиц – 110 из 130 – были обнаружены на Полярном Урале (Пасхальный, Головатин, 2005). Как образно отметили М.Г. Головатин, С.П. Пасхальный (2005), равнинные виды продвигаются в горах вверх «широко и свободно». На Полярном Урале лесные виды проникают по кустарникам даже за пределы их сплошного вертикального распространения, не говоря уже о собственно кустарниковых птицах. Достаточно порой отдельных кустов, растущих среди каменистой тундры или курумника, чтобы встретить там, например, варакушку, весничку, таловку, белобровика, чернозобого дрозда, вьюрка, обыкновенную чечетку, овсянку-крошку (Головатин, Пасхальный, 2005). Рябинник в горах Полярного Урала – характерный обитатель скальных каньонов. Обитатели моховых и кустарниковых тундр, в свою очередь, также легко заселяют типично горные местообитания. Помимо вездесущего лугового конька в каменистых горных тундрах Полярного Урала не представляет редкости золотистая ржанка, зимняк, возле озер – фифи. На р.Левой Пайере (Полярный Урал) лапландские подорожники гнездятся в увлажненной горной тундре на высоте 620 м н.у.м., а средние кроншнепы – среди каменистых россыпей на высоте 800 м н.у.м. (Головатин, Пасхальный, 2005).

Для анализа уровня освоения гор Азиатской Субарктики равнинными видами нами были выбраны три модельных региона: Приполярный и Полярный Урал, плато Путорана и горы Якутии. Эти горные территории прекрасно выражены как самостоятельные (отдельные) физико-географические регионы, имеют достаточно четкие внешние границы с обширными классическими равнинами и максимально сходный «континентальный» характер высотной поясности, не осложненный влиянием непосредственной близости океана. Авифауна Приполярного и Полярного Урала сравнивалась с авифаунами северо-восточной части Русской равнины и Западно-Сибирской равнины, авифауна плато Путорана – с авифаунами Западно-Сибирской равнины, Северной и Центральной Эвенкии, бассейнов рек Оленек и Лена, южной окраины Северо-Сибирской низменности, авифауна гор Якутии – с авифаунами бассейнов Лены и Яны (табл. 65). Для соблюдения принципа репрезентативности во внимание принимались авифауны равнинных территорий, лежащих в пределах зон северной тайги, лесотундры и частично крайней южной тундры (Воробьев, 1963; Портенко, 1972, 1973; Андреев, 1974; Гынгазов, Миловидов, 1977; Кречмар и др., 1978, 1991; Естафьев, 1981; 1999; 2005; Вартапетов, 1984; Данилов и др., 1984; Борисов, 1987; Деметриадес, 1988; Кищинский, 1988; Лабутин и др., 1988; Ларионов и др., 1991; Nowak, Pavlov, 1995; Hötker, 1995; Фауна европейского Северо-Востока России.., 1995, 1999; Рябицев, 2001; Равкин, Равкин, 2005; Рогачева и др., 2008). К рассмотрению принимались только гнездящиеся и вероятно гнездящиеся виды птиц.

Самые общие данные о степени проникновения равнинных видов в горы приведены в таблицах 65 и 66.

Таблица 65. Степень преемственности горных и равнинных гнездовых авифаун Азиатской Субарктики

№	Показатели / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Горы Якутии
1	Число равнинных видов в сопредельных равнинах	176	165	145
2	Число равнинных видов, проникающих в горный регион из сопредельных равнин	124	131	118
3	Доля равнинных видов (%), проникающих в горный регион из сопредельных равнин	70	79	81
4	Число видов, не проникающих в данный горный регион из сопредельных равнин, в т.ч.	51	34	25
	– при этом проникающие в другие ГАС	28	27	15
	– вообще не проникающие в ГАС	23	7	10

Примечание: сопредельными к Уралу считались северо-восточная часть Русской равнины и Западно-Сибирская равнина; сопредельными к плато Путорана считались Западно-Сибирская равнина, Северо-Восточная и Центральная Эвенкия, бассейны рек Оленек и Лена, южная окраина Северо-Сибирской низменности; сопредельными к горам Якутии считались бассейны рек Оленек, Лена и Яна; во внимание принимались части указанных равнин, лежащих в пределах Субарктики.

Таблица 66. Удельный вес равнинных видов, проникающих в высотные пояса гор Азиатской Субарктики из сопредельных равнин (в %)

№	Высотно-ландшафтный пояс	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Горы Якутии
1	Гольцовый	27	20	21
2	Подгольцовый	33	29	31
3	Лесной	67	77	82

Примечание: см. табл. 65.

Выявлены следующие общие закономерности:

1. Авифауны обширных сопредельных равнин по числу видов богаче авифаун соответствующих горных регионов. Это обусловлено, в основном, большим видо-

вым разнообразием на равнинах гусеобразных и ржанкообразных, для которых в горах недостаточно подходящих гнездовых местообитаний (обширных болот, озерных мезотрофных экосистем, хорошо выраженных пойм рек и т.д.).

2. Подавляющее большинство (70-81%) равнинных видов из сопредельных равнин проникают в соответствующие горные регионы, достаточно активно осваивают их и в целом составляют основу региональной гнездовой авифауны (табл. 65 и 66). Это в значительной мере определяет высокий уровень сходства авифаун крупных соседних равнинных и горных регионов. Авифаунам последних это придает в целом также преимущественно более равнинный экологический облик. Ареалы большинства равнинных видов Северной Палеарктики захватывают горы Азиатской Субарктики. Свободный видообмен («циркуляция») между равнинными и горными регионами Азиатской Субарктики обуславливает более однородную авифауну на всем ее протяжении независимо от региональных особенностей орографии и рельефа.

3. От 19 до 30 % равнинных видов не проникает в горные системы из соответствующих сопредельных равнин, подчеркивая вероятное наличие местных специфических экологических барьеров, непреодолимых для ряда видов в условиях конкретного региона.

4. Большая часть (55-79%) равнинных птиц, не проникающих в конкретный горный регион Азиатской Субарктики из соответствующих сопредельных равнин, находит такую возможность в других ГАС. Для меньшей части (21-45%) инородные условия обитания в ГАС являются непреодолимым препятствием: они не проникают даже в предгорья ни одной из рассматриваемых нами горных систем (табл. 65). На наш взгляд, это соотношение, хотя и косвенно, указывает на преобладание признаков сходства авифаун ГАС над признаками региональных различий.

В связи с вертикальной дифференциацией ландшафта в горах Азиатской Субарктики различные высотные пояса осваиваются равнинными птицами неодинаково. Отличия, прежде всего, касаются изменения с высотой числа равнинных видов, проникающих в горы, а, следовательно, и степени влияния равнинной авифауны на авифауну различных частей каждого горного региона. Как следует из данных таблицы 66, их число закономерно уменьшается от подножья к вершинам. В состав гнездовой авифауны лесного пояса гор Азиатской Субарктики входит от 67 до 82% (т.е. большинство) равнинных видов, гнездящихся на сопредельных равнинах. Выявлено, что именно в пределах этого высотно-ландшафтного пояса большинство равнинных видов находит экологический рубеж вертикальной составляющей своего распространения. Высота этого рубежа обычно совпадает с высотой средней части лесного пояса соответствующего горного региона, выше которого лесные местообитания претерпевают различного рода изменения, выражающиеся в фрагментации сплошных лесных массивов, уменьшении мощности и густоты древостоя, плотности подлеска, почти полном исчезновении широких речных пойм и т.д. На большую высоту, где распространены подгольцовые ландшафты, проникает заметно меньшее число равнинных видов птиц: около трети (29-33%) гнездовой авифауны сопредельных равнин. Выше, в гольцы, поднимается еще меньше равнинных видов (20-27%).

Выявлена группа видов, которые проникают в гольцы благодаря выклиниванию более низко расположенных поясов. Например, на Полярном Урале, север-

ных окраинах плато Путорана, хребте Кулар (Якутия) горные тундры гольцового пояса местами непосредственно смыкаются с равнинными южными тундрами (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006). Благодаря этому, ряд тундровых видов (золотистая и азиатская бурокрылая ржанки, кулик-воробей, краснозобый конек, лапландский подорожник) напрямую проникают из равнинных тундр в горные, минуя традиционный для большинства равнинных вселенцев «вертикальный» путь поступательного освоения сначала лесного пояса, затем подгольцового и только после этого – гольцового пояса. Некоторые аналогии этого явления приводятся и в работах ботаников. Ряд видов растений «перескакивают» в верхние высотно-ландшафтные пояса плато Путорана, минуя промежуточные пояса, лежащие ниже (Янченко, 2007).

Рассмотрим также некоторые закономерности долготных отличий взаимодействия авифаун равнинных и горных регионов Азиатской Субарктики (табл. 65, 66). К востоку от Приполярного и Полярного Урала гнездовая авифауна обширных равнин, окружающих ГАС, плавно снижается, недосчитываясь 11 видов уже в районе Путорана, теряя далее к горам Якутии еще 20 видов. Это соответствует известной закономерности, согласно которой общее число видов в авифаунах и тундры, и тайги Евразии увеличивается с востока на запад. При этом доля истинно тундровых и истинно таежных видов птиц в данных авифаунах возрастает в обратном направлении. Дело в том, что на западе континента как благодаря природным условиям (отсутствие радикальных преград для расселения, отепляющее влияние Гольфстрима и т.п.), так и благодаря воздействию человека (вырубка лесов, распашка земель, выпас скота и т.п.) многие широкораспространенные и европейские виды проникают далеко в тайгу и далее в тундру (Равкин, Равкин, 2005). На востоке континента представители более южных комплексов за редкими исключениями далеко в тайгу, а тем более в тундру не проникают. Возможно, именно эти количественные и качественные изменения авифауны Северной Палеарктики в широтном направлении объясняют и другие существенные выявленные закономерности. На фоне упоминавшегося обеднения авифауны Азиатской Субарктики с запада на восток доля равнинных видов, проникающих в горные регионы, последовательно возрастает в том же направлении, а доля равнинных видов, вообще не проникающих в горы, соответственно, – сокращается. Эта закономерность проявляется, как при сравнительном рассмотрении авифаун гор Азиатской Субарктики в целом, так и авифаун лесных поясов (табл. 65, 66). Вполне логично предположить что это связано с увеличением в авифауне более восточных районов Азиатской Субарктики удельного веса видов, лучше адаптированных к суровым условиям внешней среды этой обширной части континента. Это, в свою очередь, определяет то, что большая часть авифауны может успешно осваивать не только равнинные территории, но и беспрепятственно проникать в горные регионы. Еще одна закономерность проявляется при анализе особенностей распространения многих равнинных видов, обычных на большей части Северной Палеарктики. При движении на восток эти виды совершенно очевидно «поднимаются» в горы, расширяя вверх вертикальную составляющую своих ареалов. Спектр вариантов этого расширения довольно широк. Подробно они будут рассмотрены в главе, специально посвященной динамике ареалов. Один из наиболее радикальных вариантов с точки зрения трансформации ландшафтной приуроченности демонстрирует, например, перевозчик. «Проникая»

довольно высоко во всех ГАС, на северо-востоке Азии он становится настоящим горным видов, не выходя за пределы горных систем даже в предгорья (Кищинский, 1988). Возможно, «подъем в горы» целого комплекса видов авифауны на востоке Азиатской Субарктики представляет собой один из элементов длительного и очень сложного процесса продолжающегося формирования авифауны ее горных областей. Поступательную динамику этого процесса, вероятно, может поддерживать целый ряд факторов:

1 – в целом типично горный характер Северо-Восточной Азии (Атлас СССР, 1983);

2 – продолжающиеся активные тектонические движения и вертикальное поднятие хребтов в этом горном регионе (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Голубчиков, 1996); развитие авифауны идет на фоне общих специфических горных условий и в процессе общего подъема вместе с территорией;

3 – подчиненное положение равнин в местных ландшафтах; их относительная малая площадь; доминирование долин горного типа (Атлас СССР, 1983); ограниченность жизненного пространства в привычных для птиц равнинно-долинных условиях вынуждает их проникать вверх по склонам и долинам горных водотоков;

4 – специфические экологические условия, обуславливающие более комфортное существование ряда видов в горах, а не в долинах (например, под влиянием инверсии температур и растительности); тесная связь ряда подвидов от специфических ландшафтов, имеющих с ними общую эволюционную судьбу (например, восточные подвиды кедровки *(N. c. kamtschatkensis Barr.-Ham.)* и щура *(P. e. kamtschatkensis (Dyb.)*;

5 – общее климатическое потепление и, как следствие, расширение вверх ландшафтно-биотопических условий, позволяющих проникать вместе с ними соответствующим видам (Ваганов и др., 1996; Naurzbaev, et al., 2004);

6 – достаточно большое количество в местной авифауне экологически пластичных видов, относительно легко проникающих в горы по участкам пригодных местообитаний.

Следует отметить, что в отличие от авифауны лесного пояса (и авифауны в целом), в гольцовом и подгольцовом поясах доля равнинных видов птиц достигает максимума в самых западных частях цепи ГАС – Приполярном и Полярном Урале (табл. 66). Это связано с достаточно широким проникновением многих видов из равнинных тундр в горные на значительной по протяженности линии их прямого контакта (табл. 1 приложения).

Закономерность, рассмотренная выше, заключается в том, что в «макромасштабе» авифауны гор Азиатской Субарктики по числу видов беднее авифаун сопредельных с ними обширных равнин, относящихся к числу крупнейших на Евразийском материке. Однако эта закономерность не всегда проявляется при сравнении авифауны горных регионов с авифаунами примыкающих вплотную к ним меньших по площади равнинных предгорий, большая часть территории которых лежит в непосредственной близости от края гор (так сказать, составляющих их ближайшее окружение). Это один из аспектов имеющихся региональных отличий. В качестве примера приведем Верхоянский хребет (Якутия) и плато Путорана, авифауны которых демонстрируют различные соотношения видового богатства внутренней части горной страны и соседних предгорий.

Авифауна водораздельного (осевого) участка гор Центрального Верхоянья исследовалась (10 лет) по 132° в.д., от предгорий до высоты 2000 м н.у.м. (Исаев, Борисов, 1991; Николин, 1991; Борисов и др., 1995, 1996; Соломонов и др., 2002). Было показано, что в пределах водораздельной (осевой) части горной страны из 94 отмеченных видов птиц гнездится всего 64 вида. В предгорьях же гнездовая авифауна намного богаче. В ее составе 121 вид в южных и 90 видов в северных предгорьях. Очевидно, что при движении вглубь Верхоянской горной страны происходит качественное и количественное обеднение авифауны. В силу того, что многие равнинные виды не проникают в горы, на территории осевой части гор гнездится всего лишь 52% видов, обитающих в южных предгорьях, и 71% – обитающих в северных.

В лесных биотопах лесного пояса плато Путорана гнездование доказано или может считаться вполне вероятным для 129 видов птиц (Романов, 2006 д). По видовому разнообразию лесная авифауна плато Путорана уступает авифауне северной тайги, распространенной на обширных равнинах западнее и восточнее этого региона (что рассмотрено выше), а также авифауне средней тайги, распространенной в более южных широтах Средней Сибири (Рогачева, Вахрушев, 1983; Рогачева, 1988; Рогачева и др.,1987, 1988, 1991, 2008). Одновременно с этим, в пределах северотаежной подзоны Среднесибирского региона в целом, плато Путорана является районом, где авифауна лесных ландшафтов достигает максимального разнообразия. Данная закономерность проявляется на фоне существенной обедненности видами (в сравнении с путоранской) равнинных авифаун Центральной и особенно Северо-Восточной Эвенкии, непосредственно примыкающих к плато с юга и востока. По орнитогеографическому делению (Рогачева и др., 2008) Центральная Эвенкия занимает Нижнетунгусский северотаежный (правобережный) участок, а Северо-Восточная – Ессейско-Котуйский лесотундрово-северотаежный участок. Гнездовая авифауна этих регионов насчитывает, соответственно, 110 и 80 видов (Пузаченко, 1968; Вахрушев, Варушева, 1987; Кузнецов и др., 2007; Рогачева и др., 2008). Указанные соотношения объясняются тем, что на сильно пересеченной местности в горных условиях плато формируется сложное кружево самых разнообразных лесных биотопов, привлекающих намного больше видов птиц, чем однообразные ландшафты равнинной северной тайги. В результате в отличие от Верхоянья на плато Путорана мы можем наблюдать обратную закономерность: увеличение биоразнообразия с продвижением от предгорий вглубь горного массива (Романов, 1996).

Приведенные региональные различия в соотношении видового богатства авифаун гор и предгорий связаны, главным образом, с имеющимися отличиями местных условий внешней среды (прежде всего – рельеф, в меньшей степени – континентальность климата), параметры которых оказывают влияние на степень активности проникновения равнинных видов в горы. Среди экологических особенностей Верхоянского хребта, сдерживающих проникновение многих видов птиц из предгорий и отличающих его от Путорана, – существенно более высокое общее положение территории (Атлас СССР, 1983). Кроме этого, данный горный массив в поперечном сечении имеет треугольный профиль хребта, что влечет значительное увеличение угла наклона речных долин, сокращение длины их долин, а, следовательно, площади, разнообразия и полноценности долинных биотопов, по которым в основном идет проникновение и распространение равнинных видов

в горах. Плато Путорана предоставляет вселенцам более благоприятные условия. Оно имеет в поперечном сечении профиль широкой трапеции, повсеместно расчлененной густой сетью глубоких (в ряде случаев сквозных) тектонических долин, абсолютная высота дна которых лишь ненамного превышает высоту окружающих предгорий. В совокупности с огромной длиной транспуторанских «магистральных» долин, днища и склоны которых на всем своем протяжении покрыты полноценными северотаежными лесами (в комплексе с прирусловыми участками лугов и кустарников), это позволяет проникать вглубь горного массива большему числу видов птиц. Аналогичное значение очень эффективного экологического русла для проникновения внутрь гор Полярного Урала различных равнинных видов имеет р.Собь (Головатин, Пасхальный, 2005). Она в совокупности с р.Елец образует глубоко врезанную, и при этом очень широкую и хорошо облесенную долину, насквозь рассекающую хребты Полярного Урала, что способствует почти беспрепятственному проникновению в горы птиц из западных и восточных предгорий. В этом месте практически вплотную к Полярному Уралу приближается с восточной стороны р.Обь, а с западной р.Уса – своеобразные крупные экологические каналы, вдоль которых к северу проникает масса видов. Часть из них попадает в горы по долине р.Собь, абсолютная высота и господствующие ландшафты которой почти не отличаются от предгорий. В качестве примеров можно привести трехпалого дятла, кукшу, сороку, пеночку-теньковку, славку-завирушку, синехвостку, черноголового чекана, обыкновенную чечевицу (Головатин, Пасхальный, 2005). В горные системы Южной Палеарктики многие виды равнинных птиц также проникают чаще всего по долинам рек (Страутман, 1954; Ирисов, 1997; Беме, Банин, 2001).

Парадокс заключается в том, что описанные региональные особенности литогенной основы, главным образом геологического и геоморфологического плана, закономерно облегчая проникновение равнинных видов вглубь горных массивов по лесным местообитаниям в горизонтальной плоскости, не менее закономерно затрудняют этот же процесс в вертикальном направлении (снизу вверх). Рассмотрим этот аспект в числе прочих, несомненно, определяющий закономерности формирования авифауны гор Азиатской Субарктики.

Гнездовая авифауна гольцового пояса гор Азиатской Субарктики содержит достаточно много видов птиц, экологически не связанных с ландшафтами горных вершин. Среди них прибрежные, кустарниковые, лугово-кустарниковые и кустарниково-опушечные виды, а также виды, населяющие преимущественно осветленные разреженные леса и редколесья. При подробном анализе распространения этих видов в гольцах различных ГАС выявлены существенные различия в масштабах охвата осваиваемого ими пространства. Например, на плато Путорана их проникновение в гольцы ограничено ничтожно малыми по площади участками соответствующих биотопов, среди обширных территорий с абсолютно чуждым для них ландшафтом, куда они вообще не проникают. Их распространение можно охарактеризовать как точечное. Основное препятствие к их более широкому распространению в гольцах Путорана обусловлено, по нашему мнению, спецификой местного рельефа. Авифауна гольцов формируется в условиях высоко приподнятых плоских поверхностей плато, резко ограниченных со всех сторон высокими, почти отвесными склонами, с обилием скальных обрывов, обвальных и осыпных участков, обеспечивающих эффективную экологическую изоляцию. Следствие

этого – почти полное отсутствие относительно пологих долин средних и мелких водотоков с «переходными» ландшафтами от нижних поясов высотного профиля к верхним, которые играли бы роль экологических русел для более широкого проникновения равнинных видов птиц в гольцовый пояс. Архитектура рельефа классического складчатого хребта, например, Верхоянского, наоборот предопределяет густую сеть долинок таких водотоков. Поэтому по зарослям низкорослых ивняков и ерников вдоль многочисленных горных ручьев и мелких речек в гольцы гор Якутии широко проникают обыкновенная чечевица, обыкновенная чечетка, овсянка-крошка, полярная овсянка, сибирский жулан, таловка, бурый дрозд, белокрылый клест (Воробьев, 1963). Проникновению равнинных видов в пределы ровных столовых вершин горных плато, лежащих почти на одной высоте, с ничтожным вертикальным расчленением рельефа, препятствуют также развитие на занимаемой ими огромной площади достаточно однообразных гольцовых ландшафтов. Вкрапления же небольших участков кустарниково-разнотравных биотопов, связанных с пересеченной местностью, и прежде всего с долинками ручьев и речек, очень редки. А как показывают наблюдения в горах Якутии (Воробьев, 1963) и на Полярном Урале (Морозов, 1989), именно для сильно пересеченной местности с развитой сетью водотоков характерна мозаика подобных биотопов, куда в пределы гольцового пояса и проникает большинство равнинных видов.

На равнинах аналогичным образом – по долинам рек, в зону тундры проникают многие широкораспространенные и бореальные виды птиц из расположенных южнее ландшафтов зональной лесотундры и тайги. Главные подобные экологические русла проникновения на равнинах Азиатской Субарктики приурочены к наиболее крупным речным долинам, простирающимся в широтном направлении – Оби, Енисея, Котуя, Оленька, Яны, Индигирки, Колымы. По ним далеко на север за пределы зональной части ареала проникают многие виды птиц. В дальнейшем часть видов, образовавших устойчивые гнездовые популяции в этих интразональных ландшафтах, могут освоить и плакорные местообитания (Успенский, 1965, 1969).

Авифауна гор Азиатской Субарктики, с точки зрения взаимосвязи с формированием авифаун сопредельных равнинных регионов, могла формироваться в результате двух отличающихся процессов. Во-первых, в результате поднятия территорий с уже сформированной равнинной авифауной бореального или бореально-гипоарктического облика. Гипотетически можно представить, что в дальнейшем она развивалась как высотная производная равнинной исходной фауны. Во-вторых, в результате продвижения равнинной авифауны бореального или бореально-гипоарктического облика в горные районы, освобождающиеся от ледниковых покровов. Схематически можно охарактеризовать продвижение равнинной исходной авифауны в горы как ее экспансию в пределы перигляциальных горных территорий. При этом, несомненно, оба процесса были намного более сложны по сути, а их региональные отличия зачастую нивелировались достаточно сходными пространственно-временными особенностями формирования факторов внешней среды (рельеф, климат, гидросеть, растительность). Кроме этого, оба указанных процесса могли проходить в одном регионе одновременно или периодически сменяя друг друга. Это вполне согласуется с палеогеографическими данными о чередовании ледниковых периодов и более теплых межледниковий, а также характером тектонической активности на территории ГАС (Голубчиков, 1996). Полагаем, что заселение высокогорий видами из нижележащих поясов и с сопредель-

ных равнин продолжается и в настоящее время. К сожалению, данных мониторинга фауны и населения птиц горных районов Азиатской Субарктики крайне мало (хотя и они есть: речная крачка, синехвостка, американский бекасовидный веретенник, обыкновенная пустельга, мохноногий сыч). А сведения по многолетней динамике авифауны в вертикальной плоскости вообще отсутствуют. Но существуют косвенные данные, указывающие на возможность и даже высокую вероятность этого явления. Например, с поступательными климатическими изменениями в сторону потепления (Kaufman et al., 2009; Loarie et al., 2009; Post et al., 2009) в Евразии только за последние 100 лет связывают существенное продвижение на север многих видов. В зону тундры из лесотундры и тайги проникли, например, малая чайка (Романов, 1989 а; Рогачева и др., 2008), таловка, весничка, белобровик, рябинник и многие другие виды птиц (Успенский, 1969). Кроме этого, во многих районах мира в результате таяния происходит сокращение размеров ледников (Svensson et al., 2004; Velicogna, Wahr, 2005; Komori, 2008), а в Северной Азии – еще и продвижение кустарниковой растительности вверх по горным склонам (Ваганов и др., 1996; Naurzbaev, et al., 2004; Головатин, Пасхальный,

Таблица 67. Степень фаунистической общности авифауны лесного пояса плато Путорана и таежных авифаун равнинных районов Евразии

Показатели / Регионы	1	2	3	4
Коэффициент фаунистической общности (КФО)	74% (59%)	80% (67%)	64% (47%)	60% (43%)

Примечание: в расчет принимались виды, достоверно гнездящиеся, и виды, гнездование которых вероятно; 1 — северная тайга Западной Сибири (Гынгазов, Миловидов, 1977; Вартапетов, 1984; Данилов и др., 1984; Рогачева и др., 1987; Равкин, Равкин, 2005; Рябицев, 2001); 2 — северная тайга Якутии (Воробьев, 1963; Андреев, 1974; Лабутин и др., 1988); 3 — северная тайга Северной и Центральной Эвенкии (Вахрушев, Вахрушева, 1987; Волков, 1988; Кузнецов и др., 2007); 4 — средняя тайга Средней Сибири (Рогачева, 1988; Рогачева и др., 1988, 1991, 2008); коэффициент фаунистической общности (КФО), определенный по формуле Серенсена, приведен в таблице без скобок, определенный по формуле Жаккара, приведен в таблице в скобках.

Таблица 68. Степень фаунистической общности авифаун водно-околоводных ландшафтов плато Путорана и равнинных районов Евразии

Показатели / Регионы	1	2	3	4
Коэффициент фаунистической общности (КФО)	75% (60%)	79% (66%)	56% (39%)	63% (46%)

Примечание: см. табл. 67.

Таблица 69. Степень фаунистической общности авифаун лесных ландшафтов плато Путорана и равнинных районов Евразии

Показатели / Регионы	1	2	3	4
Коэффициент фаунистической общности (КФО)	74% (59%)	81% (68%)	69% (53%)	59% (42%)

Примечание: см. табл. 67.

Таблица 70. Степень фаунистической общности авифаун горных редколесий Путорана и зональной лесотундры на равнинах Евразии

Показатели / Регионы	1	2	3	4
Коэффициент фаунистической общности (КФО)	42% (27%)	51% (34%)	48% (32%)	43% (27%)

Примечание: в расчет включены только гнездящиеся виды; 1 — Ямал (Данилов и др., 1984; Равкин, Равкин, 2005; Рябицев, 2001); 2 — Таймыр (Рогачева, 1988); 3 — Анабарская лесотундра (Гладков, Залетаев, 1965; Успенский, 1965; Бабенко, 2007); 4 — Якутия (Воробьев, 1963; Сыроечковский и др., 1996); коэффициент фаунистической общности (КФО), определенный по формуле Серенсена, приведен в таблице без скобок, определенный по формуле Жаккара, приведен в таблице в скобках.

Таблица 71. Степень фаунистической общности авифаун горных тундр Путорана и зональных тундр на равнинах Евразии

Показатели / Регионы	1	2	3	4
Коэффициент фаунистической общности (КФО)	27% (15%)	26% (15%)	32% (20%)	18% (18%)

Примечание: в расчет включены только гнездящиеся виды; 1 — Ямал (Данилов и др., 1984; Равкин, Равкин, 2005); 2 — Таймыр (Рогачева, 1988; Nowak, Pavlov, 1995; Hötker, 1995); 3 — Анабарские тундры (Гладков, Залетаев, 1965; Успенский, 1965); 4 — Якутия (Воробьев, 1963; Сыроечковский и др., 1996); коэффициент фаунистической общности (КФО), определенный по формуле Серенсена, приведен в таблице без скобок, определенный по формуле Жаккара, приведен в таблице в скобках.

2005). Мы рассматриваем комплекс этих фактов как аргумент в пользу возможно продолжающегося освоения равнинными видами горных территорий.

Продолжение заселения высокогорий равнинными видами в современную эпоху имеет место и в горах Южной Палеарктики (Беме, Банин, 2001). В них на начальных этапах такого заселения постепенно формируются высокогорные популяции, более или менее хорошо изолированные от популяций, живущих в нижележащих поясах и на равнине.

Тесная взаимосвязь и сходство равнинных и горных авифаун Азиатской Субарктики прослеживается, прежде всего, на уровне достаточно высокой степени общности их современного видового состава. Это можно продемонстрировать на примере плато Путорана, которое в данном случае принято за «точку отсчета» (табл. 67, 68, 69, 70, 71).

Характерно максимальное сходство лесных (северотаежных) авифаун гор и равнин Азиатской Субарктики. Сходство авифаун равнинных и горных тундр значительно меньше. Это вполне согласуется с тем, что в общей мозаике ландшафтов рассматриваемой части Азиатской Субарктики лесные занимают преимущественно непрерывное единое пространство, а тундровые – хотя и обширные, но в значительной мере изолированные участки. Соответственно, почти повсеместный в пределах Азиатской Субарктики непосредственный контакт равнинных и горных северо-таежных лесов предопределяет возможность широкого видообмена между их авифаунами (и прежде всего проникновение равнинных птиц в горы), а, следовательно, и большую однородность. Тундровые авифауны гор и равнин Азиатской Субарктики в целом наиболее обособлены, имеют меньше сходства и потому не столь однородны, как лесные, в силу большей взаимной пространственной удаленности как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскости. Пространственные дизъюнкции тундровых ландшафтов затрудняют свободный видообмен между авифаунами их горных и равнинных аналогов, заметно снижают интенсивность проникновения равнинных видов из равнинных тундр в горные тундры гольцов. Однако, в наиболее северных районах Азиатской Субарктики, где на обширных пространствах равнинные тундры непосредственно смыкаются с горными, обмен видами между их авифаунами значительно активизируется, в силу чего существенно возрастает и уровень их взаимного сходства (табл. 1 приложения).

Таким образом, приведенные факты свидетельствуют о проявлении еще одной общей закономерности, справедливой для всех гор Азиатской Субарктики. Суть ее сводится к прямой зависимости уровня сходства современных авифаун горных и равнинных ландшафтных аналогов (тайга, редколесье, тундра) от линейной протяженности зон их непосредственного контакта.

В целом, подавляющее большинство видов птиц, гнездящихся в лесном, подгольцовом и гольцовом поясах ГАС, широко распространены, соответственно, в северо-таежных, лесотундровых и южно-тундровых ландшафтах равнин Северной Палеарктики. На наш взгляд, данная закономерность свидетельствует о генетической связи происхождения и формирования авифаун горных и равнинных аналогов этих ландшафтов.

В составе авифауны лесных ландшафтов гор Азиатской Субарктики нет специфических горных подвидов, и качественно она идентична авифауне сопредельных равнин. В подгольцовой авифауне наиболее восточных горных регионов Азиатской

Субарктики уже появляются подвиды кедровки *(N. c. kamtschatkensis Barr.-Ham.)* и щура *(P. e. kamtschatkensis (Dyb.)*, связанные со специфическими горными зарослями кедрового стланика. Однако, и они сформировались в процессе адаптаций к подгольцовым «стланиковым» условиям средней части гор широкораспространенных равнинных исходных форм (Кищинский, 1988). Еще более интересны исторические связи наиболее «горной» гольцовой авифауны с авифауной равнинно-тундровых ландшафтов. Общность генезиса авифаун горных и равнинных тундр Азиатской Субарктики подробно проанализирована в работах А.А. Кищинского (1974, 1977 а, б, 1988). Наиболее примечательным является обзор специфической и очень характерной для Азиатской Субарктики группы арктоальпийских видов, которые в рамках анализируемых нами географических объектов (гор) являются характерными обитателями высокогорий. К арктоальпийцам отнесены тундряная куропатка, хрустан, рогатый жаворонок, пуночка (Кищинский, 1988). В целом в современную эпоху арктоальпийцы, а также обыкновенная каменка широко распространены как в верхних поясах гор Субарктики и Арктики, так в равнинных местообитаниях в пределах зональных тундр. Их «двойственное» распространение объясняется рядом причин.

Генетические корни арктоальпийской авифауны лежат в Евразии и Берингийской области. Причем только часть арктоальпийских птиц, по мнению А.А. Кищинского (1988), формировалась в северных высокогорьях (тундряная куропатка, пуночка), а другая часть генетически связана не с горами, как считали некоторые исследователи (Johansen, 1956, 1958; Hoffman, Taber, 1967), а с аридными, более или менее равнинными областями Южной Палеарктики. Это рогатый жаворонок, хрустан, обыкновенная каменка. Для них характерны узкая область зимовок и «континентальные» пути пролета. Таким образом, их начальное формирование шло в ландшафтах весьма далеких не только от арктических, но и, что особенно важно, – и от альпийских (Кищинский, 1988). Важно, что, несмотря на различные предполагаемые изначальные пути становления этих видов, у них оказались схожие предпочтения (или возможности адаптаций) к экологическим условиям внешней среды. Все эти виды, видимо, уже на ранних этапах своего формирования оказались индифферентны к степени вертикального расчленения рельефа, что позднее в совокупности с другими особенностями позволило им адаптироваться в качестве «горно-равнинных» форм. Как полагал А.А. Кищинский (1988), в начале плейстоцена все исходные формы современных арктоальпийских птиц уже существовали в горах или равнинных степях Северной Азии. По мере похолодания (в горах – снижение верхней границы леса) и развития вечной мерзлоты нижнечетвертичные северные степи трансформировались в перигляциальные тундростепи, а затем – в современные тундры; нижнечетвертичные высокогорные экосистемы – в горные тундры. Местами те и другие образовывали зоны контакта, происходил фаунистический и флористический обмен, и различия между экосистемами (в том числе и сообществами птиц) пологих каменистых горно-тундровых склонов и сухой зональной плакорной тундры нивелировались (Вангенгейм, 1976; Верещагин, Громов, 1977; Авенариус и др., 1978; Кищинский, 1988). Тот ограниченный набор форм, как горных, так и равнинных тундростепных, для которого различия эти оказались экологически несущественны, в процессе адаптации ко все более суровым климатическим условиям и смене кормовых объектов вошел в состав обоих этих

экосистем, образовав современный арктоальпийский комплекс. По мнению А.А. Кищинского (1988), основной областью его формирования был север Восточной Сибири, где ледники никогда не занимали особенно больших пространств, а безлесные горные и равнинно-тундровые ландшафты имели широкое распространение (Караваев, 1955; Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977; Савина, 1986; Андреев, 1989; Томская, 1989) и особенно легко вступали в контакты. Было бы логичнее ожидать формирование комплекса арктоальпийских видов, «горно-равнинных» по своей экологической сущности, в пределах самого большого по площади горного участка севера Евразии. Тем более, что в пределах этого достаточно консолидированного комплекса горных стран широчайшее распространение имеют и обширные речные, и межгорные равнины. По мере своего окончательного становления перигляциальные ландшафты в конце плейстоцена заняли огромную территорию – от Европы до гор Южной Сибири и Аляски, которая в то время периодически соединялась с северо-востоком Азии, но была изолирована от южных частей Северной Америки кордильерским ледниковым щитом (Hopkins, 1972). В этом широком сплошном ареале, вероятно, к концу плейстоцена расселились арктоальпийские ныне птицы (Кищинский, 1988).

«Равнинный аспект» в экологии арктоальпийских птиц проявляется и в характере их современного распространения. Арктоальпийские виды почти везде приурочены к идентичным типам местообитаний – сухим каменистым или щебнистым склонам и плато (независимо от макрорельефа) с достаточно разнообразной растительностью плакорного тундрового типа (но не мохово-осоковой). Несколько более тесно связана собственно с горным ландшафтом лишь пуночка. Конфигурация ареалов и экологические связи арктоальпийцев свидетельствуют о том, что окончательное становление арктоальпийских таксонов и их ареалов происходило, по-видимому, в процессе формирования мезофильно-тундровых типов экосистем как в горах, так и на равнинах (Кищинский, 1988). Горные и равнинно-тундровые популяции арктоальпийских форм, во всяком случае, в областях контакта, не имеют таксономических различий. По данным А.А. Кищинского (1988), контактирующие популяции равнинных тундр и гор неотличимы как в Северо-Восточной Сибири, так и в Северо-Западной Америке *(L. m. nelsoni, L. m. rupestris)*, а далее к югу сменяются другими подвидами. Это свидетельствует о том, что экологические различия между горной и равнинной тундрой, непреодолимые для других видов равнинных тундр и гор, для арктоальпийцев не имеют даже расообразующего значения (Кищинский, 1988).

Выше были рассмотрены различные аспекты общей закономерности проникновения птиц из равнин в горы и их роли в формировании горной авифауны. Проанализируем теперь закономерности обратного процесса.

Вершины гор Азиатской Субарктики представляют собой достаточно изолированные районы с исключительно экстремальными экологическими условиями (Голубчиков, 1996). В соответствии с этим, гольцовая авифауна крайне бедна видами. Немногочислен набор как «проникающих» видов, так и специфических альпийских видов – экологически тесно связанных с вертикально расчлененным рельефом. Более того, подавляющее большинство последних, обладая глубокими адаптациями к условиям обитания в альпийском ландшафте, не в состоянии вселяться в ландшафты более низко расположенных высотных поясов и обога-

щать их авифауну. Исключения из этого правила единичны: в Северо-Восточной Азии – сибирский вьюрок в приморских частях Корякского нагорья, в Северной Америке – горный конек (Кищинский, 1988). Поэтому в пределах Азиатской Субарктики авифауна равнин по отношению к авифауне гольцовых вершин закономерно выступает как «донор», а гольцовая по отношению к равнинной – лишь как «реципиент». В какой-то мере исключением из этой общей закономерности являются арктоальпийские виды птиц. Сформировавшиеся в экологически сходных «горно-равнинных» перигляциальных условиях, они обладают «универсальными» адаптациями, позволяющими находить подходящие местообитания не только в гольцовом поясе ГАС, но и в более низких поясах и даже в холмистых равнинах предгорий. Например, на плато Путорана отмечены случаи, когда хрустан или тундряная куропатка спускаются из гольцового в подгольцовый пояс по сухим участкам дриадово-лишайниковых тундр (Романов, 1996). В лесном поясе Полярного Урала известны крайне редкие случаи гнездования тундряной куропатки и обыкновенной каменки (Головатин, Пасхальный, 2005).

Практически однонаправленный обмен видами между горными и равнинными авифаунами иллюстрирует значительно более глобальную закономерность: экстремальные ландшафты осваивают, прежде всего, менее специализированные, экологически пластичные, как правило, широко распространенные виды из соседних ландшафтов с более мягкими экологическими условиями. И если в ГАС вектор этого видообмена направлен почти исключительно вертикально вверх, то в природных зонах на равнинах Субарктики – почти исключительно горизонтально на север. Этот аналогичный процесс широко распространен, например, на границе лесотундровой и тундровой зон, или на границах подзон зоны тундры (Чернов, 1975, 1980; Стишов и др., 1989).

Виды, имеющие глубокие адаптации к наиболее экстремальным условиям существования, как в горах, так и на равнинах, достаточно строго приурочены в своем распространении к областям с господством этих условий. Высокая специализация к этим определенным условиям среды ограничивает возможность их проникновения, а тем более освоения, любых иных местообитаний, даже – с более мягкими характеристиками внешней среды. Поэтому типично горные виды птиц практически не спускаются на гнездовье в более низкие высотные пояса, а эоаркты и гемиаркты не встречаются к югу от границ, соответственно, арктической и типичной подзон тундры (Чернов, 1975, 1980; Стишов и др., 1989; Головатин, Пасхальный, 2005).

6.6. Фаунистическая и географо-генетическая структура авифауны гор Азиатской Субарктики. Территориальная удаленность как фактор различий региональных авифаун

Горы Азиатской Субарктики образуют цепь протяженностью с запада на восток около 5,5 тыс. км и расположены на севере Евразии в пределах обширной полосы перехода от таежных к южно-тундровым ландшафтам (Пармузин, 1979). Поэтому авифауна этой обширной части суши гетерогенна, образована видами, принадлежащими к различным типам фаун (Штегман, 1938) и различным географо-генетическим группам (Чернов, 1976, 1980; Кищинский, 1977, 1988). Орнитогеографические зако-

Таблица 72. Число видов различных типов фаун в авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	17	25	25	22	15	19	30
2	Сибирский	42	57	31	55	56	41	71
3	Европейский	18	4	–	1	1	–	19
4	Китайский	3	5	0	5	11	6	13
5	Тибетский	–	–	–	3	4	3	4
6	Широкораспространенные	49	46	21	44	46	37	59
7	Американский	–	–	–	–	–	1	1

Примечание: к видам сибирского типа фауны в горах Якутии, Колымском и Корякском нагорьях, и колонке «Всего» отнесены также 2 сибирско-американских вида.

номерности в пределах гор Азиатской Субарктики прослеживаются как в широтном, так и в меридиональном направлении. Авифауна ГАС имеет самые тесные генетические связи с авифаунами сопредельных территорий.

Горные системы, в том числе и горы Азиатской Субарктики, носят интразональный характер в общей схеме природной зональности Палеарктики (Исаченко, Шляпников, 1989). Вместе с тем, в ГАС развиваются экологические условия, соответствующие всем основным географическим зонам Палеарктики, которые эти горы пересекают (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987). Это послужило экологической предпосылкой для формирования здесь гетерогенной авифауны, имеющей связи с соответствующими фаунистическими и географо-генетическими комплексами Палеарктики. В силу своего географического положения в горах Азиатской Субарктики в наибольшей степени проявляется контакт двух типов фаун – арктической и сибирской, а на крайнем западе (в области Уральских гор) еще и европейской. В горных условиях сталкиваются два различных ландшафта – гипоарктический и бореальный, с образованием широкого спектра переходных ландшафтов, иногда весьма специфичных (берингийская лесотундра). Экотонный характер авифауны наиболее выражен в северных частях ГАС и обусловлен смешением элементов упомянутых типов фаун вследствие островного ленточного или горно-долинного взаимопроникновения тундровых и лесных участков. Мозаика размещения соответствующих ландшафтов в ГАС всецело зависит от рельефа местности: по вершинам горных массивов тундра простирается далеко на юг, между тем как по межгорным долинам северотаежные и пойменные леса проникают к северу. Все это обусловливает ярко выраженную гетерогенность авифауны гор Азиатской Субарктики.

В формировании авифауны гор Азиатской Субарктики принимают участие виды 6 типов фаун (Штегман, 1938): арктической, сибирской, европейской, китай-

Таблица 73. Соотношение авифаунистических комплексов в авифаунах гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Типы авифауны	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Арктический	13,2	18,2	32,5	16,9	11,3	17,7	15,2
2	Сибирский	32,6	41,6	40,3	42,3	42,1	38,4	36,1
3	Европейский	13,9	2,9	0	0,8	0,7	0	9,6
4	Китайский	2,3	3,6	0	3,9	8,3	5,6	6,6
5	Тибетский	0	0	0	2,3	3,0	2,8	2,0
6	Широкораспространенные	38,0	33,7	27,2	33,8	34,6	34,6	30,1
7	Американский	0	0	0	0	0	0,9	0,5
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

ской, тибетской, неарктической (табл. 72, 73). Их роль и значение в формировании авифауны рассматриваемой области суши весьма различны.

Наибольшее консолидированное значение имеют элементы сибирского (71 вид – 36%) и арктического (30 видов – 15%) типов авифаун, суммарно заметно доминируя над остальными группировками. Элементы европейского (19 видов – 9,6%), китайского (13 видов – 6,6%), тибетского (4 вида – 2,0%) и неарктического (1 вид – 0,5%) типов фаун, центры становления которых лежат далеко от ГАС (или, как минимум, за их пределами), играют второстепенную роль, так как число их невелико, и в силу этого они не имеют сколько-нибудь существенного значения в формировании современных сообществ птиц в ГАС. Несмотря на то, что доля представителей этих типов фаун в авифауне гор Азиатской Субарктики незначительна, они привносят определенную специфику в формирование качественного разнообразия видового состава птиц, отражающую историко-региональный аспект взаимодействия авифаун в процессе их формирования и динамики. Остальные виды авифауны ГАС, региональное происхождение которых к настоящему времени недостаточно ясно, образуют группу широкораспространенных видов. Она представлена 59 видами, составляющими вслед за сибирским типом авифауны около трети (30,1%) всех птиц, гнездящихся в горах Азиатской Субарктики.

Выявлены закономерности пространственного изменения соотношения количества видов различных типов авифаун как в меридиональном, так и в широтном направлении. На показательных примерах целого ряда горных стран Азиатской Субарктики и Южной Палеарктики продемонстрирована основная закономерность: влияние элементов того или иного типа фауны в структуре авифауны горного региона тем ниже, чем больше пространственная удаленность конкретной горной системы от ареала исторического формирования того или иного типа фауны.

Таблица 74. Динамика соотношения авифаунистических комплексов в меридиональном направлении (%)

№	Типы авифауны	Горы Якутской Субарктики	Алданское нагорье	Хингано-Буреинское нагорье	Северный Сихотэ-Алинь	Южный Сихотэ-Алинь
1	Арктический	16,9	3,2	1,1	0,6	0
2	Сибирский	42,3	44,4	30,5	26,5	25,6
3	Европейский	0,8	4,0	6,4	4,5	8,3
4	Китайский	3,9	11,3	29,9	34,8	41,0
5	Тибетский	2,3	4,0	2,1	1,9	1,3
6	Монгольский	0	0	1,1	0	0
7	Широкораспространенные	33,8	33,1	28,9	31,6	23,7
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Примечание: к видам сибирского типа фауны в горах Якутской Субарктики отнесены также 2 сибирско-американских вида.

Объективность действия пространственного фактора формирования авифаун различных горных систем Азиатской Субарктики подтверждают данные таблиц 72, 73, 74.

В качестве модельных регионов, где демонстрируются закономерности широтных изменений, выбраны горные страны, расположенные в полосе суши, простирающейся приблизительно между 128-150 меридианами от хребтов Верхоянского и Черского на севере до Сихотэ-Алиня на юге (табл. 74).

В хребтах Верхоянском и Черского виды сибирского типа фауны играют определяющую роль (42,3%) в сложении горно-субарктической авифауны.

Будучи господствующими элементами (44,4%) в авифауне значительно более широкой части континента Восточной Сибири, они сохраняют уровень своего влияния и в значительно более южных горных ее районах – Алданском нагорье. В горных системах Южной Палеарктики удельный вес сибирских видов поступательно уменьшается и достигает своего минимума (25,6%) на Южном Сихотэ-Алине. Второй тип фауны, определяющий региональную специфику авифауны гор Якутской Субарктики и играющий большую роль в ее формировании – арктический. На его долю приходится 16,9%. Однако в отличие от сибирского типа фауны, влияние арктического почти не распространяется южнее субарктической части хребтов Верхоянского и Черского, а доля арктических видов в авифаунах Алданского нагорья и горных систем Южной Палеарктики незначительна или ничтожно мала (3,2-0%). Почти зеркально обратная закономерность наблюдается при изменении в широтном направлении удельного веса видов китайского типа фауны. Абсолютное большинство видов этого комплекса встречается только в горах южной части рассматриваемого трансекта, имеющих более богатую растительность

и более благоприятные климатические условия. Китайские виды превалируют в авифаунах гор Южной Палеарктики, составляя 30-40% их видового богатства. В авифауне расположенного несколько севернее Алданского нагорья их доля существенно сокращается – до 11,3%, а в еще более северных горных хребтах Якутской Субарктики – и вовсе незначительна (3,9%). Туда проникают лишь отдельные элементы этого комплекса (белопоясничный стриж, пятнистый конек, сибирский жулан, обыкновенная чечевица, дубровник). Для распространения большинства видов китайского типа фауны на север особенно показательно то, что они проникают сюда главным образом по речным долинам, населяя уремные леса, единственное местообитание в пределах северной тайги, отдаленно напоминающее широколиственные леса (Воробьев, 1963). Важная роль «экологических желобов» в виде долин рек и массивов производных лесов для распространения китайских видов в северном направлении отмечена и на Хингано-Буреинском нагорье в достаточно обширной пограничной области между сибирским и китайским типом фауны (Бисеров, 2006). Широкораспространенные виды в пределах рассматриваемого меридионального трансекта везде играют заметную роль в структуре авифауны. Однако, если в авифаунах регионов северной его половины (ГАС, Алданское нагорье) их доля составляет около 33-34%, то в авифауне самой южной его оконечности, образованной хребтами Южного Сихотэ-Алиня, сокращается приблизительно до 24 %. Причина данного изменения широтно-региональной специфики авифауны – в закономерном расширении биоразнообразия авифауны южных регионов за счет существенно более активного участия в ее структуре элементов китайского и европейского типов фаун (Бисеров, 2006). Таким образом, арктико-сибирская авифауна субарктических хребтов Верхоянского и Черского достаточно четко локализована в ряду пространственно дифференцированных авифаун горных стран, лежащих между 128-150 меридианами. Авифауна расположенного южнее Алданского нагорья преимущественно сибирская с небольшим участием видов китайской фауны. Авифауна еще более «южного» Сихотэ-Алиня является уже по существу в основном китайской, хотя и с большой долей сибирских видов. Промежуточное положение между Алданом и Сихотэ-Алинем занимает Хингано-Буреинское нагорье, авифауна которого почти в равных долях представлена видами китайской и сибирской фаун, а также широкораспространенными видами (Бисеров, 2006).

Иным образом происходит трансформация специфичных особенностей авифауны к югу в Средней Сибири. В горной Субарктике Средней Сибири (плато Путорана), как и в Восточной Сибири, авифауна представлена преимущественно видами сибирского (41,6%) и арктического (18,2%) типов фаун. А в значительно более южном Алтай-Саянском регионе основу его авифауны слагают виды трех авифаунистических комплексов – сибирского (19,8%), европейского (17,2 %) и монгольского (15,4%) (Баранов, 2007). Примечательно, что доля участия китайских видов в авифаунах Путорана (3,6%) и Алтай-Саянского региона (5,8%) одинаково низки.

Авифауна гор Азиатской Субарктики более однородна, чем авифауна гор Южной Палеарктики. Это вытекает из соотношения элементов различных типов фаун при парном сравнении, например, плато Путорана и гор Якутии в Субарктике (табл. 73), или Алтая и Сихотэ-Алиня на юге Сибири и Дальнего Востока (Назаренко, 1971, 1979; Коблик, Михайлов, 1994; Коблик, Михайлов, Шибнев, 1997; Михайлов, Коблик, Шибнев, 1997, 1998; Баранов, 2007; Бисеров, 2006).

Однако, несмотря на относительную однородность авифауны гор Азиатской Субарктики, ее региональная дифференциация в широтном направлении вполне определенна (табл. 72, 73).

Сибирские виды почти везде составляют около 40% видового состава. Но к западу от плато Путорана их доля понижается и уже в крайне западной части цепи ГАС, на Приполярном и Полярном Урале, их доля не превышает – 32,6%. Одновременно с этим Урал, будучи единственным регионом цепи ГАС, непосредственно приближенным к историческому центру формирования европейского типа фауны, имеет в составе своей авифауны достаточно большую долю европейских видов (около 14%). В более восточные горные страны Азиатской Субарктики европейские элементы почти вообще не проникают. Их доля весьма незначительна на плато Путорана (около 3%), а еще восточнее, в горах Якутии и Колымском нагорье – ничтожно мала (не более 1 %). На Анабарском плато и Корякском нагорье их нет. Еще одна закономерность формирования авифауны гор Азиатской Субарктики связана с изменениями в широтном направлении особенностей распространения видов китайского типа фауны. На фоне небольшой в целом доли участия китайских видов в авифауне ГАС заметно, что максимальное влияние китайские элементы оказывают на авифауну Колымского нагорья, что проявляется и в большем числе зарегистрированных видов (n=11), и в их повышенном участии в местной авифауне (8,3%). Вероятно, это объясняется проникновением ряда китайских видов из южных районов Дальнего Востока по тайге вдоль охотского побережья, или по долинам рек с пойменными смешанными лесами неморального типа и разнообразными кустарниково-луговыми местообитаниями. К западу и востоку от Колымского нагорья доля китайских видов в региональных авифаунах поступательно уменьшается, наиболее существенно в западном направлении. Интересно, что доля китайских видов в авифауне Колымского нагорья (8,3%) вполне сопоставима с их долей в авифауне Алданского нагорья (11,3%), лежащего на 1200 км юго-западнее. Только в авифауне восточной половины цепи ГАС представлены виды сибирско-американского (n=2) и американского происхождения (n=1), а также виды тибетского типа фауны. Распространению последних в восточной части цепи ГАС, видимо, способствовал горный характер территорий, непосредственно связывающих историческую область формирования тибетской фауны и восточные горные системы Азиатской Субарктики. По этим территориям, не встречая глобальных экологических препятствий, ряд тибетских видов и проник далеко на север: в горы Якутии, Колымское и Корякское нагорье.

Доля видов арктического типа фауны максимальна в авифауне наиболее высокоширотного в ряду ГАС Анабарского плато (32,5%), а минимальна – на Урале (13,2%) и Колымском нагорье (11,3%).

Авифауна гор Азиатской Субарктики неоднородна не только по составу формирующих ее типов фаун, но также и по сочетанию слагающих ее географо-генетических группировок (табл. 75, 76).

В свете современных представлений о географо-генетических группах птиц (Чернов, 1975; Кищинский, 1977, 1988) гнездовая авифауна ГАС сформирована видами 8 групп. В ее состав входят эоарктические виды — 3 (1,5% общего количества видов), гемиарктические — 15 (7,6%), гипоарктические — 18 (9,1%), бореально-гипоарктические — 28 (14,2%), бореальные — 47 (23,8%), широкораспространенные — 75 (38,3%), арктоальпийские — 5 (2,5%), альпийские — 6 (3,0%). Их роль и

Таблица 75. Число видов различных географо-генетических групп в авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Эоарктры	–	–	3	–	–	–	3
2	Гемиарктры	7	13	10	11	7	9	15
3	Гипоарктры	12	17	14	16	14	13	18
4	Бореально-гипоарктические	22	25	20	23	22	25	28
5	Бореальные	24	33	12	31	39	21	47
6	Широкораспространенные	60	43	12	39	42	29	75
7	Арктоальпийские	5	5	5	5	3	5	5
8	Альпийские	–	1	1	5	6	5	6

Таблица 76. Соотношение географо-генетических групп в авифаунах гор Азиатской Субарктики (в % от числа видов)

№	Географо-генетические группы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье	Всего в ГАС
1	Эоарктры	0	0	3,9	0	0	0	1,5
2	Гемиарктры	5,4	9,5	12,9	8,5	5,3	8,4	7,6
3	Гипоарктры	8,5	12,4	18,3	12,3	10,5	12,1	9,1
4	Бореально-гипоарктические	17,0	18,2	25,9	17,7	16,5	23,4	14,2
5	Бореальные	18,6	24,1	15,6	23,8	29,3	19,6	23,8
6	Широкораспространенные	46,6	31,5	15,6	30,1	31,7	27,1	38,3
7	Арктоальпийские	3,9	3,6	6,5	3,8	2,2	4,7	2,5
8	Альпийские	0	0,7	1,3	3,8	4,5	4,7	3,0
	Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

значение в формировании авифауны гор Азиатской Субарктики весьма различна. После широкораспространенных видов, образующих самую многочисленную группировку, наибольший вклад в авифауну ГАС вносят бореальные, бореально-гипоарктические и гипоарктические виды птиц. Господство видов из этих трех

группировок, суммарно составляющих 47% гнездовой авифауны ГАС, полностью согласуется с доминированием соответствующих зональных ландшафтов северной тайги, лесотундры и южной тундры в рамках рассматриваемой нами части Евразии. Гемиарктические и эоарктические виды играют второстепенную роль, так как число их невелико, и в силу этого они не имеют сколько-нибудь существенного значения в формировании современных сообществ птиц в ГАС. Гемиаркты и эоаркты связаны в своем распространении, главным образом, с подзонами типичной и арктической тундры, которые значительно удалены от северных границ гор Азиатской Субарктики. Немногие из этих видов смогли достаточно широко расселиться в ГАС, войти в состав гнездовой авифауны и почти повсеместно занять в местных сообществах устойчивые позиции (краснозобая гагара, морянка, зимняк, галстучник, полярная крачка). Некоторым гемиарктам и эоарктам удалось проникнуть в ГАС лишь локально – преимущественно по горно-тундровым ландшафтам гольцового пояса в областях максимального сближения или, что реже, – непосредственного контакта зональных тундр и северных отрогов горных массивов (тулес, азиатская бурокрылая ржанка, плосконосый плавунчик, кулик-воробей, краснозобик, малый веретенник, длиннохвостый поморник, подорожник). Наименее значима в гнездовой авифауне гор Азиатской Субарктики доля альпийских и арктоальпийских видов. Однако, несмотря на низкую долю участия, именно они определяют в процессе формирования качественного (экологического) разнообразия авифауны ГАС ее горную специфику.

Горы признаются самостоятельным интразональным типом ландшафта, в формировании структуры которого на первый план часто выходят не зональные, а вертикально-поясные закономерности (Гвоздецкий, Голубчиков, 1987; Исаченко, Шляпников, 1989). Однако, несмотря на это общее положение, в формировании авифауны гор Азиатской Субарктики достаточно четко проявляются и закономерности зонального характера. Они обусловлены уровнем распространения в каждой горной системе Азиатской Субарктики того или иного ландшафта широтно-зонального генезиса, что в большинстве случаев (за исключением притихоокеанских районов) напрямую зависит от географической широты. Подтверждением этому могут служить выявленные пространственные изменения в соотношении количества видов различных географо-генетических групп (табл. 75, 76).

В пределах гор Азиатской Субарктики доля участия видов, принадлежащих к наиболее северным ландшафтно-зональным группам, максимальна в авифауне самого северного горного массива – Анабарского плато. В авифаунах всех остальных ГАС доля гемиарктов, гипоарктов и бореально-гипоарктических видов ниже, чем на Анабаре. Благодаря высокоширотному положению, сглаженным формам рельефа и нелинейности границ между тундровыми и лесотундровыми ландшафтами на Анабарское плато вместе с глубоко вдающимися к югу языками тундр проникают даже эоарктические виды (Бабенко, 2007; Поспелов, 2007), чего не отмечено ни в одной другой горной стране Азиатской Субарктики. Большую «арктичность» авифауне Анабара придает также повышенный удельный вес в ее структуре арктоальпийских видов. Одновременно с этим высокоширотное положение Анабара предопределило крайне ограниченное распространение в его пределах полноценных северо-таежных ландшафтов, и – абсолютное господство сильно разреженных угнетенных лиственничников и лиственничных редколесий, сменяющихся к

северу лиственничными рединами среди тундровых участков. В силу этих экологических особенностей региона бореальные виды проникают сюда не столь активно, как в другие горы Азиатской Субарктики, и представлены в местной авифауне минимально, как по числу видов, так и по доле участия (табл. 75, 76).

К закономерностям, связанным с широтой местности, мы также относим повышенный удельный вес бореальных видов в авифауне Колымского нагорья (табл. 76). В цепи гор Азиатской Субарктики оно занимает наиболее низкоширотное (60° с.ш.) положение, и поэтому большее число бореальных видов, в том числе и более южного генезиса, имеет возможность проникать в нагорье. Уместно предположить, что такие бореальные виды, как касатка, охотский сверчок, зеленая пеночка, корольковая пеночка, сибирская мухоловка, синий соловей, сибирский дрозд, а также широкораспространенные озерная чайка и бурая оляпка, проникли в южные окраины Колымского нагорья с юго-запада по тайге Джугджура, южных отрогов хребта Сунтар-Хаята и приморских равнин и низкогорий, простирающихся к востоку до залива Шелихова. При этом, по данным А.А. Кищинского (1980), корольковая пеночка и сибирский дрозд проникают вглубь Колымского нагорья, а касатка, сибирская мухоловка, синий соловей, охотский сверчок доходят до южных пределов этой горной страны, но из-за суровых горных условий не расселяются далее.

Данные таблиц 75 и 76 не позволяют выявить связь между пространственным распространением альпийских видов и широтным положением рассматриваемых регионов. При этом, достаточно четко прослеживается сокращение доли альпийских видов в авифаунах гор Азиатской Субарктики при движении с востока на запад. Альпийские виды получают более широкое распространение в восточных регионах ГАС (от Корякского нагорья до Верхоянского хребта), где они представлены максимально, как по числу видов (n=5-6), так и по доле участия (3,8-4,7%). Преимущественное распространение альпийских видов в восточных ГАС объясняется их непосредственным контактом с обширной территорией остальной горной Азии. В западные горные системы, не имеющие экологических «мостов перехода», большинство из них не проникает. В более западные горные страны Азиатской Субарктики проникает только 1 альпийский вид – американский конек. Его доля в авифауне Анабарского плато и плато Путорана ничтожно мала (0,7-1,3 %), а западнее он не распространяется: на Приполярном и Полярном Урале его нет. Эффективным экологическим препятствием для проникновения большинства альпийских видов в западные ГАС являются окружающие их обширные равнинные или холмисто-низкогорные пространства.

Таким образом, очевидна гетерогенность авифауны ГАС с точки зрения разнообразия географо-генетических группировок, ее составляющих (n=8). Тем не менее, генерализовано можно вполне определенно выделить два основных широтно-зональных типа ландшафта, авифауны которых формируют авифауну обширной части суши в пределах Азиатской Субарктики. Это фауна птиц тундровой зоны, определяющая северный аспект авифауны ГАС, и – фауна тайги с комплексом широкораспространенных видов, определяющих ее южный аспект. Суммарно влияние южных элементов (бореальных и широкораспространенных видов) проявляется сильнее, как в авифауне цепи ГАС в целом (62%), так и в региональной авифауне большинства из ее горных систем (54-65%). Доля бореальных и широко-

распространенных видов значительно меньше лишь в авифауне Анабарского плато (31%), отличающегося наиболее суровыми экологическими условиями. Выявлено также, что в авифауне большинства гор Азиатской Субарктики широкораспространенных видов больше чем бореальных (табл. 75, 76). Это подтверждает закономерность, согласно которой экспансия в пределы равнинной Субарктики Евразии в первую очередь также характерна полизональным видам, а типичные обитатели северо-таежных ландшафтов заселяют Субарктику менее интенсивно (Шварц, Данилов, 1972; Чернов, 1980).

Важным индикатором региональной дифференциации авифауны цепи гор Азиатской Субарктики в широтном направлении является соотношение видов преимущественно «западного» и «восточного» распространения. Для определения такого соотношения использованы результаты собственных полевых исследований (Романов, 1996, 2003 а, 2006 б, в; Романов и др., 2007), а также анализ литературных данных (Воробьев, 1963; Кищинский, 1968, 1980, 1988; Естафьев, 1977; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Борисов и др., 1996, 2007; Селиванова, Естафьев, 2004; Головатин, Пасхальный, 2005; Бабенко, 2007; Поспелов, 2007, Селиванова, 2002 б, 2008). Во внимание принимались виды, имеющие преимущественно «западное» или «восточное» распространение в границах ГАС, в том числе и те, которые в целом распространены значительно более широко. Выявлено значение горных массивов в качестве меридиональных экологических рубежей, ограничивающих участие определенных видов птиц в формировании авифауны более широких областей горной Субарктики.

Пространственная дифференциация «восточных» видов, формирующих авифауну гор Азиатской Субарктики, представлена в таблице 77.

Лишь 2 вида, американский пепельный улит и китайская зеленушка, ограничены в своем распространении исключительно Корякским нагорьем. Еще 2 вида, горный дупель и бурая пеночка, распространены не только в Корякском, но и в Колымском нагорье. Целая группа видов китайских (касатка, бурая оляпка, корольковая пеночка, синий соловей) и сибирских (охотский сверчок, сибирская мухоловка) проникает по таежным местообитаниям вдоль охотского побережья в южные (в основном приморские) части Колымского нагорья, не распространяясь от него ни на запад, ни на восток.

Эти виды определяют специфику самой восточной окраины цепи гор Азиатской Субарктики. В формировании авифауны значительно более обширных горных территорий, образующих почти половину цепи ГАС от Корякского нагорья до Верхоянского хребта, принимает участие намного больше «восточных» видов (n=10). Среди них каменушка, американская синьга, монгольский зуек, длиннопалый и большой песочники, дальневосточный кроншнеп, сибирский вьюрок, а также имеющие «восточный аспект» распространения только в пределах ГАС – серощекая поганка, полевой жаворонок и дубровник. Для последних такой характер распространения мы объясняем деформацией ареалов во время позднеплейстоценового оледенения. Группа из 6 «восточных» видов распространены в цепи ГАС еще более широко: находя предел своего западного распространения на плато Путорана, они не проникают далее на запад, в том числе и на Приполярный и Полярный Урал. Среди них клоктун, горбоносый турпан, сибирский пепельный улит, белопоясничный стриж, американский конек, сибирский жулан. Наконец, есть 4

Таблица 77. «Восточные» виды в авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	**Серощекая поганка** *Podiceps grisegena**	–	–	–	–	+	+
2	**Клоктун** *Anas formosa*	–	+	+	+	+	+
3	**Касатка** *Anas falcata*	–	–	–	–	+	–
4	**Каменушка** *Histrionicus histrionicus*	–	–	–	+	+	+
5	**Американская синьга** *Melanitta americana*	–	–	–	+	+	+
6	**Горбоносый турпан** *Melanitta deglandi*	–	+	–	+	+	+
7	**Каменный глухарь** *Tetrao parvirostris*	–	+	+	+	+	–
8	**Монгольский зуек** *Charadrius mongolus*	–	–	–	+	+	+
9	**Американский пепельный улит** *Heteroscelus incanus*	–	–	–	–	–	+
10	**Сибирский пепельный улит** *Heteroscelus brevipes*	–	+	+	+	+	+
11	**Длиннопалый песочник** *Calidris subminuta*	–	–	–	+	+	+
12	**Большой песочник** *Calidris tenuirostris*	–	–	–	+	+	+
13	**Горный дупель** *Gallinago solitaria*	–	–	–	–	+	+
14	**Кроншнеп-малютка** *Numenius minutus*	–	+	–	+	+	–
15	**Дальневосточный кроншнеп** *Numenius madagascariensis*	–	–	–	+	+	+
16	**Белопоясничный стриж** *Apus pacificus*	–	+	–	+	+	+
17	**Полевой жаворонок** *Alauda arvensis**	–	–	–	+	+	+
18	**Американский конек** *Anthus rubescens*	–	+	+	+	+	+
19	**Сибирский жулан** *Lanius cristatus*	–	+	–	+	+	+
20	**Бурая оляпка** *Cinclus pallasii*	–	–	–	–	+	–
21	**Альпийская завирушка** *Prunella collaris**	–	–	–	+	+	–
22	**Певчий сверчок** *Locustella certhiola*	–	–	–	+	+	–
23	**Охотский сверчок** *Locustella ochotensis*	–	–	–	–	+	–
24	**Корольковая пеночка** *Phylloscopus proregulus*	–	–	–	–	+	–
25	**Бурая пеночка** *Phylloscopus fuscatus*	–	–	–	–	+	+
26	**Сибирская мухоловка** *Muscicapa sibirica*	–	–	–	–	+	–
27	**Синий соловей** *Luscinia cyane*	–	–	–	–	+	–
28	**Китайская зеленушка** *Chloris sinica*	–	–	–	–	–	+
29	**Сибирский вьюрок** *Leucosticte arctoa*	–	–	–	+	+	+
30	**Дубровник** *Emberiza aureola**	–	–	–	+	+	+
	Итого	**0**	**8**	**4**	**22**	**28**	**20**

*Примечание: * – широкораспространенные виды, имеющие в горах Азиатской Субарктики «восточный аспект» распространения.*

«восточных» вида, распространенных как бы внутри цепи гор Азиатской Субарктики. Область обитания всех 4 видов охватывает Колымское нагорье. При этом, каменный глухарь и кроншнеп-малютка распространены далее к западу вплоть до плато Путорана, а альпийская завирушка и певчий сверчок – только вплоть до гор Якутии.

Наиболее значительно участие «восточных» видов в формировании авифауны восточной половины цепи гор Азиатской Субарктики. Их количество максимально в Колымском нагорье (n=28) и несколько меньше в горах Якутии (n=22), расположенных от него к западу, и Корякском нагорье (n=22), расположенном к востоку от него. Для видов рассматриваемой категории горы Якутии и Корякское нагорье в пределах ГАС представляют наиболее четко выраженные зоогеографические рубежи. Некоторые виды, при этом, оказываются еще западнее – на плато Путорана (Романов, 1996, 2003 а), или восточнее – в Северной Америке (Snyder, 1957; Gabrielson, Lincoln, 1959; Godfrey, 1966; Портенко, 1972, 1973). На плато Путорана западный предел распространения находят 8 «восточных» видов. В гнездовой авифауне наиболее западной части ГАС, на Приполярном и Полярном Урале, «восточных» видов нет.

Пространственная дифференциация «западных» видов, формирующих авифауну гор Азиатской Субарктики, представлена в таблице 78.

Из общего списка видов, имеющих преимущественно «западное» распространение в пределах ГАС, большинство (n=18) не проникают восточнее Приполярного и Полярного Урала. Очевидно, что лишь в этой западной окраине цепи гор Азиатской Субарктики роль «западных» видов в формировании авифауны существенна. Для видов рассматриваемой категории Урал в пределах цепи ГАС представляет наиболее четко выраженный зоогеографический рубеж. Намного меньше «западных» видов (n=7) оказываются еще восточнее – на плато Путорана. На Анабарском плато восточный предел распространения находят лишь единичные «западные» виды – синьга, золотистая ржанка, желтоголовая трясогузка, рябинник. В гнездовой авифауне восточной части цепи ГАС, от Верхоянского хребта до Корякского нагорья, «западных» видов нет.

Приведенные выше данные о преимущественно «западном» или «восточном» распространении ряда видов в пределах гор Азиатской Субарктики (табл. 77, 78), схематично отражают современное состояние авифауны этой части суши. Ареалы большинства видов птиц из обеих долготных групп охватывают обширные территории за пределами ГАС, и лишь немногие из них имеют распространение, строго ограниченное горами Азиатской Субарктики. Причем такие виды можно обнаружить только среди «восточных» видов (например, – каменушка, сибирский пепельный улит, большой песочник, сибирский вьюрок). Все виды птиц, имеющие «западное» распространение в пределах ГАС, имеют на широте этой горной цепи продолжение своих ареалов еще далее к западу от Приполярного и Полярного Урала (Естафьев, 1981; Деметриадес, 1988; The EBCC Atlas of European breeding birds, 1997; Степанян, 2003; Равкин, Равкин, 2005).

Учитывая тенденции к расселению некоторых видов птиц, высока вероятность динамичного изменения соотношения «западных» и «восточных» элементов в авифауне гор Азиатской Субарктики. Причем, возможно распространение птиц как в широтном, так и в меридиональном направлениях. То есть можно ожидать про-

Таблица 78. «Западные» виды в авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	**Синьга** *Melanitta nigra*	+	+	+	–	–	–
2	**Кобчик** *Falco vespertinus*	+	–	–	–	–	–
3	**Глухарь** *Tetrao urogallus*	+	–	–	–	–	–
4	**Золотистая ржанка** *Pluvialis apricaria*	+	+	+	–	–	–
5	**Дупель** *Gallinago media*	+	–	–	–	–	–
6	**Вальдшнеп** *Scolopax rusticola**	+	–	–	–	–	–
7	**Большой пестрый дятел** *Dendrocopos major**	+	–	–	–	–	–
8	**Луговой конек** *Anthus pratensis*	+	–	–	–	–	–
9	**Желтоголовая трясогузка** *Motacilla citreola**	+	+	+	–	–	–
10	**Серая ворона** *Corvus cornix*	+	+	–	–	–	–
11	**Черногорлая завирушка** *Prunella atrogularis**	+	–	–	–	–	–
12	**Лесная завирушка** *Prunella modularis*	+	–	–	–	–	–
13	**Камышевка-барсучок** *Acrocephalus schoenobaenus*	+	+	–	–	–	–
14	**Серая славка** *Sylvia communis*	+	–	–	–	–	–
15	**Славка-завирушка** *Sylvia curruca*	+	–	–	–	–	–
16	**Желтоголовый королек** *Regulus regulus**	+	–	–	–	–	–
17	**Серая мухоловка** *Muscicapa striata*	+	+	–	–	–	–
18	**Луговой чекан** *Saxicola rubetra*	+	–	–	–	–	–
19	**Обыкновенная горихвостка** *Phoenicurus phoenicurus*	+	–	–	–	–	–
20	**Чернозобый дрозд** *Turdus atrogulariss**	+	–	–	–	–	–
21	**Рябинник** *Turdus pilaris*	+	+	+	–	–	–
22	**Певчий дрозд** *Turdus philomelos*	+	–	–	–	–	–
23	**Зяблик** *Fringilla coelebs*	+	–	–	–	–	–
24	**Чиж** *Spinus spinus*	+	–	–	–	–	–
25	**Обыкновенная овсянка** *Emberiza citrinella*	+	–	–	–	–	–
	Итого	**25**	**7**	**4**	**0**	**0**	**0**

*Примечание: * – широкораспространенные виды, имеющие в горах Азиатской Субарктики «западный аспект» распространения*

должение формирования гнездовой авифауны горных стран Азиатской Субарктики за счет проникновения видов как из сопредельных регионов, расположенных на одной с ними широте, так и из более южных таежных областей. Возможно, именно так (одновременно с запада и с юга) на плато Путорана шло распространение камышевки-барсучка и серой мухоловки. Предполагаем, что аналогичным образом (одновременно с востока и с юга) начинают проникать бурая и корольковая пеночки в горные страны, расположенные к западу от Колымского нагорья. При достаточно активном расселении некоторые виды могут утратить свою принадлежность к какой-либо долготной группе и приобрести в пределах ГАС статус широкораспространенных видов, который они имеют на остальной части своего ареала. Возможно, что при благоприятных долговременных и стабильных изменениях в климате в сторону потепления, увеличения доли лиственных пород в древесной растительности (прежде всего в поймах), границы гнездовых ареалов некоторых видов, например, большого пестрого дятла, длиннохвостой синицы, дубровника, сместятся к северу.

6.7. Расширение ареалов как закономерный компонент формирования и динамики авифауны гор Азиатской Субарктики

Из 197 видов, гнездящихся в горах Азиатской Субарктики, у 22 видов выявлена достоверная динамика границ ареалов (Морозов, 1987; Кищинский, 1988; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Романов, 1996, 2003 а, 2006 б, 2009 б, в; Головатин, Пасхальный, 2005; Рогачева и др., 2008). За последние 30-50 лет они расширили гнездовой ареал или у них отмечается пространственный и количественный рост популяционных группировок на территории ГАС.

Динамика границ ареалов многих видов птиц является в настоящее время одним из важных факторов формирования авифауны гор Азиатской Субарктики. Возможно, во многом это связано с потеплением климата (Solomonsen, 1948; Kalela, 1949; Kaufman et al., 2009; Loarie et al., 2009; Post et al., 2009). Характерным признаком изменения климата и глобального потепления являются не только повышение среднегодовых показателей температуры воздуха, но и довольно интенсивное таяние ледников (Bailey, 1982; Hambrey, Alean, 2004; Svensson et al., 2004; Velicogna, Wahr, 2005; Komori, 2008; Lynas, 2008; Pfeffer et al., 2008; Mitrovica et al., 2009; Rapp, 2009). В частности, отступление ледников регистрируется на Полярном Урале (Головатин, Пасхальный, 2005). Ледники Полярного Урала – наглядный индикатор потепления и изменения ландшафта. Еще несколько десятков лет назад мощность ледников была на 40-50 м больше современной. На стенках кара ледника МГУ, например, хорошо видна до высоты 50 м «полоса отмывки», свидетельствующая о более высоком положении поверхности ледника в недалеком прошлом. В настоящее время ледники продолжают отступать, о чем свидетельствуют высокое положение боковых морен (на хребте Оче-Нырд боковые морены поднимаются над поверхностью ледников на 30-50 м), образование озер на языках ледников, отрыв тел ледников от конечно-моренных валов, цепочки подпрудных озер в долине ледниковых ручьев и т. д. Ежегодно на языках ледников стаивает около 2 м льда (Головатин, Пасхальный, 2005). На плато Путорана сокращаются размеры и мощность пласта снежников «перелетков», о чем можно судить по материалам отчетов Красноярско-

го и Норильского туристических клубов за период с 1959 г. по 2009 г. Ледник троговой долины пика Топографов в Восточном Саяне за последние 40 лет отступил на 300-350 метров, а ледник в районе вершины «Пирамида» (Канское белогорье) вообще растаял (Баранов, 2007). Все это является весьма убедительным показателем общего потепления климата на территории Северной Азии.

Главная особенность и отличие современного глобального потепления климата от всех предшествующих аналогичных по масштабам изменений климата заключается в том, что оно происходит в условиях стремительно усиливающегося антропогенного воздействия на природу, как отдельных регионов, так и биосферу в целом. Поэтому второй не менее важной причиной динамики границ ареалов птиц является трансформация ландшафтов под воздействием антропогенных процессов, имеющих пока более существенные территориальные масштабы и интенсивность в районах, сопредельных с горами Азиатской Субарктики.

В послеледниковый период неоднократно происходили и происходят существенные изменения состояния условий обитания птиц (Нейштадт, 1954; Кошкарова и др., 1998, 1999; Naurzbaev et al., 2004). В современную эпоху у целого ряда видов птиц, наиболее чувствительных к процессам изменения внешней среды, отмечена динамика границ их ареалов, в том числе и в пределах гор Азиатской Субарктики. Одни виды начали интенсивно расселяться, другие сокращать область гнездования, что определенным образом отразилось на формировании авифауны гор Азиатской Субарктики.

Во время максимальных оледенений обширные пространства северных частей Азии и Америки оставались относительно свободными от ледникового покрова. Именно они сыграли основную роль в происхождении тундровых элементов современной фауны Субарктики (Чернов, 1975, 1980; Кищинский, 1988). Наряду с этим большое значение играло и играет вселение в субарктические ландшафты более южных видов (бореальных и широкораспространенных). Активные процессы расселения в Субарктике и формирование ее авифауны продолжаются и в настоящее время. Они проявляются в расширении ареалов и вхождении в состав субарктических сообществ новых, в основном южных форм. Расширение ареалов мы рассматриваем как одну из основных закономерностей, определяющих качественные изменения авифауны Субарктики, в том числе и ее горной части. В пределах Субарктики постоянные изменения особенно характерны для авифауны лесотундры, где они связаны с более существенными и частыми изменениями климата (Данилов, 1966).

Динамика видового разнообразия авифауны Субарктики связана, прежде всего, с процессом проникновения вселенцев (иммигрантов) по долинам крупных рек (Данилов, 1966; Шварц, Данилов, 1972). Кроме видов, связанных с человеком, с юга в Субарктику проникают в основном широкораспространенные экологически пластичные – водные и околоводные, лесные опушечные, пойменно-кустарниковые птицы, северо-таежные дендрофильные виды, а также виды открытых пространств обширных пойм и болот.

В процессе расселения в Субарктику первостепенное значение имеют ландшафтные особенности и уже сложившиеся адаптации птиц к определенным биотопам, что, например, объясняет обилие в Субарктике водно-болотных видов (Данилов, 1966). Стабильность условий на болотах, на песчано-галечных берегах рек

и озер, в обширных северо-таежных массивах леса и других азональных биотопах позволяет видам, не имеющим специальных адаптаций к обитанию в условиях Заполярья, преодолевать климатические рубежи и вселяться в ландшафты Субарктики (Данилов, 1966; Чернов, 1980). Это экологический путь приспособления к среде, который заключается в выборе подходящих биотопов и избегании неблагоприятных воздействий. Примеры такого приспособления мы можем видеть в Субарктике как при переходе видов в более северную природную зону (подзону) в равнинных условиях, так и при переходе в более верхние высотно-ландшафтные пояса в горах.

Мы проанализировали изменения ареалов птиц в горах Азиатской Субарктики, принимая во внимание в первую очередь те их части, которые по определению А.А. Кищинского (1988) образуют основную область гнездования. Здесь вид гнездится регулярно и с относительно высокой численностью. Главным образом, изменения основных областей гнездования могут служить репрезентативным показателем устойчивости и направленности изменения ареалов и, как следствие, – динамики формирования авифауны в целом. Области спорадического гнездования или области ареала, где граница имеет явно выраженный пульсирующий характер (Кищинский, 1988; Лаппо, 1996), мы рассматриваем в качестве сопутствующей информации, достаточный объем которой, тем не менее, подтверждает выявленные закономерности.

Продолжающееся расширение северных границ ареалов птиц в Северной Евразии (в том числе и в Арктике, и Субарктике) подтверждено большим количеством исследований (Успенский, 1969; Ларионов, 1984; Борисов, 1987; Коханов, 1987; Рогачева, 1988; Романов, 1989 а, б; Сыроечковский-мл. и др., 1996; Морозов, 1987, 1995, 2002, 2003; Головатин, Пасхальный, 2005). Складывается впечатление процесса массового переселения видов, что, как полагают, в большинстве случаев связано, главным образом, с изменением климата и с цикличностью солнечной активности (Кривенко, 1991). Столь массовый и глобальный процесс не мог не затронуть и горные области Азиатской Субарктики. При этом, для горной Субарктики примеров достоверного расселения не так уж и много. Мы относим это не к объективно меньшим масштабам расширения ареалов птиц в горах, а к значительно более слабой изученности как этого вопроса в частности, так и авифауны гор Азиатской Субарктики в целом. Кроме этого, большинство горных районов Азиатской Субарктики исследовалось экспедиционными маршрутами, которые, как правилоя, никогда не повторялись и, соответственно, не позволяли проводить мониторинг ареалов. Тем не менее, для целого ряда видов птиц удалось выявить расширение ареала в пределах ГАС (Романов, 2009 б, в). В совокупности, приведенные ниже факты, с одной стороны, полностью соответствуют глобальному процессу расселения видов на севере Евразии, а с другой – дают общую довольно целостную картину динамики авифауны гор Азиатской Субарктики.

Один из самых показательных – изменение распространения и численности синехвостки в горно-субарктических ландшафтах Средней Сибири (Романов, 2009 б). Нам впервые это удалось выявить по итогам исследований авифауны плато Путорана в 1988-2007 гг. Ретроспективный обзор северных границ ареала синехвостки в регионе, предварявший наши работы, сводится к следующему. К концу XX века северные пределы распространения синехвостки в междуречье Енисея и Лены, в частности, на территории Средней Сибири были неизвестны (Степанян,

1990). При этом, в среднетаежной подзоне Средней Сибири синехвостка была обычна (Сыроечковский, Рогачева, 1980; Рогачева и др., 1991; Рогачева, 1988), а в приенисейской северной тайге – повсеместно редка (Рогачева, Вахрушев, 1983). В долине Енисея ее пребывание было зарегистрировано к северу до 67°с.ш. Восточнее, в северотаежных ландшафтах нижнего течения р.Кочечум, синехвостка была найдена обычной к северу до 64°30' с.ш. (Вахрушев, Вахрушева, 1987). Других данных, подтверждавших пребывание синехвостки на севере Средней Сибири, в том числе и на плато Путорана, не существовало. Более того, никто из исследователей, работавших в самых различных районах обширной территории плато Путорана до 1988 г., синехвостку не обнаружил. На ее отсутствие у оз.Хантайского еще в 1959 г. обратил внимание Е.Е. Сыроечковский (Сыроечковский, Рогачева, 1980). Синехвостка не встретилась также в котловинах и других водоемов запада Путорана: озер Мелкое, Лама, Глубокое в 1956 г. (Зырянов, Ларин, 1983), оз.Капчук в 1980 г. (Морозов, 1984). Даже фундаментальные многолетние орнитологические исследования А.В. Кречмара (1966), посетившего в 1959-1964 гг. бассейн р.Рыбной, оз.Кету и некоторые другие крупные Норильские озера, не выявили присутствия синехвостки в западных районах плато Путорана. Аналогичные отрицательные результаты были получены и в других районах региона: в 60-70-х гг. прошлого века в центральных районах плато у оз.Аян (Мичурин, Мироненко, 1968; Зырянов, Ларин, 1983), в 1980-1981 гг. на востоке плато у оз.Харпича и в бассейне р.Делочи (Зырянов, Ларин, 1983), а также в 1984 г. у юго-восточных окраин Путорана в бассейне р.Котуй (Волков, 1988). Все это указывает на то, что до середины 80-х гг. прошлого века северный предел распространения синехвостки в Средней Сибири (исключая долину Енисея) проходил приблизительно по широтному отрезку долины Нижней Тунгуски (64°00'-65°00' с.ш.).

В последующее десятилетие, вероятно, началось расширение ареала синехвостки к северу от этого рубежа в результате поступательного заселения территории плато Путорана. Показательна хронология расселения синехвостки, демонстрирующая скорость данного процесса.

Впервые единичные встречи одиночных особей с неясным статусом пребывания нам удалось зарегистрировать в 1988-1990 гг. (Романов, 1996). В центральной части Путорана, в лиственничнике у юго-восточной оконечности оз.Аян, 31 мая 1988 г. была отмечена самка. На севере региона, в прибрежном ольховнике у слияния рек Аян и Хукэлче, 1 сентября 1989 г. был добыт самец. На западе плато, в прибрежном осоковнике у оз. Кутарамакан 18 августа 1990 г. мы встретили двух самцов, кормившихся среди других пролетных и кочующих птиц.

В 1999-2007 гг. очаги устойчивого гнездования синехвостки впервые были обнаружены в котловинах озёр Собачье, Дюпкун Курейский, Агата Верхняя, Агата Нижняя, Северное, Кета, Харпича, Дюпкун Котуйский и в долинах рек Курейки, Ягтали, Котуя, Микчангды, Хоронен (рис. 13).

Локальные, вероятно, изолированные территориальные группировки (n=3), площадь обитания которых не превышает 40-70 км^2, образуют самую северную окраину ареала вида в регионе. Они расположены на северо-западе плато Путорана: в верховьях р.Микчангды, на востоке оз. Собачьего, включая устье р.Хоронен, а также – в центральной части котловины оз.Кета у дельты р.Амдундакта (Романов, 2002, 2003 а, 2006 б, в; Рупасов, Журавлев, 2006).

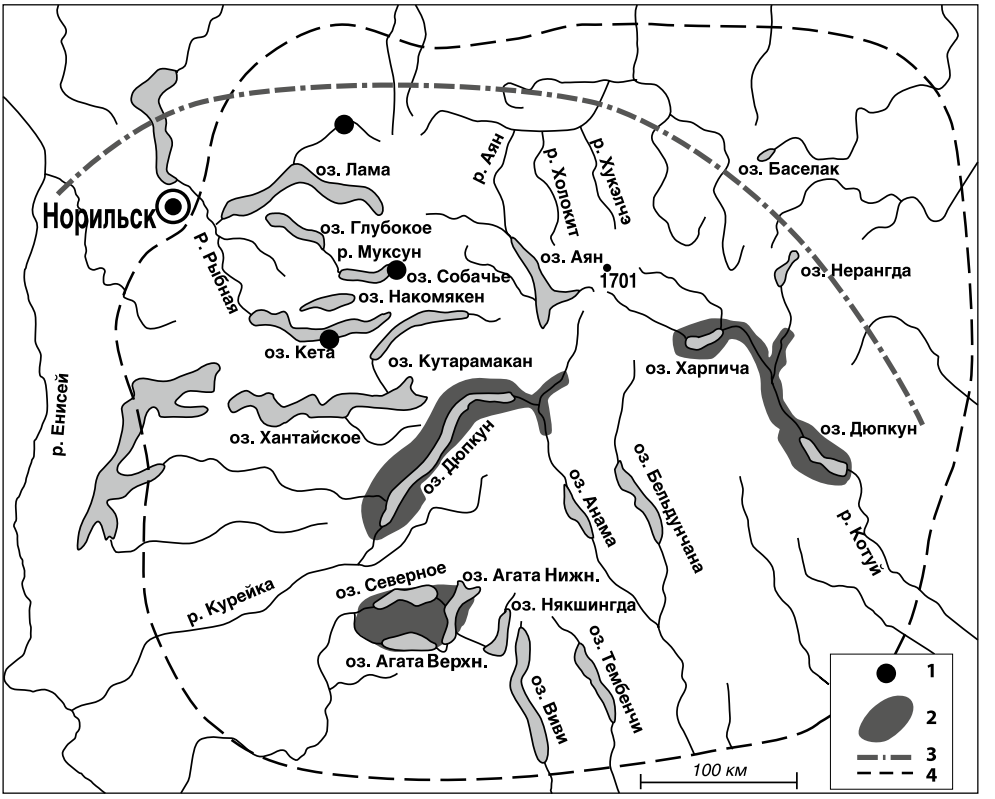


Рис. 13. Распределение синехвостки в гнездовой период на плато Путорана в 1990–2007гг.

1 – небольшие изолированные участки ареала с низким обилием птиц;
2 – сплошные обширные участки ареала с относительно высоким обилием птиц;
3 – современная северная граница гнездового ареала;
4 – граница плато Путорана.

Практически повсеместно синехвостка распространена на юго-западе региона в бассейне р.Курейки и в котловинах озер Дюпкун (Курейский), Агата Верхняя, Агата Нижняя, Северное, занимающих суммарную площадь около 20000 км^2 (Романов, 2003 а, 2006 б; Романов и др., 2007). Аналогичный характер распространения она имеет на востоке региона, в бассейне р.Котуй (включая котловины озер Харпича и Дюпкун), на территории площадью около 7500 км^2.

В гнездовой период синехвостка населяет весь лесной пояс вплоть до верхней его границы (500-650 м н.у.м.). Территориальные пары размещаются по лесным местообитаниям более или менее равномерно. При этом, птицы явно предпочитают селиться в густой, высокоствольной еловой или лиственничной тайге, покрывающей склоны плато, изборожденные множеством ручьев, а также – поймы и устья рек. Для этих таежных лесов характерны пышный ольховниковый подлесок,

обилие бурелома и завалы из базальтовых глыб. Местами четко прослеживаются две полосы максимального обилия птиц. Одна из них охватывает самую нижнюю часть лесного пояса (где большинство птиц гнездится в высокоствольной, густой, сильно захламленной тайге в устьях рек и ручьев). Другая – охватывает лесные местообитания самой верхней части лесного пояса, непосредственно граничащей с подгольцовыми ландшафтами. Возможно, синехвостки гнездятся также в подгольцовом поясе (среди лиственничных редин и зарослей ольховника на высоте 700-750 м н.у.м.), где неоднократно отмечались поющие территориальные самцы. Это указывает на расширение ареала синехвостки не только в горизонтальной плоскости, но и по вертикали.

Обилие птиц в гнездовой период в тайге на северо-западе плато Путорана составляет 0,8-1,1 ос/км^2, в тайге юго-западных, центральных и восточных частей региона – 3-10 ос/км^2.

Наши исследования показали, что в 1988-2007 гг. территория плато стала северным форпостом распространения синехвостки в Средней Сибири. Доказано, что гнездовой ареал синехвостки к настоящему времени полностью охватывает западные и частично центральные и восточные районы Путорана, простираясь на север вплоть до 69°50' с.ш. Северная граница распространения, как оказалось, сместилась по горным районам на 600 км севернее ранее известного рубежа (Романов, 2009 б).

Не исключаем, что в интерпретации полученных данных возможны варианты. Обнаружение единичных небольших популяций предположительно можно объяснить неравнозначной изученностью территории плато Путорана до начала наших работ (1988 г.) и после их успешного осуществления. То есть нам удалось обнаружить синехвостку на относительно небольших участках, ранее никогда не посещавшимися другими исследователями. Однако мы уверены, что на основной площади Путорана, где теперь синехвостка обычна, она появилась сравнительно недавно в результате расширения основной части своего ареала, благодаря чему в этих районах ее впервые встретили мы, а не предшествующие исследователи. В пользу такой гипотезы свидетельствует сопоставление следующих данных (табл. 79).

Из таблицы 79 видно, что исследователи, работавшие до 1988 г. в пределах известного в настоящее время ареала синехвостки, не отмечали этот вид в гнездовой период. Нам удалось впервые встретить синехвостку на гнездовье в четырех квалифицированно обследованных до нас районах плато Путорана. Представляется маловероятным, чтобы в этих районах синехвостку могли «пропустить» при достаточно обширном и в ряде случаев многолетнем обследовании, вполне достаточном для обнаружения характерного таежного вида. Не вполне убедительным выглядит и объяснение «пропуска» синехвостки известными на плато Путорана случаями временного «исчезновения» некоторых птиц, например, – сибирской завирушки, так, как это отмечалось лишь в отдельные годы и на общем фоне многолетнего присутствия вида (Кречмар, 1966). Кроме этого, среди всех видов птиц, которых мы впервые зарегистрировали на территории плато Путорана (n=52), синехвостка оказалась единственной, которая в настоящее время во многих частях региона имеет статус повсеместно обычного гнездящегося вида. Все остальные виды, не встретившиеся предшествующим исследователям, были позднее отмечены нами в качестве значительно более редких.

Таблица 79. Регистрация встреч синехвостки в некоторых районах плато Путорана

Район / Время исследований	Исследования до 1988 г.	Исследования после 1988 г.
Котловина оз.Лама (включая котловину оз.Капчук и долину р.Микчангда)	Не выявили присутствия вида в гнездовой период (Зырянов, Ларин, 1983; Морозов, 1984)	Встречена на гнездовье (Рупасов, Журавлев, 2006)
Котловина оз.Кета	Не выявили присутствия вида в гнездовой период (Кречмар, 1966)	Встречена на гнездовье (Романов, 2006)
Котловина оз.Харпича	Не выявили присутствия вида в гнездовой период (Зырянов, Ларин, 1983)	Встречена на гнездовье (данные автора)
Бассейн верхнего течения р.Котуй	Не выявили присутствия вида в гнездовой период (Волков, 1988)	Встречена на гнездовье (данные автора)

Приведенные данные свидетельствует о том, что до середины 80-х гг. прошлого века синехвостка не проникала (или почти не проникала) в долины большинства крупных рек и озер Путорана и, соответственно, имела более ограниченное распространение в пределах Субарктики Средней Сибири. При этом, следует констатировать, что прослеженный процесс расселения синехвостки не был повсеместным. В котловинах таких озер как, например, Аян и Глубокое отсутствие гнездящихся синехвосток, зафиксированное до 1988 г., в последующие годы полностью подтвердилось (Романов, 1996, 2003 а; Лисовский, Лисовская, 2002 а).

Таким образом, за 20 лет (1988-2008 гг.) ареал синехвостки в Средней Сибири расширился к северу на 600 км, из чего следует, что средняя скорость ее продвижения на север составляла 30 км в год. Ареал вида расширялся не только по днищам долин в горизонтальном направлении, но и по склонам и подгольцовой части вершин плато в вертикальном направлении. В новообразованной части ареала прослеживается широтное изменение его неоднородности. Его северная окраина сформирована небольшими по площади изолированными участками с достаточно низким обилием птиц. Южнее ареал слагают, более или менее, сплошные обширные территории, заселенные птицами с достаточно высоким обилием, позволяющим отнести синехвостку к обычным фоновым видам (Романов, 2009 б).

Расширение ареалов в пределах плато Путорана зарегистрировано также еще у ряда видов: малой чайки, речной крачки, мохноногого сыча.

Еще недавно считалось, что ареал малой чайки состоит из отдельных участков, а в Средней Сибири существует разрыв в ареале между крупными западносибирским и восточносибирским участками. При этом, залеты на территорию Центральной Сибири были известны еще со времен П.С. Палласа (18 в.). В последние

десятилетия ряд находок этого вида в пределах Центральной Сибири показали, что произошла полная или частичная ликвидация отмечавшегося ранее разрыва в ареале (Рогачева и др., 2008). Мы рассматриваем эти явления в пользу прогрессирующего сокращения ледниковых дизъюнкций ареалов (Матюшкин, 1976). Более того, восстановление единства ареала по линии бывшего разрыва (вдоль Енисея) сопровождается расширением ареала по этой линии в северном направлении. Подтверждение этому мы видим в явной экспансии вида в Субарктических районах Средней Сибири – на плато Путорана. Некоторым исследователям, работавшим в самых различных районах обширной территории плато Путорана до 1988 г., удалось зарегистрировать лишь единичные залеты малых чаек (Кречмар, 1966; Зырянов, Ларин, 1983). После 1988 г. мы стали ежегодно встречать в большом количестве малых чаек во многих южных (оз.Северное, 2003), западных (оз.Накомякен, 1999) и юго-западных (оз.Дюпкун, 2001, 2006) районах Путорана. Птицы встречались с прилета в июне и до конца августа. Кроме небольших группок из взрослых птиц, очень часто в июле-августе встречались крупные стаи, состоящие из 50-150 взрослых и молодых птиц (Романов, 1996, 2003 а, 2006 б). Большинство из них были явно кочующие. При этом, в некоторых районах плато Путорана мы встречали крупные скопления малых чаек, гнездование которых в недоступных для осмотра частях озерно-речных систем у нас не вызывает сомнения. До начала наших работ самыми северными районами гнездования считались среднетаежные ландшафты на среднем Енисее у п.Мирное (Рогачева, 1988).

Такое, вероятно, гнездовое скопление малых чаек мы обнаружили 8-10 июля 1991 г. на юге плато Путорана, в районе впадения р.Морктакон в оз.Някшингда (Романов, 1996). Птицы, державшиеся поодиночке, парами и дисперсными стаями численностью до 50 особей, постоянно отмечались на реке в ее устье и на сопредельной акватории оз. Някшингда. Часто их можно было увидеть в беспокойном полете, кормившимися или отдыхавшими на берегах и островках дельты, среди многочисленных меандр, стариц, заболоченных островов, разливов и проток. Полагаем, что именно в этих местообитаниях птицы гнездились. Общая численность державшихся летом 1991 г. в устье р. Морктакон чаек составила в 1991 г. приблизительно около 100 птиц. Важно, что в 1986 г. побывавший в устье р. Морктакон А.Е. Волков малых чаек здесь не нашел.

Очаг обитания, видимо гнездящихся малых чаек мы обнаружили также в 2003 г. на оз.Северное (Романов, 2006 б). В его северо-восточной части, на острове в устье р.Эпекли-Сен, 15-17 июля мы наблюдали скопление малых чаек численностью около 200 особей. Ранним утром птицы стайками по 15-30 особей прилетали на остров со стороны русла р.Эпекли-Сен. Многие из них кружили над акваторией вокруг острова. Большинство же птиц садилось на берег острова, но не задерживалось на нем более 1,5-2 часов и улетало обратно – вверх по р.Эпекли-Сен. Судя по следам пребывания, птицы прилетали на остров ежедневно и сидели на одном и том же участке берега. Несмотря на то, что размер острова составлял 130х220 м, чайки концентрировались на очень ограниченном участке берега (7х10 м). Этот участок находился на разнотравном лугу рядом с густыми зарослями низкорослых ивняков. Кочующие малые чайки были многочисленны в 2003 г. на р.Северная: от ее истока вниз по течению – до устья р.Колю. Во время сплава по р.Северная с 22 июля по 2 августа постоянно наблюдались стаи птиц численностью до 150 особей,

летавшие над рекой или сидевшие на берегах (Романов, 2006 б). Хорошо летающие молодые особи были встречены 2 августа в среднем течении р.Северная.

Схема расселения речной крачки на север в районе плато Путорана в общих чертах напоминает схему расселения малой чайки. Основных отличий два. Во-первых, никто до 1991 г. вообще не встречал речных крачек на плато Путорана, а северная граница гнездования вида проходила по Нижней Тунгуске (Рогачева и др., 2008). Во-вторых, речная крачка проникает на плато Путорана с заметно более низкой численностью, чем малая чайка. До начала наших работ самым северным районом гнездования в Средней Сибири считалась долина Нижней Тунгуски (Рогачева, 1988).

Речная крачка была найдена нами обычной на гнездовье в 1991 г. на юге Путорана (Романов, 1996). В районе оз. Някшингда в 1991 г. гнезда были обнаружены в устьях р. Верхняя Някшингда (n=3) и р. Морктакон (n=5). Явно территориальные пары (n=2) постоянно встречались также в устье р. Амундыкан. Гнезда располагались на мохово-осоковой сплавине среди устьевых разливов, на песчаной устьевой косе, на сфагновой влажной кочке среди зарастающего осокой термокарстового озера, на крупном торфяном бугре посредине термокарстового озера. Определение 3 и 6 июля 1991 г. насиженности яиц показало, что в 4 кладках они были не насижены, а в 4 – сильно или средненасижены. С 10 августа 1991 г. и до окончания наблюдений (29 августа) в южной части оз. Някшингда ежедневно отмечались птицы, державшиеся поодиночке, парами, семейными группками или стайками из 3-5 особей. Показательно, что в 1986 г. обследовавший котловину оз. Някшингда А.Е. Волков речных крачек здесь не обнаружил. При этом, он специально уделял особое внимание поиску этого вида, но встретил его лишь значительно южнее: в долине правого притока Нижней Тунгуски р. Тутончаны, на широте 64°30' с.ш.

В 2003 г. выяснилось, что речные крачки проникли еще севернее оз. Някшингда: мы нашли гнездящихся речных крачек на оз.Агата Нижняя и на перешейке между этим озером и оз.Агата Верхняя. Единичные территориальные пары наблюдались также на оз.Северное: в устьях рек Орон и Эпекли-Сен. Осмотреть удалось два жилых гнезда. Одно – устроенное на плавающем мохово-осоковом островке посередине маленького зарастающего термокарстового озера. Другое – на песчаной косе у оз. Агата Нижняя в колонии полярных крачек (Романов, 2006 б).

Мохноногого сыча, как и речную крачку, до 1988 г. никто на плато Путорана не встречал. Поэтому, даже относительно немногочисленные факты его пребывания на плато Путорана, а также рост частоты встреч за последние годы могут служить подтверждением расширения его гнездового ареала к северу. До начала наших работ самые северные случаи гнездования были известны в таежных районах юго-восточных предгорий Путорана (Рогачева и др., 2008), где в 1978 г. встречали семьи мохноногих сычей, состоявшие из взрослых и молодых птиц (Вахрушев, Вахрушева, 1987).

Наблюдения за птицами в 1974-1977 гг. в котловине оз. Аян и долине одноименной реки не выявили присутствия мохноногих сычей в данном районе (Зырянов, Ларин, 1983). Через 10 лет у оз. Аян 9 июня 1988 г. мы нашли погибшего мохноногого сыча, а в долине р. Аян 15 июля 1989 г. в средневысотном лиственничнике было найдено дупло с гнездовой постройкой, принадлежащей данному виду (Романов, 1996). В октябре 2006 г. мохноногий сыч был впервые встречен на Ленинском проспекте г.Норильска (Романов, 2007 б). Кроме этого, в 2006-2008 гг. вероятно одна и

та же пара мохноногих сычей стала гнездиться в котловине оз. Мелкого. В 2006 г. сначала были обнаружены птенцы в дупле, а позднее наблюдался вылет птенцов и их относительно длительное пребывание на гнездовом участке. В 2007 и 2008 гг. в этом же районе наблюдали семью мохноногих сычей, состоявшую из двух взрослых птиц и двух хорошо летавших птенцов. На оз. Лама в гнездовой период 2004 и 2007 гг. впервые встретили мохноногих сычей, державшихся на одном участке леса. Озера Лама и Мелкое относятся к тем районам Путорана, где обычно всегда в небольшом количестве присутствовал человек, а, следовательно, с точки зрения интенсивности случайных наблюдений, ничего не изменилось. Возможно, людей там стало даже меньше, так как свернута геологоразведка, прекратили существование рыбацкие артели. Кроме этого, результаты целенаправленных наблюдений за птицами на озерах Лама и Мелкое, которые использовали при подготовке «Списка видов плато Путоран» В.А. Зырянов, В.В. Ларин (1983), не содержали сведений о пребывании мохноногих сычей в окрестностях этих озер. С учетом этих обстоятельств вероятность расширения гнездового ареала мохноногого сыча представляется весьма высокой.

Таким образом, в результате зафиксированного процесса проникновения и расселения на территорию плато Путорана, произошло смещение к северу границ гнездового ареала – у малой чайки и речной крачки на 300 км, у мохноногого сыча на 600 км.

Расширение северных границ гнездовых ареалов на плато Путорана возможно также у полевого луня, перепелятника, чеглока, обыкновенной пустельги, проникающих из более южных районов (Романов, 2009 в). Все эти виды находят в горно-субарктических ландшафтах плато Путорана северный предел своего распространения на севере Средней Сибири. Пребывание подавляющего большинства особей этих видов, встреченных на территории Путорана, вероятнее всего объясняется более или менее регулярными кочевками за пределы их основного гнездового ареала. При этом, в последние годы первые случаи гнездования отдельных пар перепелятника и обыкновенной пустельги уже зарегистрированы. Гнездование полевого луня и чеглока весьма вероятно, а подтверждение этого, по нашему мнению, является только вопросом времени. Местообитания, пригодные для гнездования и охоты этих видов, занимают относительно небольшие площади, но достаточно широко распространены по всей территории региона. Поэтому не исключено их более активное расселение в северном направлении.

Характер пребывания полевого луня в обширных горных районах Енисейско-Котуйского междуречья, почти целиком занятых плато Путорана, долгое время оставался абсолютно не известным. В начале 60-х гг. прошлого столетия были зафиксированы лишь единичные встречи одиночной самки у оз. Хантайского (Сыроечковский, 1961) и одиночного самца в верховьях р. Рыбной (Кречмар, 1966). Обе птицы наблюдались в третьей декаде мая, что позволило А.В. Кречмару (1966) предположительно отнести полевого луня к редким залетным видам. В 1971-1986 гг., при достаточно подробных обследованиях самых различных районов Путорана, полевой лунь не встречался (Зырянов, Ларин, 1983). Более активное проникновение этого вида в пределы плато Путорана выявлено нами в 1988-2007 гг.: охотившиеся одиночные особи данного вида неоднократно регистрировались в западных, юго-западных, южных и восточных районах плато Путорана (табл. 80).

Таблица 80. Встречи полевого луня на плато Путорана в 1988-2007 гг.

Количество особей	Пол	Район встречи	Географические координаты	Дата
1	самец	Устье р.Кутарамакан (оз.Хантайское)	68°25'с.ш., 91°30'в.д.	1 июля 1990 г.
1	самец	пойма р.Някшингда	67°00'с.ш., 93°15'в.д.	3 июня 1991 г.
1	самка	Устье р.Кылтэллар (оз.Глубокое)	69°13'с.ш., 90°30'в.д.	30 августа 1999 г.
Одиночные особи	самцы	Устье р.Агата (оз.Агата Верхняя)	67°00'с.ш., 92°00'в.д.	3-8 июня 2003 г.
Одиночные особи	самцы	Пойма верхнего и среднего течения р.Северной	66°40' - 67°13' с.ш. 90°50' - 91°50' в.д.	22 июля – 3 августа 2003 г.
Одиночные особи	самцы	Устье р.Амдундакта (оз.Кета)	68°41'с.ш., 90°42'в.д.	9-19 июня 2004 г.
Одиночные особи	самцы	Пойма среднего течения р.Курейки	68°21' - 68°24' с.ш. 93° 45' - 94° 10' в.д.	16-17 июня 2006 г.
1	самец	Пойма р.Котуй (оз.Харпича)	68°46'с.ш., 97°10'в.д.	5 июня 2007 г.

Эти наблюдения дают основание охарактеризовать статус полевого луня на плато Путорана как вида, регулярно встречающегося на сезонных кочевках, а возможно, и гнездящегося. С учетом наличия в регионе подходящих гнездовых местообитаний вероятность этого весьма велика.

Предполагалось, что северная граница распространения перепелятника между Енисеем и Леной проходит приблизительно по 67° с.ш. (Степанян, 1990). Вся информация о пребывании вида в горных районах плато Путорана на севере Средней Сибири долгое время была ограничена лишь встречей 7 июня 1960 г. одиночной особи у оз. Хантайского (Сыроечковский, 1961). В 1959-1964 и 1971-1986 гг., при подробных обследованиях самых различных районов Путорана, перепелятник не был обнаружен (Кречмар, 1966; Зырянов, Ларин, 1983; Дорогов, 1988). В процессе наших работ (Романов, 2009 в) на плато Путорана в 1988-2007 гг. впервые удалось отметить более широкое проникновение особей данного вида: 30 июня 1990 г. в среднем течении р.Кутарамакан (68°30'с.ш., 91°35'в.д.), 19 июня и 4 июля 2004 г. в центральной части котловины оз.Кета (68°41'с.ш., 90°44'в.д.), 7 июня 2006 г. у слияния рек Курейки и Ягтали, 25 июля 2006 г. у южной оконечности оз.Дюпкун (68°23'с.ш., 94°10'в.д.), 9 июня 2007 г. у восточной оконечности оз.Харпича (68°46'с.ш., 96°57'в.д.). Кроме этого, в 2006 г. впервые было доказано гнездование вида в регионе (Романов и др., 2007). В районе впадения р.Курейки в оз.Дюпкун (68°23'с.ш., 93°55'в.д.) в густом высокоствольном лиственничнике 23 июня 2006 г. обнаружено жилое гнездо с полной

кладкой из 5 яиц. В 30 м от него располагалось старое нежилое гнездо, что указывает на гнездование птиц и в предыдущие годы. В соответствии с этой находкой северная граница гнездового ареала в регионе проходит по параллели 68°23' с.ш. Эти данные позволяют сделать вывод о том, что перепелятник – редкий гнездящийся вид, спорадически проникающий на плато Путорана из южных предгорий, где обычен на широтном отрезке долины р.Нижней Тунгуски (64°00'-65°00' с.ш.) (Кузнецов и др., 2007).

Чеглок в приенисейской северной тайге Средней Сибири встречается к северу до широты Северного Полярного круга и имеет здесь статус редкого гнездящегося вида (Рогачева, 1988). Восточнее, на широтном отрезке долины р.Нижняя Тунгуска (64°00'-65°00' с.ш.), чеглок повсеместно обычен на гнездовье (Кузнецов и др., 2007). К северу от р.Нижней Тунгуски на плато Путорана чеглок был впервые отмечен нами как очень редкий вид в таежных поймах крупных рек юго-западной части этой горной страны (Романов, 2006 б, Романов и др., 2007). Одиночные охотившиеся птицы были встречены 25 и 26 июля 2003 г. в пойме среднего течения р. Северной между 66°30' и 66°70' с.ш., а также 24 июня 2006 г. на р.Курейке в 10 км от северо-восточной оконечности оз.Дюпкун (68°24'с.ш., 93°49'в.д.). Гнездование на юге Путорана пока не доказано. Но учитывая наличие в регионе подходящих гнездовых местообитаний, это представляется весьма вероятным.

Обыкновенная пустельга в долине Енисея распространена к северу приблизительно до 60°с.ш. (Степанян, 1990, 2003). Характер пребывания вида в обширных горных районах Енисейско-Котуйского междуречья, почти целиком занятых плато Путорана, долгое время оставался абсолютно не известным. В 1959-1964 и 1971-1986 гг., при подробных обследованиях самых различных районов Путорана, в том числе и тех, где позднее установили гнездование, пустельга не была обнаружена. Лишь в восточных предгорьях плато Путорана у пос.Чиринда в 1983 г. наблюдали пару птиц, что позволяет предполагать гнездование (Рогачева и др., 2008). В процессе наших работ на плато Путорана в 1988-2007 гг. удалось встретить одиночных охотившихся особей данного вида в двух точках западной половины плато Путорана (Романов, 2002, 2003 а): 25 августа 1999 г. у западной оконечности оз.Собачье (69°04'с.ш., 90°55'в.д.), и 30 июля 2001 г. у южной оконечности оз.Дюпкун Курейский (67°43'с.ш., 91°50'в.д.). Кроме этого, на востоке плато Путорана у восточной оконечности оз.Харпича (68°47'с.ш., 97°05'в.д.) в начале июня 2007 г. впервые была отмечена гнездящаяся пара. Самка плотно сидела на гнезде, устроенном в нише отвесной скалы речного каньона. Самец значительную часть времени проводил в непосредственной близости от гнезда. Эти данные позволяют сделать предварительный вывод о том, что пустельга – крайне редкий гнездящийся вид, спорадически распространенный на плато Путорана. Северная граница гнездового ареала в регионе проходит по 68°47' с.ш. Пустельга повсеместно значительно более обычна у южных предгорий плато Путорана, на широтном отрезке долины р.Нижней Тунгуски (64°00'-65°00' с.ш.) (Кузнецов и др., 2007).

Данные Е.Е. Сыроечковского-мл. с коллегами (1996) свидетельствуют о расширении северных границ ареалов некоторых птиц в субарктических горах Якутии (бассейн Яны). В 1994 г. и 1996 г. они обследовали Полоусный кряж (Селенняхский и Иргыченский хребты, Куйгинский кряж), хребет Кулар (преимущественно хребет Улахан-Сис) и сопредельные межгорные долины. Северные границы ареалов

ряда видов за 2-3 десятилетия до работ, организованных Е.Е. Сыроечковским-мл., занимали более южное положение. Это показано наблюдениями В.Г. Кривошеева (1960), работавшего в 1959 г. от верховьев Яны до Усть-Янска и хребта Кулар, Ю.К. Рощевского (1973, 1976), посетившего в 1970 г. низовья Чондона, А.А. Кищинского (1988) и С.М. Успенского, в течение всего сезона 1972 г. изучавших авифауну южной окраины дельты Яны (от Казачьего до Чондонской губы). Сравнение наблюдений Е.Е. Сыроечковского-мл. с коллегами (1996) и предшествующих исследователей зафиксировало процесс расселения ряда видов в бассейне Яны и смещение к северу границ гнездового ареала у речной крачки на 400 км, у сибирского конька на 150 км, у теньковки на 250-300 км, у малой мухоловки на 200 км, у черноголового чекана на 40 км, у белобровика на 50 км.

Известны данные по расширению ареалов птиц на Полярном Урале и сопредельных к горам равнинах (Морозов, 1987, 1995, 2002, 2003; Головатин, Пасхальный, 2005). В частности, В.В. Морозов (1987) констатирует, что широконоска, сибирская завирушка, теньковка и полярная овсянка появились в южных тундрах при своем естественном расселении в северном и западном направлении, а сизая чайка, серая ворона и сорока проникли в кустарниковые тундры явно в недавнее время благодаря освоению Крайнего Севера.

К сожалению, почти нет данных о динамике расселения птиц на север в восточной части цепи гор Азиатской Субарктики. Исследованиями А.А. Кищинского (1988) подтверждено лишь расселение в северо-восточном направлении чиркатрескунка. Если в 30-е годы прошлого столетия он лишь изредка залетал в верхнее течение Колымы (Дементьев, Шохин, 1939), то спустя 3 десятилетия стал там нередким на гнездовье.

Таким образом, приведенные примеры доказывают, что процесс формирования авифауны гор Азиатской Субарктики не завершен. Он продолжался в прошлом веке и продолжается в настоящее время. Динамика изменения авифауны гор Азиатской Субарктики наблюдается, в основном, за счет иммигрантов, расселяющихся из более южных областей. Например, только за несколько прошедших десятилетий в результате смещения границ гнездовых ареалов к северу видовое разнообразие авифауны плато Путорана и субарктических гор Якутии увеличилось на 6%. Процесс дальнейшего формирования авифауны идет с участием видов, проникающих в ГАС на различное расстояние и с разной скоростью. Наиболее дальнее смещение северных границ ареала, приблизительно на 600 км, произошло на плато Путорана у синехвостки и мохноногого сыча. О высокой скорости расселения в ряде случаев мы можем судить на примерах малой чайки и речной крачки, которые появились в южных районах Путорана в течение 5 лет, разделяющих сезон работы А.Е. Волкова в 1986 г. и наш – в 1991 г.

Для некоторых видов расширение северной границы распространения имело в горах Азиатской Субарктики характер резкого пульсационного выселения за пределы ареала. Подобного рода выселение одного и того же вида идентифицировалось по появлению гнездящихся особей там, где их раньше достоверно не было, заметным увеличением частоты встречаемости кочующих особей или тем и другим одновременно. Такое пульсационное расселение к северу отмечено в 1986-1991 гг. у малой чайки и речной крачки на юге Путорана, в 2006-2008 гг. у мохноногого сыча на западе Путорана, в 2003-2007 гг. у полевого луня по всей территории Путорана

и его западным предгорьям. Следует подчеркнуть, что случаев такого рода расселения особенно много зарегистрировано за последние три-четыре десятилетия – в период наибольшего тренда температур в Северной Азии (Баранов, 2007).

В горах Азиатской Субарктики известны случаи уникального гнездования единичных пар некоторых видов далеко за пределами основного гнездового ареала. Например, черный журавль (Рогачева, 1988), садовая овсянка (Зырянов, Ларин, 1983) на плато Путорана, луговой лунь в северо-западных предгорьях плато Путорана (Романов, 2006 д). При этом, в дальнейшем не было получено не только подтверждения повторного гнездования, но и фактов самого пребывания этих видов. На наш взгляд, такое спонтанное и «одноразовое» появление единичных гнездящихся пар свидетельствует лишь о потенциальных возможностях вида к расселению и не ведет даже к временному изменению границ основного ареала.

Несмотря на то, что в горах Азиатской Субарктики превалирует северный вектор расселения видов, отмечено также расширение ареалов и в широтном направлении. В качестве примеров можно привести расселяющихся с востока на запад полярную овсянку (Морозов, 1987) и американского бекасовидного веретенника (Томкович, 1984 в; Рогачева, 1988; Лаппо, 1996).

6.8. Вертикальная составляющая ареала и изменение высотного распределения видов с широтой и долготой

В трехмерной структуре ареала в условиях гор особое значение приобретает его вертикальная составляющая. На равнинах вертикальная дифференциация обитаемого пространства, как правило, ограничивается выбором одного или сочетанием нескольких предпочитаемых ярусов растительности, максимальное разнообразие которых наблюдается в лесах. Однако, при всем многообразии ярусного распределения птиц даже в высокоствольных лесах, вертикальная дифференциация в пределах всего ярусного спектра ограничена ничтожно малыми интервалами высот между субстратом и кронами (обычно 10-30 м). В горах при сохранении ярусной дифференциации особую специфику высотному размещению видов в пространстве придает очень большая амплитуда абсолютных высот подстилающей поверхности. В горах Азиатской Субарктики она составляет в среднем 1000-2500 м: от 100-200 м н.у.м. у подножий до 1300-2700 м н.у.м. на вершинах. Это предопределяет качественно иные, несравнимо более широкие возможности для освоения видами пространства по вертикали: распространение в однородном ландшафте на разных абсолютных высотах, расселение из оптимальных местообитаний в субоптимальные (или даже в инородные) при подъеме из ниже лежащих высотных поясов в выше лежащие. Более того, «сдвиг» ареала в вертикальном направлении в какой-то части гнездового ареала позволяет некоторым видам далее расселяться вновь по горизонтальной поверхности, но уже в пределах более высоко эшелонированных ландшафтов. В качестве примера можно привести золотистую ржанку, широко распространенную в тундровой зоне Таймыра (Рогачева, 1988; Nowak, Pavlov, 1995; Hötker, 1995), резко повышающую вертикальный уровень своего ареала у северного склона плато Путорана и на высоте около 1000 м снова распространяющую по гольцам далее к югу в горизонтальной плоскости (Романов, 1996, 2006 б; Романов и др., 2007). Однородные экологические условия гор Азиатской Субарктики, их от-

носительно небольшая абсолютная высота и большое сходство авифаун позволяют проследить трехмерность ареалов птиц со всеми имеющимися переходами и постепенными изменениями на пространстве от Урала до Корякского нагорья.

Попытки обращения к проблеме высотного распределения и трехмерности пространства ареала видов ботаниками были сделаны довольно давно. Впервые общие положения об объемном характере пространства ареала растений высказали В.С. Говорухин (1941) и В.Б. Куваев (1952), а позднее были рассмотрены K.Troll (1961). Но наиболее последовательно представления о трехмерности пространства ареала развиты В.Б. Куваевым (2006). Он проанализировал изменения высотного распределения растений с широтой и долготой, а также трехмерность пространства ареала в субарктических горах Евразии от Северной Норвегии до Восточной Камчатки. Несмотря на это, проблема трехмерности пространства ареала пока остается недостаточно исследованной даже для растений (Куваев, 2006). Что же касается трехмерности пространства ареала животных, то эта проблема, упоминавшаяся лишь в единичных работах (Панфилов, 1960; Ирисов, 1997), представляется еще менее разработанной.

С целью сформировать представление о трехмерности пространства ареала птиц в условиях ГАС и выявления закономерностей пространственного изменения его вертикальной составляющей мы составили таблицу высотного распространения некоторых видов (табл. 81). При составлении таблицы использованы наиболее точные сведения о высотном распределении видов в каждом горном регионе Азиатской Субарктики. Именно они положены в основу характеризуемых ниже представлений о трехмерном пространстве ареала. Модельные виды выбирались из числа распространенных во всех (или почти во всех) горах Азиатской Субарктики и населяющих в целом все высотно-ландшафтные пояса.

Вертикальные (высотные) параметры пространства ареала в меридиональном направлении гораздо легче поддаются исследованию, поскольку они наиболее жестко определяются одним фактором – понижением температуры с перемещением из более южных районов в более северные и от подножий к вершинам.

Вертикальные параметры пространства ареала в широтном направлении несравненно многообразнее, чем в меридиональном. Это обусловлено не только понижением температуры с возрастанием высоты местности, но и сменами прочих климатических и ландшафтных условий, с изменением долготы (особенно при перемещении от океанических побережий вглубь материка), изменением макрорельефа, орографических и геоморфологических условий.

Высотные параметры пространства ареала позволяют выявить и довольно точно провести границу ареала в вертикальной плоскости. Причем ее цифровые значения (табл. 81) позволяют выявить, прежде всего, общий предел высот вертикальной составляющей ареала, степень его вертикального «расслоения», соотношение уровня высот нижнего и верхнего предела распространения, широтное и долготное изменение вертикальных границ ареала. Высотные параметры пространства ареала служат основой для более детального изучения закономерностей вертикальной дифференциации населения птиц с учетом показателей их обилия.

Данные таблицы 81 свидетельствуют о следующем.

Для всех видов в условиях гор за счет распространения в вертикальной плоскости ареал принимает объемный (трехмерный) характер, с достаточно большой амплиту-

Таблица 81. Высотное распространение некоторых видов в пределах гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Полярный Урал	Приполярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
1	Обыкновенная кукушка	300	700	850	–	1100	1200	800
2	Глухая кукушка	70	200	200	–	1100	1100	800
3	Краснозобый конек	480	800	920	450	2000	70	900
4	Горная трясогузка	520	700	860	–	1300	1350	900
5	Сибирский жулан	–	–	300	–	1000	600	650
6	Сибирская завирушка	420	550	600	400	1100	–	800
7	Пеночка-весничка	500	700	900	400	900	200	–
8	Пеночка-таловка	500	700	850	–	1100	1100	800
9	Зеленая пеночка	300	300	150	–	**1500**	700-1000*	–
10	Обыкновенная каменка	900	900	950	600	2000	700-1500*	800-1100*
11	Соловей-красношейка	–	–	300	–	800	1100	1000
12	Варакушка	500	700	900	400	2000	600-1200*	1100
13	Обыкновенная чечевица	200	500	500	–	1100	1100	500-800*
14	Щур	250	700	700	–	**1100-1700***	300-1200*	500-800*
15	Полярная овсянка	340	–	900	400	970	600	550
16	Овсянка-крошка	500	700	700	400	1250	700	800
17	Подорожник	620	800*	650-800*	600*	800*	70	550
18	Пуночка	500-1300*	900*	900-1200*	600*	800-1200*	–	500-1600*

*Примечание: * – отмечен интервал (если указаны две цифры) или уровень (если указана одна цифра) высот (м н.у.м.), где обитает вид; во всех остальных случаях приведены максимальные высоты (м н.у.м.) вертикального распространения видов; жирным даны высоты из горных районов юга Якутии (Алдано-Учурское нагорье), т.к. в субарктических горах Якутии вид не встречен.*

дой между нижним и верхним пределом распространения. Пределы вертикального распространения определяются биотопической избирательностью видов, структурой высотной поясности и абсолютными высотами конкретного горного региона.

В различных горных массивах Азиатской Субарктики вертикальные границы распространения любого вида проходят на различной высоте и поэтому не линейны. В качестве примеров из группы видов с наиболее существенной разницей между максимальным и минимальным уровнем верхней границы можно указать глухую кукушку (1030 м), краснозобого конька (1930 м), обыкновенную каменку (1700 м), варакушку (1600 м). Среди видов, у которых эта разница выражена намного меньше, пеночка-таловка (600 м), щур (650 м), полярная овсянка (630 м), лапландский подорожник (550 м).

Среди модельных видов, представленных в таблице 81, пример максимального распространения по вертикали (до 2000 м н.у.м.) демонстрируют краснозобый конек, обыкновенная каменка, варакушка, минимального (до 1000 м н.у.м.) – пеночка-весничка, полярная овсянка, лапландский подорожник.

Последовательное изменение высотных пределов распространения многих видов в цепи гор Азиатской Субарктики прослеживается как в широтном так и в меридиональном направлениях. В более высоких широтах (на Полярном Урале, Анабарском плато) верхние границы вертикального распространения видов в целом расположены ниже. Это связано с более низким общим положением границ вертикальных поясов в более северных районах. Изменение вертикальных пределов распространения с запада на восток у многих видов происходит достаточно сходно. В двух самых западных регионах ГАС, на Приполярном Урале и плато Путорана, значения этих пределов приблизительно равны или несколько больше на Путорана. Восточнее верхняя граница распространения поднимается вверх и достигает максимальных высот в горах Якутии и Колымском нагорье (или одном из регионов). Еще восточнее, в Корякском нагорье, эта граница либо остается почти неизменной, либо вновь понижается. При этом, ее высота в Корякском нагорье может быть и ниже, и выше ее высоты в регионах западной половины цепи ГАС (Приполярный Урал, плато Путорана). Таким образом, основное увеличение вертикальной составляющей ареалов большинства видов происходит в восточном направлении, что соответствует более высокому положению ландшафтных поясов в горах в условиях резко континентального климата. Отдельные виды в некоторых регионах отсутствуют, что, тем не менее, не нарушает выявленной общей закономерности.

Нижняя граница вертикального распространения обычно совпадает с подстилающей поверхностью подножий горных склонов. Однако в ряде случаев она может проходить и значительно выше уровня подножий, и тогда ареал на схеме сечения своего трехмерного пространства как бы «зависает» на определенной высоте. Такой приподнятый уровень нижней границы вертикального распространения у некоторых видов можно наблюдать почти на всем протяжении цепи гор Азиатской Субарктики, у других – лишь в отдельных ее регионах. Подъем нижней границы почти всегда ведет к сужению вертикального распространения. Исключением является лишь характер вертикального распространения щура в Колымском нагорье (Кищинский, 1968). В ряде случаев экологические условия региона резко ограничивают возможности вертикального распространения некоторых видов, в результате чего нижняя и верхняя граница занимаемого ими жизненного пространства почти совпадают, и тогда на схеме трехмерного сечения ареала можно наблюдать лишь уровень их пребывания в горах. Например, у лапландского подорожника на Приполярном Урале, Анабаре и хребте Кулар на севере Якутии.

Из таблицы 81 видно, что уровень нижней границы вертикального распространения лежит значительно выше уровня подножий: во-первых, у двух арктических видов (лапландский подорожник, пуночка), а во-вторых – у ряда видов в восточных горах Азиатской Субарктики (от Верхоянского хребта до Корякского нагорья). Это объясняется тем, что в рассматриваемых нами пределах Субарктики пуночка повсеместно связана исключительно с горным ландшафтом, а лапландский подорожник в регионах с господством у подножий северной тайги образует изолированные, лежащие высоко в гольцах горно-тундровые популяции. На востоке цепи

ГАС (Колымское и Корякское нагорья) «отрыв» нижней границы распространения от горных подножий у ряда видов происходит вследствие того, что оказываются смещены вверх по высотному профилю наиболее оптимальные для них местообитания. Это относится, например, к обыкновенной каменке, связанной с вертикально расчлененным горным рельефом, а также к зеленой пеночке, варакушке, обыкновенной чечевице, щуру, связанными на северо-востоке Азии в основном с подгольцовыми зарослями кедрового и ольхового стлаников (Кищинский, 1988). Выявленные тенденции можно проследить на примере и других видов, встречающихся почти по всему высотному профилю (в том числе и у подножия гор), но имеющих определенно повышенные показатели обилия в его средней или верхней части. Среди них сибирская завирушка, пеночка-таловка, соловей-красношейка. Кроме этого, использование показателей обилия на разных высотах позволяет выявлять и некоторые другие подробности распространения видов в пределах сечения трехмерного пространства ареала. Наибольший интерес в этой связи представляет «двухполосный» характер освоения птицами горных склонов, заселяемых преимущественно в самых верхних и самых нижних их частях (Романов и др., 2007).

При анализе ареалов модельных видов выявлена важная закономерность: непосредственным фактором, определяющим вертикальные пределы распространения птиц в горах Азиатской Субарктики, является не абсолютная высота местности, а качественные свойства биотопов, в первую очередь, обеспечивающие возможность гнездования. Такие явления как расширение вертикальной составляющей ареала или «подъем» его нижней границы у целого комплекса видов на востоке Азиатской Субарктики, возможно, представляет собой один из промежуточных этапов продолжающегося формирования ее горной авифауны.

Выводы

1. Авифауна гор Азиатской Субарктики формируется в системе общих зонально-ландшафтных и высотно-поясных закономерностей. Сокращение видового разнообразия птиц происходит в северном направлении и с высотой – от подножий к вершинам.

2. Высока общность таксономической структуры и видового состава гнездовой авифауны гор Азиатской Субарктики, насчитывающей 197 видов. Половину авифауны рассматриваемых горных систем формируют виды, широко распространенные от Урала до Корякского нагорья. Общность структуры населения птиц поддерживается в горизонтальной плоскости видами, лидирующими по обилию одновременно в нескольких горных регионах Азиатской Субарктики, а в вертикальной – одновременно лидирующими в двух, обычно смежных, высотно-ландшафтных поясах. Наиболее однородная авифауна формируется в горах Якутии и ближайших горных системах, лежащих к западу (плато Путорана) и востоку (Колымское нагорье) от них.

3. В горах Азиатской Субарктики большинство видов птиц населяет широкий диапазон высот, охватывающий, как правило, не менее двух высотных поясов. Ареалы видов принимают объемный (трехмерный) характер. Широкое вертикальное распространение многих видов птиц определяет большое общее биоразнообразие даже в высотных поясах с экстремальными условиями и, как следствие, – сохраняет высокую потенциальную возможность успешного эволюционного развития горных сообществ и формирования горной авифауны в целом.

4. Установлено, что в ряду горных систем Азиатской Субарктики, в отличие от сопредельных равнин, центр видового разнообразия смещен восточнее Урала и находится на плато Путорана, что соответствует его расположению в пределах Енисейской зоогеографической границы, сформировавшейся по линии ледникового разрыва авифаунистических комплексов и ареалов видов. На повышение видового разнообразия авифауны Путорана оказывает процесс расселения видов, имевших до оледенения ареалы значительно шире.

5. Горы Азиатской Субарктики, обладая значительной вертикальной дифференциацией ландшафтов, формируют высотно эшелонированную систему разнонаправленных путей пространственного распространения многих видов птиц. Благодаря этому по соответствующим ценозам разных высотных поясов происходит взаимопроникновение северных форм на юг, а южных на север, что влияет на повышение уровня видового богатства в процессе формирования авифауны горных стран.

6. В зоогеографическом отношении авифауна гор Азиатской Субарктики имеет специфичные черты за счет видов (n=24), экологически связанных с горными ландшафтами. Сокращение числа горных видов в региональных авифаунах с востока на запад следует признать объективной закономерностью пространственного формирования авифауны в пределах всей цепи гор Азиатской Субарктики.

7. Большинство (70-81%) видов, проникающих из сопредельных равнин в горные регионы, формируют основу региональной гнездовой авифауны. Равнинные элементы качественно сближают авифауны различных высотных поясов и ланд-

шафтов предгорий. Это определяет высокий уровень сходства авифаун соседних равнинных и горных регионов, а авифаунам последних придает более равнинный экологический облик. Выход горных птиц в предгорья практически отсутствует. Авифауна равнин по отношению к авифауне гор Азиатской Субарктики выступает как «донор», а горная по отношению к равнинной – лишь как «реципиент».

8. На фоне обеднения равнинной авифауны Азиатской Субарктики с запада на восток доля равнинных видов, проникающих в горные регионы, последовательно возрастает в том же направлении. Многие равнинные виды, обычные на большей части Северной Палеарктики, при движении на восток поднимаются в горы, расширяя вверх вертикальную составляющую своих ареалов, что можно рассматривать как один из промежуточных этапов продолжающегося формирования горного аспекта авифауны гор Азиатской Субарктики.

9. Разнонаправленные изменения видового богатства при движении от центра горной страны к предгорьям связаны с региональной спецификой литогенной основы. В хребты с большими абсолютными высотами и треугольным профилем в поперечном сечении проникновение многих видов птиц из предгорий сдерживают повышенные углы наклона речных долин. Горные массивы, имеющие в поперечном сечении профиль трапеции, расчлененной глубокими сквозными долинами, позволяют проникать вглубь гор большему числу видов птиц. Эти особенности литогенной основы, способствуя проникновению равнинных видов вглубь горных массивов по лесным местообитаниям в горизонтальной плоскости, не менее эффективно затрудняют этот же процесс в вертикальном направлении.

10. В горах Азиатской Субарктики большее сходство видового состава характерно для горно-лесной авифауны и значительно меньшее – для подгольцовой и гольцовой. В условиях непрерывности лесных ландшафтов и повсеместной сопряженности горных и равнинных лесов подавляющее большинство видов осваивает их повсеместно. Раздробленность и изоляция участков подгольцовых и гольцовых поясов обусловили формирование более регионально-специфичных авифаун каждого из этих поясов.

11. В цепи гор Азиатской Субарктики положение областей с максимально высоким уровнем общности горно-лесной, подгольцовой и гольцовой авифаун различно. Пространственная обособленность этих областей, а также разные величины уровня общности соответствующих авифаун указывают на автономность формирования авифауны на уровне каждого высотного пояса. Наиболее качественно однородная горно-лесная авифауна сформировалась в горах Якутии и ближайших к ним горных системах – плато Путорана и Колымском нагорье. Взаимно наиболее схожие подгольцовые авифауны формируются в Корякском нагорье и соседних с ним горах Якутии и Колымском нагорье. Наиболее однородная гольцовая авифауна формируется в северной области цепи гор Азиатской Субарктики – на плато Путорана, Приполярном и Полярном Урале, в горах Якутии.

12. Выдвинута гипотеза о том, что ледниковые геоморфологические структуры, образованные позднеплейстоценовыми ледниками, создавая экологические предпосылки обогащения гольцовой авифауны негорными видами, оказывают непосредственное влияние на ее формирование и пространственную неоднородность. Выявлена статистически достоверная пространственная сегрегация сообществ птиц, формирующихся на «гольцовых плакорах», с одной стороны, и в ледниковых

долинах – с другой. Арктоальпийские и альпийские виды осваивали горные вершины благодаря выработавшимся у них адаптациям к экстремальным условиям еще в период оледенения и, вероятно, представляют более древний элемент гольцовой авифауны. Равнинно-тундровые вселенцы, не имея подобных адаптаций, при проникновении в горы использовали типичные для себя экологические условия, сформировавшиеся на локальных участках перигляциальных ландшафтов. Они обогатили гольцовую авифауну позднее, проникая на вершины гор по участкам былого расположения ледников по мере их интенсивного таяния.

13. В горах Азиатской Субарктики с высотой поступательно сокращаются плотность населения птиц и обилие абсолютного большинства видов. В большинстве горных регионов основное сокращение плотности населения птиц происходит при переходе из подгольцового пояса в гольцовый и чуть менее существенное – при переходе из лесного пояса в подгольцовый.

14. Плотность населения птиц на уровне гольцового, подгольцового и лесного высотно-ландшафтных поясов сокращается в направлении с запада на восток. Это согласуется с сокращением в этом же направлении общей продуктивности растительного покрова. Корреляция сокращения плотности населения птиц с долготой близка к достоверности для показателей плотности населения в пределах всех высотных поясов.

15. Пространственная динамика плотности населения птиц и обилия большинства фоновых видов в горах Азиатской Субарктики имеет концентрически центробежный характер. Эти показатели имеют тенденцию увеличения от наиболее высоких внутренних районов горных стран, где их величины минимальны, в сторону периферии.

16. Сообщества птиц лесного пояса, по сравнению с гольцовыми и подгольцовыми, более разнообразны, стабильны и однородны в пространстве и времени. Помимо высоких значений коэффициента сходства населения, здесь выявлены минимальные амплитуды видового богатства и плотности населения птиц, относительно равномерное распределение по территории региона более половины видового состава, несущественные провинциальные отличия в составе лидеров.

17. Горы Азиатской Субарктики охвачены глобальным процессом расширения северных границ ареалов птиц, придающим динамизм современному формированию авифауны Северной Евразии. Для ряда видов птиц удалось впервые выявить отчетливо выраженную динамику границ ареалов (в горизонтальной и вертикальной плоскости), пространственный и количественный рост популяционных группировок.

Summary

Regions and terms of research

The objects of investigations are the bird faunas of the subarctic mountain systems of North Asia (MSNA): Koryak and Kolyma uplands, the mountains of Yakutia (the Verkhoyanskiy, Cherskogo, Kular, and Polousnyi ranges), Anabar and Putorana plateaus, the Nether-Polar and Polar Urals. We use the term "Subarctic" in the version commonly accepted by zoologists, botanists, and experts in physiography, as a kind of physiogeographic environment encompassing the subzones of southern tundra, forest-tundra, and the northern outskirts of the northern taiga subzone.

The material of the majority of chapters is based on the results of our 20-year field studies carried out on the Putorana Plateau in 1988–2008. Most of the peculiarities of the physiogeographic environment characteristic of all mountains of the Asian Subarctic are pronounced on the Putorana Plateau. It allows us to consider it a sample region for revelation and investigation of the general principles of the development and dynamics of avifauna under the mountain subarctic conditions.

Methods and procedures, characteristics of the efforts

Our studies on the Putorana Plateau encompassed 284,000 km^2; about 26,000 of them were directly surveyed.

The recent state and spatio-temporal dynamics of the montane subarctic bird fauna and population were characterized on the basis of the bird counts on the Putorana Plateau (the sample region). The total length of the survey routes on the Putorana Plateau was 8857 km, 4063 km of them in woody landscapes of the forest belt, 2553 km in the coastal zone of rivers and lakes of the forest belt, 238 km in the mountainous open woodland of the subalpine altitudinal belt, and 587 km in the mountain tundra of the alpine tundra belt. The total length of the boat routes was 1616 km. The highest altitude of the surveyed areas was 1450 m a.s.l.

Basic information unit used as a starting point for the further generalization was compiled on the basis of both the original data and materials obtained from more than 500 published sources. Only comparable data on the nesting birds of those MSNA or vast areas of them bearing the distinct features of the alpine, subalpine, and forest altitudinal landscape belts were chosen for representative analysis.

General physico-geographical characteristic of the mountains of the Asian Subarctic

MSNA are situated in northern Eurasia within approximately same latitudinal range (60°00'–70°00' N). They occupy a total of 1,190,000 km^2, i.e., 7 % of the territory of Russia. The environmental conditions in MSNA are similar. As a result, the birds inhabiting this region face relatively uniform environment. It is fairly harsh, with the prevalence of low and middle-height mountains (1000–3000 m a.s.l.) and extensive and branched hydrographic net, continental or extremely continental subarctic (or, rarely, temperate) climate, and severe frosty and long winters. Ice mounds are formed on the rivers and multiyear frozen grounds are found everywhere. All considered regions or their parts were the centres of glaciation in

the Pleistocene, and due to mountainous relief broke free of glaciers later that the adjacent plains. That is why periglacial genesis could be traced in the outlook of the recent landscapes of MSNA, and their avifauna, particularly alpine, must be younger than the bird fauna of the plain Subarctic and is still developing. In the mountains of the Asian Subarctic, forest (mountain north taiga), subalpine (montane open woodland shrubs), and alpine (mountain tundra) landscape belts replace each other with altitude.

Development of avifauna in the glacial landscapes of the subalpine altitudinal belt

Reconstruction of development of the glaciers in late Pleistocene and early Holocene along with the revealed recent ecological links and spatial distribution of birds allowed us to hypothesize the direct effect of glacial geomorphologic structures formed by late Pleistocene glaciers on development and spatial heterogeneity of the alpine avifauna in the entire post-glacial period. The presence of these structures created ecological prerequisites for enrichment of the alpine avifauna with "non-mountain" complex of the species. It is confirmed by statistically significant spatial segregation of the bird communities developing on the "alpine tundra uplands", on one hand, and in the glacial valleys on the other. Spatial differentiation of arctoalpine (alpine) species and plain tundra invaders determined by lithogenous heterogeneity of the surface corresponds to the history of their development and differences in strategies of their settlement in the alpine altitudinal belt. Expansion of arctoalpine (Rock Ptarmigan, Eurasian Dotterel, Horned Lark, and Snow Bunting) and alpine species (Buff-Bellied Pipit), as well as Northern Wheatear to the mountain peaks in the glacial period was favoured by already formed special adaptations to the extreme environmental conditions. They must represent more ancient element of the alpine avifauna. Later, when glaciers began to melt and soon disappeared, distribution of all bird species of the alpine complex remained completely or almost completely confined to the mountain peaks. No active translocation of these species into the lower plains that broke free of ice occurred. This conclusion is supported by the fact that almost all territorial pairs of these species are found today in the upper parts of the alpine belt or its areas located away from plains, the habitats with no evident traits of the last glacial period. Plain-tundra immigrants lacked such profound adaptations and in the course of their penetration into the mountainous areas used environmental conditions traditional for them. Such conditions developed in the local areas of periglacial landscapes associated with the activities of glaciers. These species enriched the species composition of this avifauna later, when they gradually expanded to the mountain peaks along the terrain formerly occupied by glaciers. After the ice had vanished in the glacier valleys, environmental conditions there appeared to be milder, more diverse, and resembling the conditions of zonal tundra rather than harsh mountain-subarctic conditions of the "alpine watershed plains". Late Pleistocene glacial valleys occupy now no more than 25-30 % of the area of the mountain peaks on the Putorana Plateau. More than 2/3 of all species diversity of avifauna of these regions, including almost 100 % of plain-tundra invaders, are associated with these valleys. At the same time, no more than 1/4 of all species, almost all of them arctoalpine and alpine, occurs in the vast alpine watersheds occupying 70-75% of the area of the mountain peaks. Cumulated indices of bird abundance in the glacial valleys always two to four times exceed those in watershed areas. In addition, glaciers could be the source of higher productivity of the adjacent ecosystems. It is indicated by the results of some recent studies,

e.g., conducted in Alaska. Plain species associated with water settle at shallow impounded glacial lakes. Plain-tundra species occur along well-drained slopes of saucer-shaped lake depressions, slopes and surfaces of the lateral and terminal moraines. Meadow-shrub species inhabit wet valleys of small rivers with the flow regulated by the terminal moraine. Such species as the Arctic Loon, Common Teal, Long-tailed Duck, Goosander, Red-breasted Merganser, European Herring Gull, Common Gull, and Arctic Tern nest on glacial lakes. The Ringed Plover, Temminck's Stint, Little Stint, and Grey-tailed Tattler occur on fine-pebble beaches and sand-muddy strands along the shores of glacial lakes. The European Golden Plover, Red-throated Pipit, Willow Warbler, Bluethroat, Pallas's Reed Bunting, and Lapland Longspur inhabit tundra on the slopes and bottoms of glacial valleys. The connection of plain inhabitants with the glacial relief is vividly demonstrated by the nest site selection. The Temminck's Stint, Lapland Longspur, Grey-tailed Tattler are associated with the rocky ridges of terminal moraines. Long-tailed ducks and European golden plovers place their nests on the slopes of lateral moraines represented by dry rubble hillocks, while Arctic terns occupy their tops. Long-tailed ducks, European golden plovers, and common gulls successfully nest on cone-shaped stone hillocks. In the glacial valleys, the nesting habitats of the Red-throated Pipit, Willow Warbler, Bluethroat, and Pallas's Reed Bunting are closely associated with boggy areas of wide valleys of numerous small rivers, with moss-sedge tussocks and low willow shrubs in them. The nests of Lapland longspurs are in some places found on tussocky tundra at footslopes of heavily destroyed lateral moraines. If the plain species are considered, only those adapted to watershed environment of zonal tundra (European Golden Plover, Red-throated Pipit, and Lapland Longspur) can be rarely found nesting outside glacial valleys.

Formation of bird communities in the regions of valley icefield buildup

One of the key traits of the ice regime of the mountainous rivers of the Asian Subarctic is wide-spread occurrence of icefields in the valleys. The process of formation of bird communities on the icefields is to some extent simulating general ecological principles of expansion of birds into periglacial terrain (the areas of melting glaciers or those located close to their edges). In places with extensive icefields, essential transformation of landscape occurs, which greatly affects formation of specific bird communities. Characteristics of perennial icefields alter through the passage of time. Despite the fact that they are formed every year, at a certain stage icefields began to thaw phenologically earlier, and then completely melt in summer. The processes of overgrowing and succession alternation are enhanced on the ground free of ice. Shrinkage of icefields and intensive overgrowing of places previously occupied by them became particularly noticeable with climate warming. These processes are non-synchronous in different areas of icefields, which allows revelation of the regulations of development of avifaunas at the earlier and later stages. On the Putorana Plateau, we revealed three stages of formation of bird communities, connected with the long-term summer shrinkage of icefields and timed to three corresponding stages of gradual overgrowing of the areas formerly covered with ice. The pattern and rates of overgrowing determine the terms and peculiarities of formation of bird communities. Only Charadriiforms settle on icefields at the pioneer stage of overgrowing; Charadriiforms prevail there also at the second stage (75%), and only at the third stage of ovegrowing Passeriforms become dominant (80%). Species diversity grows exponentially in the course of formation of avifauna of icefields. The

first invaders (n=2) are represented only by hemiarctic species, presently associated with environmentally extreme high-latitude regions. At the second stage, when the density of sward approaches 90%, immigrants (n=4) include hypoarctic and boreal-hypoarctic species associated with less extreme landscapes. At the third stage, following more noticeable increase in diversity of environmental conditions, the bird communities of icefields are enriched with 10 species, hypoarctic, boreal-hypoarctic, arctoalpine, and widely distributed among them. At the third stage, the bird fauna of icefields comprises 16 species (Ringed Plover, Grey-tailed Tattler, Terek Sandpiper, Temminck's Stint, Wood Sandpiper, Whimbrel, Arctic Tern, Red-throated Pipit, Citrine Wagtail and White wagtails, Willow Warbler, Bluethroat, Common Stonechat, Northern Wheatear, Pallas's Reed Bunting, and Little Bunting). Multispecies bird communities of tundra-like landscapes of icefields are formed by the typical representatives of the regional avifauna, that of the Putorana Plateau in our case. Ecological peculiarities of particular biotopes of icefields determine very peculiar combination of the species, represented mostly by the northern species associated with water bodies and widely spread species confined to non-zonal shrubs and river banks or lake shores. The structure of bird communities formed on icefields is somewhat resembling that of the tundra belt. These communities are comprised by hemiarctic (2 species; 12%), hypoarctic (5; 31%), boreal hypoarctic (5; 31%), widely distributed (3; 20%), and arctoalpine (1; 6%) species. The density of nesting birds in tundra-like habitats in the areas where thick icefields are formed in winter is relatively low (69 ind./km^2).

Hydrological factors determining development of the bird fauna in the mountains of the Asian Subarctic

The water level in early spring, greatly depending upon the rate of continentality of climate, is one of significant factors determining geography of the flyways within the vast mountainous terrain of the Asian Subarctic. Thus, the main flyway of waterbirds on the Putorana Plateau passes along the most affluent rivers in the western part of the region. In its central part, where the rivers are less full-flowing in early spring, migration is less intensive. In the eastern part of the Putorana Plateau, the river beds dry up completely in winter and are filled with water only after intensive snowmelt in the mountains. Late and torrential flood makes such streams and rivers absolutely inaccessible to birds, and so almost no migration could be observed in the eastern parts of the Putorana Plateau.

Dynamics of the water level in the nesting period determines the pattern of nest building, the onset of egg laying, and nesting success in many bird species associated with water bodies in MSNA. For example, ringed plovers start egg laying in the period when the rise of water level in lakes is over, the level is stable and lowers gradually. The earlier is the onset of egg laying, the higher place is chosen by a pair for the nest. If a pair occupies nesting territory on very high shore which is never flooded, the clutch could be initiated before the spring flood-time is over.

In some MSNA, the development of avifauna is influenced by the cooling effect of the large inner water bodies. For example, with regard to the volume of water mass, the lakes of the Putorana Plateau occupy the first place in Subarctic, and the second place in Russia (following Lake Baikal) as a surface water reservoir. Pronounced cooling effect of the Putorana lakes and the lack of well-developed forest and shrub vegetation along the shores determine low diversity of biota in the vicinities of lakes, poor species composition of nesting bird fauna

(n=27) and low density of nesting birds (50-170 ind./km^2), in particular. Bird communities formed under specific environmental conditions near lakes have well-pronounced hypoarctic outlook. "Foci" of hypoarctic avifauna develop far south of the areas where this type of fauna dominates, within the boundaries of the northern taiga. Specific bird species confined to the territories adjacent to lakes and rarely occurring in the other habitats of the forest belt include hypoarctic (Spotted Redshank, Temminck's Stint, Whimbrel, Red-throated Pipit, and Pallas's Reed Bunting), hemiarctic (Long-tailed Duck and Bar-tailed Godwit), and boreal-hypoarctic species (European Golden Plover, Terek Sandpiper, Ruff, Jack Snipe, and Citrine Wagtail).

Altitudinal differentiation of the bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic

In accordance with prevailing type of the altitudinal zonality in MSNA, avifaunas of forest, subalpine, and alpine belts replace each other at different altitudes. Regularities of development of the bird fauna within every belt are either common on the territories stretching from the Urals to the Koryak Upland, or show certain spatial differences within the Asian continent.

Plain elements form the basis of the bird fauna in each belt and provide for its qualitative similarity with avifaunas of the adjoining altitudinal belts and the landscapes of plain foothills. Unlike the montane bird fauna in Southern Palearctic, avifauna of the forest belt of the mountains of the Asian Subarctic is fairly homogenous. It consists of the species widely spread in the north of the boreal belt and found in forest avifaunas in at least four out of six highlands of the Asian Subarctic. Out of 185 species of the forest avifauna of MSNA, 96 (52%) of such species more or less everywhere form avifauna of the forest belt of subarctic mountains along the entire length from the Urals to the Koryak Upland.

The key regulation of development of subalpine bird fauna of the entire range of MSNA is connected with the reciprocal influence of the north taiga avifauna of the lower parts of the mountain slopes and alpine avifauna of the mountain peaks. This influence is pronounced mainly in penetration of many inhabitants of the forest belt into the areas located above the boundary of tree vegetation. Due to it, characteristic traits of subalpine avifaunas of each highland are to large extent determined by peculiarities of the local forest avifauna. Only 26 out of 103 species of subalpine avifauna of MSNA (25%) are found almost everywhere. The majority of them (75%) form subalpine avifaunas in one, two, and, on rare occasions, three highlands.

Recent bird faunas of alpine, subalpine, and forest belts of the mountains of the Asian Subarctic bear certain specific traits due to the presence of a number of species closely associated with the mountainous landscapes according to their ecological preferences.

The cores of alpine avifaunas in almost all MSNA are built of arctoalpine (Rock Ptarmigan, Eurasian Dotterel, Horned Lark, Snow Bunting) and alpine species (Buff-Bellied Pipit), as well as the Northern Wheatear. Mountain character of subalpine avifauna of MSNA (except for the Urals subalpine belt) is determined also by the presence of montane forms (Lesser Sand Plover, Solitary Snipe, Alpine Accentor, Asian Rosy-Finch) and the species associated in their genesis with the Asian Subarctic (Long-toed Stint), its mountainous regions in particular (Grey-tailed Tattler and Great Knot). All these species form peculiar mountain complex, fully represented in the eastern part of the MSNA range stretching from

the Koryak Upland to the Verkhoyanskiy mountain ridge. We failed to found it in more or less "integral" shape on the Putorana Plateau situated west of this terrain. Only Grey-tailed Tattler is common there everywhere. Alpine species acquire a role of one of the leading geographical genetic groups in alpine avifaunas in the eastern regions of the Asian Subarctic (from the Koryak Upland to the Verkhoyanskiy ridge), with the largest representation with regard to both the number of species (n=5-6) and proportion (11-32%).

Subalpine avifauna of MSNA has mountain traits due to the Grey-tailed Tattler, Little Curlew, Spotted Nutcracker *(N. c. kamtschatkensis Barr.-Ham.)*, Pine Grosbeak *(P. e. kamtschatkensis (Dyb.)*. The bird fauna of the forest belt comprises such montane species as the Harlequin Duck, Red-breasted Merganser, Goosander, Grey-tailed Tattler, Little Curlew, Grey Wagtail, White-throated and Brown Dippers. The Red-flanked Bluetail and Pallas's Rosefinch are also close to the mountain complex, which is indicated by some peculiarities of their ecology. They occur primarily in the mountain-forest belt over the large part of their breeding range. Westward decrease in number of the montane species in the regional avifaunas should be considered an objective rule of spatial development of the bird fauna along the entire range of the mountains of the Asian Subarctic.

The structure of the nesting bird population under conditions of the altitudinal zonality in the mountains of the Asian Subarctic

In MSNA, species richness of bird faunas, population density, and abundance of all bird species decline progressively with altitude (Table 1).

Noticeable differences among the bird populations of three altitudinal belts of MSNA revealed by calculation of coefficient of similarity of population (CSP) (Наумов, 1964) indicate the high rate of independence of the process of their development in each of the belts. For example, on the Putorana Plateau CSP of forest and subalpine belts does not exceed 29%; it is 18% for subalpine and alpine belts and only 2% for forest and alpine belts. Every 100 m of elevation leads to average decrease of the bird population density by 28 ind./km^2 (n=4). In most of the mountainous regions, the density of bird population decreases mainly at transition from the subalpine belt into the alpine; somewhat decrease occurs also in the areas where the forest belt is replaced by subalpine. The general rule shows some variations.

Table 1. Population density of birds (ind./km^2) in different altitudinal belts of the mountains of the Asian Subarctic

№	Altitudinal landscape belt	Nether-Polar and Polar Urals	Putorana Plateau	Anabar Plateau	Mountains of Yakutia	Kolyma Upland	Koryak Upland	Total in MSNA
1	Alpine	149	47	42	–	14	–	63
2	Subalpine	194	164	147	–	55	–	140
3	Forest	420	405	185	–	145	–	289

Table 2. Statistical significance of correlation between longitude and the population density of birds

Altitudinal landscape belt	n	r (coefficient of correlation between the longitude and the population density of birds)	P (statistical significance of the correlation coefficient)
Alpine	4	–0.89	0.10
Subalpine	4	–0.92	0.07
Forest	4	–0.94	0.06

For example, on the Anabar Plateau the harsh climate and very gentle slopes of low elevations resembling hills and mounds rather than real mountains noticeably offset and sometimes even completely neutralize the differences in environmental conditions of the forest and subalpine belts. That is why due to very smooth and gradual transition between these belts, alteration of communities and decrease in the bird population density on the Anabar Plateau is poorly pronounced.

On the Putorana Plateau, four groups of species with different vectors of vertical dynamics of abundance were revealed with regard to decrease of overall population density from foothills to the tops: 1 – with abundance progressively decreasing with altitude (Merlin, Willow Ptarmigan, Grey and White Wagtail, Arctic Warbler, Dusky Thrush, Common Redpoll, and Little Bunting); 2 – with abundance progressively increasing with altitude (Northern Wheatear); 3 – with abundance stable in forest and subalpine belts and decreasing only in the alpine belt (Pin-tailed Snipe, Citrine Wagtail, and Willow Warbler); and 4 – with maximal abundance in the subalpine belt and decreasing towards foothills and tops of the slopes (Grey-tailed Tattler, Common Cuckoo, Short-eared Owl, Red-throated Pipit, Bluethroat, Pallas's Rosefinch, and Pallas's Reed Bunting). Due to the regional specifics of environmental conditions in various mountains of the Asian Subarctic, the trends of spatial changes in abundance of the same species could be different. For example, on the Kolyma Upland the Arctic Warbler and Common Redpoll are most abundant in the subalpine belt rather than in the forest one (like on the Putorana Plateau). The extreme forms of such tendencies could be manifested as follows. Some species inhabiting primarily (or inclusively) the forest belt in the most of MSNA occur only in the upper subalpine belt in the east. The Pin-tailed Snipe and Bluethroat are among such species on the Koryak and the Kolyma uplands, respectively.

Within the range of the mountains of the Asian Subarctic, the density of bird population in all altitudinal landscape belts shows eastward decline. It corresponds to concurrent decrease of overall productivity of vegetation. Correlation of decrease in bird population density and longitude only slightly falls short of statistical significance for alpine, subalpine, and forest belts (Table 2).

The density of the bird population decreases 10 times in easterly direction in the alpine, 3.5 times in subalpine, and three times in the forest belt.

Compositions of dominating species are similar for many mountains of the Asian Subarctic. It not only confirms the commonness of the cores of their avifaunas, but also indicates

certain unity of ecological and zoogeographic principles of genesis of basic species composition of bird populations in these regions. In the horizontal plane, spatial succession of bird populations is supported by the species leading in ability simultaneously in a number of regions in MSNA. In the vertical plane, it is supported by the species prevailing in two, usually contiguous, altitudinal landscape belts. Seven species dominate in the forest belts of the most part of MSNA; four of them (Arctic Warbler, Brambling, Common Redpoll, and Little Bunting) are common. The Arctic Warbler and Common Redpoll are prevailing species in the bird population of the subalpine belt. The Northern Wheatear prevails almost everywhere in the subalpine belt of MSNA in different combinations with five more species, usually the representatives of the genus *Anthus* (Meadow and Red-throated pipits in the Urals and Ruff-bellied and Red-throated pipits in the easterly regions). Wide distribution and mass occurrence of different *Anthus* species in the upper belts of the mountains in Northern Eurasia could be to a great extent explained, on one hand, by their ecological plasticity, and on the other hand, by profound ecological adaptations of some species to extreme conditions of the mountain peaks.

Variability of the density and structure of the nesting population of birds within particular highland

Extremely vast territories and complex orography of highlands of the Asian Subarctic predetermine intraregional (provincial) peculiarities of the bird populations. The Putorana Plateau was chosen as a sample region, where the CSP was used to reveal peculiarities of intraregional differences in bird densities and population structures.

Intraregional differences are particularly pronounced in bird populations of the subalpine belt, where minimal and maximal CSP values are the lowest (3 and 49%, respectively). General level of CSP absolute values is also noticeably lower than in alpine and forest belts. CSP does not exceed 20% in more than a half of compared pairs of the regions; only in 10 out of 55 pairs it slightly exceeds 30%. Vivid provinciality of subalpine bird communities compared to the alpine and, the more so, forest ones is determined by non-uniform and less stable environmental conditions as well as the lack of species adapted to them.

Within the alpine belt, provincial differences in bird populations are less contrast than in the subalpine belt. In both alpine and subalpine belts, the range between minimal and maximal CSP values is great (8 and 67%, respectively). However, absolute values of this coefficient as well as the general level of absolute values in the alpine belt are higher than in subalpine. In more than a half of compared pairs of regions CSP exceed 30%; only in 9 out of 67 pairs CPS did not exceed 20%. Environmental conditions in the alpine belt are more extreme, but more stable than in subalpine one. The proportion of alpine and arctoalpine species well adapted to the conditions characteristic of subarctic mountain peaks is large in the bird population of the alpine belt. All peculiarities mentioned above ensure greater spatial and temporal stability of the bird population of the alpine belt.

In the forest belt, provincial differences in bird populations are less pronounced than in alpine and subalpine belts. The range between minimal and maximal CSP values is smaller (36 and 67%, respectively). Absolute values of CSP as well as the general level of its absolute values are higher than in the alpine and, even more so, subalpine belt. CPS calculated for more than a half compared pairs of regions exceed 50%; only in 4 out of 45 pairs it appeared to be lower than 40%. On the whole, high absolute values of CSP are characteristic of all

compared pairs of regions, which indicates fairly stable and equal reciprocal influence of bird communities even in mutually distant regions of the forest belt. Pairwise comparison of bird communities of alpine and subalpine belts of the same regions yields much wider range of CSP values.

Revealed vectors of changes in the population density and abundance of the majority of common species show concentric centrifugal character of their spatial dynamics in MSNA. These parameters tend to increase from the highest inner regions of highlands, where they are minimal, towards periphery. It is vividly pronounced in the bird population of the lowest and highest parts of the altitudinal profile, i.e., in forest and alpine belts.

Provincial distinctions within all altitudinal landscape belts are manifested both in general characteristics of bird populations and peculiarities of spatial changes in abundance of particular species, which was studied in detail on the Putorana Plateau. Provincial differences in densities of bird populations inhabiting forest, subalpine, and alpine belts appeared to be very peculiar. In the forest belt, provincial distinctions are determined by different composition of forest-forming tree species and quality class of the forest depending on the latitude and continentality of climate. It explains two equal trends in dynamics of this parameter: northward decline from 566-673 ind./km^2 to 295-309 ind./km^2 and eastward decline from 364-488 ind./km^2 to 251 ind./km^2. Spatial irregularity of shrubland and elfin woodland determined first of all by the rate of continentality of climate should be considered the basic factor providing for provincial differences in the population densities of birds within the subalpine belt of particular mountain range. In the subalpine belt of the Putorana Plateau it is confirmed by the presence of only one statistically significant trend, namely, eastward decrease of the population density from 196-388 ind./km^2 to 71 ind./km^2. No dependence of population density on latitude was revealed within the subalpine belt of the Putorana Plateau. In the alpine belt of the Putorana Plateau, provincial differences in population density are determined by dominating types of mountain tundra vegetation associated primarily with absolute altitude. That is why bird population density increases from 30 ind./km^2 in the highest middle part of the plateau to 43-46 ind./km^2 in its southern peripheral parts and 102-115 ind./km^2 in its northern outskirts. Increased population density of birds in the subalpine belt of the upper northern parts of the mountains of the Asian Subarctic is determined by their direct contact with zonal tundra and forest-tundra rather than by latitude. The density of birds there is rather high, and these habitats serve as "donors" providing for fairly high abundance of some species in the subalpine belt.

Bird communities of the forest belt are more diverse, stable and uniform in space and time than those of alpine and subalpine belts. In addition to some provincial distinctions revealed by calculation of CSP, these differences are proved by minimal excess of indices of species richness and population density in different regions of the forest belt, uniform distribution of more than 50% of species over the territory of the region, and insignificant provincial differences in composition of dominants. The majority of dominating species prevail almost everywhere in the forest belt.

Provincial distinctions of bird populations revealed by calculating CSP differ within each of considered altitudinal landscape belts. Certain altitudinal zonal specificity is characteristic also for provincial differences in basic population parameters (species composition, density, composition of the dominant and common species) and in some cases also the rules determining their spatial trends. It is the evidence of fairly high level of independence in development of the bird populations at different altitudes in the mountains of Subarctic.

Spatial variability of the nesting population of birds in the mountains of the Asian Subarctic within the uniform landscape

General principles of genesis of the spatial variability of bird populations within the uniform landscape are similar for all MSNA. They heavily depend upon abiogenous factors, particularly lithogenic base (absolute altitude of terrain, slope angle of the surface, aspect of the slope, and soil texture). Population density of birds noticeably increases in the mouths of the rivers and in floodplain habitats (808-1324 ind./km^2), on south-facing slopes (570-780 ind./km^2), and the areas of glacial geomorphologic structures (79-200 ind./km^2). It decreases on flat terrain of intermountain valleys (236-260 ind./km^2), north-facing slopes (89 ind./km^2), and mountain watersheds with no traces of activities of the late Pleistocene glaciers (8-30 ind./km^2).

Local distribution of many bird species in the mountains of the Asian Subarctic is supported by mountain-pothole topography and enhanced by the tendency of some non-colonial species to form "micro-associations". Multispecies associations are formed by one or two territorial pairs of 3 to 5 Passeriform species in a small local area; no birds of those species occur within 0.3 to 20 km from this area, though environmental conditions there are identical. Such associations are formed by small Passerines, and none of the species plays a role of protector in them. While in danger, all association members are equally vulnerable. They are united by compact location of the favourable nesting and feeding sites. Our studies carried out on the Putorana Plateau showed that proportion of such multispecies associations ($n = 447$) and single-species associations ($n = 131$) was 1:3. The difference is statistically significant ($P = 0.0001$). Multispecies "micro-associations" usually comprise the Siberian Accentor, Dusky Thrush, Arctic Warbler, Yellow-browed Warbler, and Brambling in the forest belt and the Willow Warbler, Bluethroat, and Pallas's Reed Bunting in subalpine and alpine belts. It could be assumed that the cause of preferential formation of multispecies associations is peculiar self-organization of bird communities. In "underpopulated" mountains of the Asian Subarctic, it is a tendency to support environmentally and, later, evolutionary fixed density of population, particular combination and intensity of interactions between different species even if the number of individuals is minimal. This assumption seems to be even more convincing if wide recognition of general hypothesis of self-organization of animal communities is considered. One more aspect of regulation revealed on the Putorana Plateau could not be ruled out. If appropriate population density is considered, mountain subarctic landscapes appear to be underpopulated and, hence, almost no interspecific competition exists there. Under such conditions, these landscapes are more extensively used by bird communities than by individual species. Although the mechanisms of this regularity remain unstudied, everything mentioned above well corresponds to the concept of communities as integral self-organizing living systems subjected to evolutionary processes.

Vertical variability of the nesting population of birds in the mountains of the Asian Subarctic within the uniform landscape

In MSNA, insignificant vertical shift within uniform landscape of every altitudinal landscape belt reveals distinctions in overall population density and abundance of many species. Distribution of birds along the vertical profile within the forest belt of MSNA is subjected to important rule. They concentrate in the lower parts of the belt. In the subalpine belt of

the mountains of the Asian Subarctic, vertical differentiation of the spatial distribution of the species is associated with the ecological peculiarities of two preferable habitats. Upper parts of the subalpine belt on the Putorana Plateau are characterized by very sparse woods and shrubs. They are inhabited by the species of the open tundra of the alpine belt, such as the Rock Ptarmigan, Eurasian Dotterel, European Golden Plover, Buff-bellied and Red-throated pipits, and Northern Wheatear. Species usually associated with shrublands and inhabiting mostly forest landscapes of the Putorana Plateau (Siberian Jay, Bluethroat, Arctic Warbler, Dusky Thrush, Common Redpoll, Pallas's Reed Bunting, and Little Bunting) prefer the lower parts of the subalpine belt adjoining the lower forest belt. Vertical diversity of the bird population within the alpine belt of the mountains of the Asian Subarctic is based on progressive transformation of the vegetation cover with altitude. For example, on the Putorana Plateau the species composition is largest and the population density is highest in the lower part of the alpine belt. In vertical plane, it is only 18% of their life space. Eighty percent (n=16) of the entire species composition of birds of the alpine belt are found there, and the density of population (79 ind./km^2) is more that twice higher than average (35 ind./km^2) in this altitudinal belt. Both indices abruptly drop with altitude (8 species; 22.5 ind./km^2) and reach minimal values in most extensive upper part of the alpine belt (5 species; 8 ind./km^2) providing almost 60% of life space for birds in vertical plane. Only 20% of bird species comprising avifauna of the alpine belt penetrate there because of extremely harsh environmental conditions on the mountain peaks, and the population density is more than 4 times lower than average in this altitudinal belt.

Nesting population of birds of the lake and river system of the mountains of the Asian Subarctic

In terrestrial and aquatic habitats, the trends of changes in the population density of birds connected with increase of absolute elevation are different. On the Putorana Plateau, the population density of birds associated with aquatic habitats gradually increases from the forest belt (6 individuals per 1 km of shoreline) to subalpine one, where it reaches a maximum of 10.3 individuals per 1 km of shoreline. Along with increase of absolute elevations, it is running down steadily in the alpine belt, but its value there (5.4 individuals per 1 km of shoreline) is only slightly inferior to the corresponding parameters of the forest belt. Decrease of abundance of some common or dominating species from the subalpine toward forest and alpine belts allows us to assume that optimal habitats in the vertical component of their ranges are located in the subalpine belt, whereas suboptimal ones could be found in forest and alpine belts. On the Putorana Plateau, such species are represented by the Long-tailed Duck, Black and Velvet scoters, Grey-tailed Tattler, and Arctic Tern. With regard to the Grey-tailed Tattler, such situation indicates its close ecological links with specific conditions of mountain peaks in the Asian Subarctic. The Long-tailed Duck, Black Scoter, Velvet Scoter, and Arctic Tern are closely associated with zonal hypoarctic landscapes, and in MSNA expand primarily into the mountain counterparts of landscapes prevailing in the subalpine belt.

The Goosander, Grey-tailed Tattler, Little and European Herring gulls, and Arctic Tern prevail in bird communities of the aquatic and wetland habitats of the forest belt. The Long-tailed Duck, Black and Velvet scoters, Wood Sandpiper, Grey-tailed Tattler, and Arctic Tern dominate in the subalpine belt, and the Ringed Plover, Grey-tailed Tattler, Common Sandpiper, Little Stint, Temminck's Stint, and Arctic Tern in the alpine belt. Thus, 13 species

dominate in the aquatic and wetland habitats of all belts. Only two of them are common, whereas each of the rest 11 is specific for only one altitudinal belt.

The highest population density of birds of the aquatic and wetland habitats only 1.9 times exceeds the lowest one, while in terrestrial habitats it is 8.6 times higher than the lowest. In the aquatic and wetland habitats, CSP is 26% for forest and subalpine, 25% for subalpine and alpine, and 40% for forest and alpine belts. The range between the minimal (25%) and maximal (40%) CSP values in the aquatic and wetland habitats is much smaller than in terrestrial ones (2 and 29%, respectively), and absolute CSP values are higher. It indicates that within MSNA bird communities of intrazonal aquatic and wetland habitats are more stable and spatially uniform than those of terrestrial habitats.

Seasonal dynamics of population of birds in the mountains of the Asian Subarctic

There are two ecologically similar spatial vectors of post-breeding local migrations in Subarctic. The first of them is northward migration within latitudinal zonal plane from extreme northern taiga to forest-tundra. The second is migration in the vertical altitudinal zonal plane from the forest up to subalpine and alpine belts.

According to our observations on the Putorana Plateau, at the turn of the nesting and post-breeding periods population dynamics of birds inhabiting subarctic, arctic, and forest belts is of immigration type in most cases. In the post-breeding period, population density steadily increases in parallel with depletion of species composition (Table 3).

Annual migrations of many individuals of plain species into the upper parts of the vertical profile could be probably considered a component of seasonal aspects of development and dynamics of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic, as well as the global process of expansion of the plain species into the mountainous landscapes of the Asian Subarctic.

From the point of view of the strategy of energy saving, mountain ouslandscapes in north taiga of Subarctic are more optimal than plain habitats for many birds in post-breeding period. Extensive ascent of numerous nomadic broods from the forest belt into the upper altitudinal belts facilitates easy access to the habitats of mountain peaks rich in food resources for many young Passeriform birds. In addition, during post-breeding local migrations the young birds "imprint" their future nesting territories. That is why it could be assumed that the young birds that crossed the upper edge of the forest belt can successfully "imprint" strange landscape of the open mountain woodland or tundra as an

Table 3. Changes in the bird population in post-breeding period

Altitudinal landscape	Increase of population density at the turn of nesting and post-breeding periods, times	Depletion of species composition at the turn of nesting and post-breeding periods, times
Alpine	2.6-5	1.5-1.9
Subalpine	1.5-22	1.1-10
Forest	1.1-1.7	1.2-1.9

image of potentially suitable nesting territory. Among other reasons, it could determine high proportion of some species successfully nesting every year not only in the lower parts of the forest belt, but also at the upper limits of the forests in bird populations. Such "imprinting" could be of great importance for the young birds along with some environmental characteristics attracting them to the nesting habitats of the subalpine belt and the upper part of the forest belt.

Taxonomic structure of the bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic

Out of 657 bird species breeding in Russia, 197 (30%) species nest in MSNA. In general, taxonomic structure of the nesting bird fauna and the percentage ratio of the orders remain stable along the entire range of MSNA from the Nether-Polar Urals to the Koryak Upland. The fact that representation of the nesting avifauna of the mountains of the Asian Subarctic in most parts of it reaches 65-69% taken into consideration, it indicates notable similarity of avifaunas of particular regions and general uniformity of avifauna of the terrain under study.

Taxonomic structure of the nesting avifauna of MSNA corresponds to zonal and landscape peculiarities of the considered part of Asia. Four orders typical for boreal and hypoarctic belts of the Palearctic dominate there: Passeriformes (91 species, or 46.4 % of avifauna of MSNA), Charadriiformes (41 species, 20.8 %), Anseriformes (27 species, 13.7 %), and Falconiformes (15 species, 7.6 %).

Table 4. Changes in taxonomic diversity at the order level with latitude

Regions	Number of orders (90-100° E)	Regions	Number of orders (132-135° E)
Taimyr	7	Kular and Polousnyi mountain ranges	11
Putorana Plateau	13	Verkhoyanskiy and Cherskogo mountain ranges	12
Altai-Sayan Region	19	Khingan-Bureya Upland	18

In vast mountainous areas of Asia, taxonomic diversity at the order level tends to decrease in northerly direction. It is the manifestation of general zonal rule (Table 4).

The total of 85% of species recorded both on the Putorana Plateau and in Verkhoyanskiy and Cherskogo mountain ranges belong to four orders (Anseriformes, Falconiformes, Charadriiformes, and Passeriformes). This proportion increases to 89-90% in the north and decreases to 79-81% in southern regions. The same is true for proportion of Anseriformes and Charadriiformes, which increases north of the mountains of the Asian Subarctic and decreases south of them. On the contrary, the trend of changes in proportion of Passeriformes and Falconiformes is the opposite.

Latitudinal and longitudinal differentiation of the montane avifauna in the Asian Subarctic

The analysis of species composition of avifaunas of particular regions of Eurasia revealed that in the chain of MSNA, unlike the plains, the centre of relative species diversity is shifted east of the Urals to the Putorana Plateau. In a westerly direction, towards the Nether-Polar and Polar Urals, species diversity of avifauna decreases by 10% and that of the nesting birds by 6%. Eastward, in the Upper Yana region, along the Cherskogo mountain range and on the Kolyma Upland it decreases by 15 and 3-5 %, respectively, and by 26 and 22 % on the Koryak Upland. The centres of species diversity of avifauna in the mountains of both the Asian Subarctic (the Putorana Plateau) and Southern Siberia (Altai-Sayan region) could be projected on meridional intracontinental transect passing 90-100° E. Revealed increased species diversity of avifauna of the Putorana Plateau corresponds to its position within the Yenisei zoogeographical boundary established along the line of glacial gap between avifaunistic complexes and species ranges. Boundary position between the dark coniferous West Siberian taiga and light coniferous taiga of Middle and East Siberia determines transitional character of the Putorana avifauna and its great species richness. This avifauna is comprised by species and subspecies representing taiga and tundra ornithological complexes that dominate west or east of the Yenisei boundary and do not expand beyond it. The European Golden Plover, Hooded Crow, Sedge Warbler, and Spotted Flycatcher occur on the Putorana Plateau at the eastern edge of their ranges. Such species as the Baikal Teal, White-winged Scoter, Pacific Golden Plover, Grey-tailed Tattler, Little Curlew, Pacific Swift, Buff-bellied Pipit, Brown Shrike, Rufous-tailed Robin, Carrion Crow, Siberian, Naumann's and Dusky thrushes, and Pallas's Rosefinch do not occur west of the Yenisei zoogeographical boundary, and the territory of the Putorana Plateau comprises a part of the western periphery of their ranges. Proportion of the latter species in the Putorana avifauna is larger. It is the evidence of prevailing influence of ornithological complexes found east of the Yenisei zoogeographical boundary and the plateau itself. These complexes contribute to high species richness of avifauna of the region under consideration. For many species, both western and eastern among them, the Putorana Plateau is crossed by the boundary between subspecies occurring east and west of it. These subspecies are *Delichon urbica urbica (L.)* and *Delichon urbica lagopoda (Pall.)*, *Motacilla alba dukhunensis Sykes* and *Motacilla alba ocularis Swinh.*, *Phylloscopus collybita fulvescens Sever.* and *Phylloscopus collybita tristis Blyth.*, *Phylloscopus trochiloides viridanus Blyth.* and *Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus Swinh.*, *Pinicola enucleator enucleator (L.)* and *Pinicola enucleator kamtschatkensis (Dub.).* Few cases of cohabitation of the pairs of subspecies on the Putorana Plateau have been revealed so far. It was proved only for *Motacilla alba dukhunensis* and *Motacilla alba ocularis.* Only eastern subspecies of the House Martin *(Delichon urbica lagopoda (Pall.)* and Chiffchaff *(Phylloscopus collybita tristis Blyth.)* and western subspecies of the Pine Grosbeak *(Pinicola enucleator enucleator (L.)* were recorded.

We could assume that one of the factors increasing species diversity of avifauna of the Putorana Plateau is the process of re-dispersal of the species, whose ranges were much more extensive prior to the glacial period and shrank without breaks during it. In southern Palearctic, it could be true, for instance, for the Common Moorhen and Chaffinch. We suppose similar process for a number of species that have a vivid "southern deflection" of the northern edges of the ranges within the middle link of the chain of MSNA (the Putora-

na Plateau, the mountains of Yakutia). The Northern Shoveler, Smew, Eurasian Hobby, Common Kestrel, Black-headed Gull, Greater and Lesser Spotted woodpeckers, Olive-backed Pipit, Greenish Warbler, Bullfinch, Rustic Bunting, and Yellow-breasted Bunting are among them. Such deformation of the ranges could be also connected with the former expansion of glaciers and periglacial landscapes that forced southward dispersal of these species. Insufficient data prevent us from making representative conclusions about positive trends in dynamics of the northern edges of their distribution and restoration of preglacial ranges. However, this assumption is supported by nesting of the Common Kestrel, Greenish Warbler, and Rustic Bunting recorded on the Putorana Plateau in 2003-2007 as well as the results of studies proving progressive displacement of the boundaries of the natural zones in northerly direction.

We revealed high rate of mutual similarity for avifaunas of the mountains of the Asian Subarctic. It was confirmed by high values of the coefficient of faunistic affinity. Bird faunas of each of the mountainous regions of the Asian Subarctic are most similar to avifaunas of the nearest neighbouring regions (in the same latitudinal belt). The bird fauna of the mountains of Yakutia and avifaunas of the closest western (the Putorana Plateau) and eastern (Kolyma Upland) mountain systems show identical (n=85%) highest rates of similarity. It allows supposing development of the most uniform bird fauna in this region of the mountain Subarctic. It could be due to the fact that restructuring of ecosystems of most of the mountain systems of Yakutia in the Pleistocene was less dramatic than in ecosystems of the other regions of MSNA chain. It provided for relatively more stable development of local avifauna, that in its turn (as a donor above all) ensured exchange of species with the adjacent regions. Among other things, it promoted development of high species diversity of avifauna of the Putorana Plateau. Uniformity of bird fauna of the mentioned mountainous areas is evidently supported also by similarity of the recent environmental conditions.

The bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic has distinct common faunistic core. About 50% of nesting avifauna of the entire range of MSNA is comprised by species widely distributed in northern taiga, forest-tundra, partly in southern tundra and simultaneously being the elements of avifaunas of almost all its regions from the Urals to the Koryak Upland.

Development and spatio-temporal dynamics of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic is also determined by regulations of the latitudinal zonal character. For example, overall species richness of nesting avifauna declines from 129 species on the Nether-Polar Urals to 94 on the Polar Urals. Northward decrease of species diversity of nesting Anseriforms of the Putorana Plateau (from 19 to 2 species) is also indicative. The tendency of decline of species diversity on higher latitudes could be traced also in the mountains of Yakutia. Ninety four species occur in the middle part of the Verkhoyanskiy mountain range (65°30'–66°30' N). In the northern Polousnyi range and Kular mountain ridge (69°00'–70°00' N), diversity of avifauna declines to 77 species. Differences between bird faunas of the northern and southern parts of the Kolyma Upland are reflected in zoogeographic zoning of the region.

One more aspect of latitudinal distribution of some birds exists. Plain species (Long-tailed Duck, White-winged Scoter, and Lapland Longspur) and arctoalpine species (Snow Bunting) penetrate along the alpine tops of the mountains of the Asian Subarctic up to 500 km south of the boundaries of their zonal range.

Opposite phenomenon is characteristic of the mountains of the Asian Subarctic as well. Some bird species penetrate along the lower (forest) parts of the valleys of large mountain rivers much farther to the north than along the valleys of plain rivers and, all the more, plain watersheds. In the river valleys of MSNA the majority of ranges of such species acquire the shape of peculiar "tongues" protruding north to the maximal length. They are projected on intrazonal elements of landscape, the valleys of the mountain rivers, where gradients of the climate factors are particularly smoothed. It is particularly pronounced in the north of Middle Siberia, where tree vegetation penetrates up to 72° N. The most productive and high-quality forests in this part of the Asian Subarctic are confined to the mountain valleys of the Putorana Plateau, where they expand almost by 2° farther to the north than on the adjacent plains or on the Anabar Plateau. That is why such species as the Bohemian Waxwing, Siberian Accentor, Yellow-browed Warbler, Brambling, and Two-barred Crossbill common everywhere and even abundant in the forests of the Putorana Plateau become extremely rare and sporadic in more suppressed forests growing at the same latitude on the Anabar Plateau. The Northern Goshawk, Eurasian Sparrowhawk, Common Tern, Boreal Owl, Eurasian Wryneck, Black Woodpecker, Red-breasted Flycatcher, Red-flanked Bluetail, and Pine Grosbeak occur in the forests of the river valleys on the Putorana Plateau at the northern edge of their ranges.

Thus, the mountains of the Asian Subarctic with their noticeable vertical differentiation of landscapes serve as peculiar migration corridors. In the course of development of avifaunas, mountains provide altitude-echelon system of oppositely directed ways of spatial distribution for many bird species. Due to it, northern forms penetrate southerly along suitable habitats of different altitudinal belts and vice versa, southern forms penetrate into the northern regions. All it undoubtedly leads to increase in species richness in the course of development of avifaunas in the highlands.

Vertical heterogeneity of bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic

In accordance with gradual replacement of three main altitudinal landscape belts from foothills to mountain tops, mountain north taiga, subalpine, and alpine avifaunas develop at relevant altitudes.

The ratio of taxonomic groups forming the basic elements of avifaunas of alpine, subalpine, and forest belts remains generally stable along the entire vertical profile. Proportions of Passeriformes (43-57%), Charadriiformes (18-28%), Anseriformes (12-14%), and Falconiformes (8%) are the largest. The share of Charadriiforms increases from foothills to mountain tops from 18 to 28%, that of shorebirds in particular (from 14 to 23%), which draws together the structure of avifaunas of the mountain and plain tundra. Proportion of Passeriforms is the largest (57%) in the subalpine belt, mainly due to ecological peculiarities of this belt with shrubs, thin and elfin trees, i.e., the habitats to which Passeriforms are adapted better than birds of the other orders.

The following regulations of vertical changes in proportions of the species of different geographic genetic groups exist. The share of widely spread species is greatest at all levels of altitudinal profile, despite the fact that this parameter declines from 41% at foothills to 29% on the mountain peaks. The same tendency was revealed for the boreal species (decline from 25 to 11%). In MSNA, natural increase of proportion in avifauna from foothills to the peaks occurs in most of the geographic genetic groups (n=5): from 0.5 to 2.4% in

Table 5. Changes in the number of species in the mountains of the Asian Subarctic with altitude

№	Altitudinal landscape belt	Nether-Polar and Polar Urals	Putorana Plateau	Anabar Plateau	Mountains of Yakutia	Kolyma Upland	Koryak Upland	Total in MSNA
1	Alpine	52	40	18	43	19	21	82
2	Subalpine	61	52	14	48	34	52	103
3	Forest	119	129	68	119	120	90	185
4	Total	129	137	77	130	133	107	197

euarctic, from 7.6 to 11% in hemiarctic, from 10 to 15% in hypoarctic, from 1.1 to 6.1% in arctoalpine, and from 0.5 to 7.3% in alpine species. Due to it, with altitude the bird fauna acquires specific mountain traits and peculiarities bringing it closer to avifauna of plain tundra.

The richest and most diverse bird fauna is formed within the forest belt; 185 species of it account for 94% of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic (Table 5). At higher elevations, under the extreme conditions of the mountain peaks (counterparts of the Arctic tundra with respect to environmental parameters), subalpine and alpine avifaunas are formed. They are much poorer from the point of view of species composition. Subalpine and alpine avifaunas comprise 103 and 82 species, which account for 52.3% and 41.6% of the entire avifauna of the mountains of the Asian Subarctic, respectively.

Species compositions of avifaunas change gradually when one altitudinal landscape belt replaces another. While avifauna of each vertical belt has its peculiar species, avifaunas of two adjacent belts have many common species. Out of 185 species of birds nesting in the forest belt of MSNA and 103 species nesting in the subalpine belt, 95 species are common for avifaunas of both belts. Out of 103 bird species nesting in the subalpine belt and 82 species nesting in the alpine belt, 63 species are common for avifaunas of these belts. Moreover, due to lower position of snowline, life space there is more restricted than in the mountains of southern latitudes, e.g., the mountains of southern Palearctic. Due to it, birds of different faunistic and geographic genetic complexes possessing specific adaptations to existence in taiga, tundra, and mountains, find themselves in immediate proximity to each other in the mountains of the Asian Subarctic. If relevant ecological prerequisites are present, they are able not only to move between the belts relatively fast, but also to form "mixed groups". It allows preserving consistency and greatest efficiency of development and transformation of avifauna in accordance with trends in spatio-temporal changes of environmental conditions in the mountains. Extensive vertical distribution of many bird species in the mountains of the Asian Subarctic predetermines high general biodiversity even in high-altitude belts with extreme conditions, and hence, retains high potential opportunity for successful evolution of montane communities and development of montane avifauna as a whole.

Independence of development of ornithological complexes in different altitudinal belts in the mountains of the Asian Subarctic

Analysis of the rate of affinity of alpine, subalpine, and mountain-forest avifaunas of MSNA revealed the following regularities.

Within the range of MSNA, the greatest uniformity and homogeneity of the basic species composition are characteristic of the montane forest avifauna and much less of subalpine and alpine avifaunas. Recent montane forest avifauna of MSNA developed within integral territory of North Asia with omnipresent prevalence of northern taiga forests and hypoarctic thin woods. Everywhere most of the bird species widely disperse in the regions with uninterrupted forest landscapes and contiguous mountain and plain types of the forests, because they meet there no formidable obstacles preventing dispersal. Fragmentation, mutual remoteness, and isolation of the parts of subalpine and alpine belts combined with more diverse and unstable environmental conditions determined lower mutual similarity of regional avifaunas in each of these belts.

Avifauna of each altitudinal landscape belt of all mountains of the Asian Subarctic shows greatest similarity with avifauna of the relevant belt of the adjacent regions closest to it within the same latitudinal zone.

Areas with highest mutual affinity were revealed for mountain forest, subalpine, and alpine avifaunas. These areas occupy different positions in the range of MSNA. The most qualitatively uniform (83-84%) montane forest bird fauna developed in the mountains of Yakutia and the adjoining mountain systems (the Putorana Plateau in the west and the Kolyma Upland in the east). Bird faunas of the regions encompassing both mountainous and foothill areas and plain territories of North Asia are less similar than mountain taiga avifaunas of MSNA (55-58.3% (Чернов, 1975) and 83-84%, respectively). It indicates greater uniformity of avifauna of mountain taiga regions and allows us to consider development of avifauna of MSNA a unique process going on in the uniform and relatively independent ecological and zoogeographical area. Great similarity between mountain taiga avifaunas of MSNA could be also explained by the fact that they are basically formed by the species adapted to mountainous hypoarctic or boreal landscapes. Other species associated with specific habitats of certain plain regions do not penetrate in the mountains and thus reduce mutual similarity of avifaunas of these regions.

Most mutually similar (61-65%) subalpine bird faunas developed in the Koryak Upland and the adjacent mountains of Yakutia and Kolyma Upland. It must be closely connected with development of so-called Bering forest-tundra and its montane derivatives characteristic of this territory and particularly its eastern part.

Most uniform (63%) alpine avifauna develops in the northern part of the MSNA chain, on the Putorana Plateau and the mountains of Yakutia flanking it in the east as well as the adjacent Nether-Polar and Polar Urals in the west. This area occupies the middle part of the Eurasian Subarctic transitional from the point of view of interpenetration of the species. The bird fauna of the area to a certain degree unites the elements of European and Asian northern biomes. Many of these elements (inhabitants of plain tundra) penetrate into the mountains of the Subarctic at their whole length from the Urals to the Verkhoyanskiy range, thus providing for great similarity of alpine avifaunas of the mentioned highlands.

Differences in the rate of affinity of avifaunas indicate certain independence of development of avifaunas in each of altitudinal landscape belts of MSNA. It is also supported by the fact that development of most similar alpine, subalpine, and mountain

taiga avifaunas in various parts of the mountain range of the Asian Subarctic is affected by different factors.

Commonness of the origin and development of avifaunas of the mountains and plains of North Asia

Our comparative analysis of recent avifaunas of plains and mountains of the Asian Subarctic proved that the majority of species (70-81%) disperse from plains into the adjacent mountainous regions, successfully adapt to their environmental conditions and form the basis of regional nesting avifauna. It notably determines high rate of affinity of avifaunas of large adjoining plain and mountainous regions. Bird faunas of the latter acquire more "ecologically plain" outlook. Ranges of the majority of plain species of Northern Palearctic encompass MSNA. Free exchange of species between plain and mountainous regions of the Asian Subarctic determines formation of more uniform avifauna along all its length regardless of regional topographic peculiarities.

Some species (Ringed Plover, European Golden Plover, Bluethroat, Red-throated Pipit, and Lapland Longspur) settle in mountainous regions in the habitats resembling those inhabited by them on plains. Species with wide ecological plasticity or great adaptive capabilities (Common Cuckoo, Siberian Accentor, Red-flanked Bluetail, Dusky Thrush, Arctic Warbler, and Brambling) may expand into habitats which differ to a variable degree from those native to them in the most part of the plain component of their ranges. However, regardless of the rate of ecological plasticity and distinctions in strategies of expansion into strange landscape, most of the plain species penetrating into the upper parts of the mountain forest, subalpine, and alpine belts share common traits. All of them relatively easily adapt to new environmental conditions and nesting habitats, many of them lack focused nutritional specialization. For example, species inhabiting plain forest-tundra are found in the adjacent mountains of the Polar Urals. Overwhelming majority of bird species occurring in forest-tundra (110 out of 130) were found on the Polar Urals.

The number of plain species penetrating into the mountains and, hence, the rate of influence of plain avifauna on the bird fauna of the adjacent mountain region decrease from foothills up to the tops of the mountains.

Many plain species common to the most part of Northern Palearctic "ascend" mountains in easterly direction, thus significantly expanding upward the vertical component of their ranges. We consider this regularity one of the elements of continuing process of development of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic. Against the background of depletion of plain avifauna of the Asian Subarctic in easterly direction, proportion of plain species penetrating into mountainous regions gradually increases from 70 to 81%. It must be associated with increase of proportion of species better adapted to harsh environmental conditions of this vast terrain in avifauna of easterly regions of the Asian Subarctic. It allows most of the local bird species not only to expand to the plain territories, but also to penetrate into mountainous regions.

On "macroscale", avifaunas of the mountains of the Asian Subarctic are poorer than bird faunas of the adjacent largest plains of Eurasia with regard to the number of species. However, this peculiarity is not always manifested when avifaunas of the mountains of the Asian Subarctic are compared with bird faunas of adjoining smaller areas of plain foothills. For example, avifaunas of the Verkhoyanskiy range and the Putorana Plateau show different

vectors of alteration of the species richness pointed from the centre of highland toward foothills. Inward advance into the Verkhoyanskaya Highland shows qualitative and quantitative depletion of avifauna, whereas the situation is opposite on the Putorana Plateau. It is associated with the regional peculiarities of lithogenic base. Penetration of many species inhabiting foothills into the mountain ridges with high absolute altitudes and triangular profile in transversal section is hampered by increased slope angles of the river valleys, shortening of the valleys, and hence, shrinkage of floodplain habitats suitable for migration of plain species into the mountains. Monolithic mountain ranges with trapezium profile in cross-section, cut by deep through tectonic valleys with absolute elevations of their bottoms only slightly exceeding elevation of the adjacent foothills allow many bird species to penetrate into inner mountainous regions. These regional peculiarities of lithogenic base promoting penetration of plain species into highlands along forest habitats in horizontal plane at the same time efficiently hamper this process in vertical plane.

It would be reasonable to assume continuation of development of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic due to plain species nowadays. It is promoted by the relevant environmental changes, such as climate warming, melting of glaciers, and expansion of shrub vegetation up the slopes.

Comparison between the plain and montane avifaunas of the Asian Subarctic revealed great similarity (60-80%) of the northern taiga avifaunas of the mountains and plains of this terrain. Avifaunas of the plain and mountain tundra are less similar (18-32%), because forest landscapes occupy primarily one and undivided terrain, whereas tundra stretches over vast, but largely isolated areas. Direct contact of plain and mountain northern taiga forests everywhere in the Asian Subarctic enables extensive exchange of species between their avifaunas, penetration of plain birds into the mountains first of all, and hence, provides for great uniformity. Tundra avifaunas of mountains and plains of the Asian Subarctic are more isolated, less similar and, hence, not so homogenous as forest bird faunas due to greater spatial remoteness in both horizontal and vertical planes. Spatial disjunctions of tundra landscapes hamper free exchange of species between avifaunas of their mountain and plain counterparts and noticeably decrease intensity of penetration of plain species from plain into mountain alpine tundra. Only in northernmost regions of the Asian Subarctic where the plain tundra borders mountain tundra, exchange between their avifaunas is more extensive, which promotes increase in their mutual similarity.

The bird fauna of the forest landscapes of the mountains of the Asian Subarctic lacks specific montane species and is identical to avifauna of the adjacent plains. Subspecies of Nutcracker *(N. c. kamchatkensis Barr.-Ham.)* and Pine Grosbeak *(P. e. kamtschatkensis (Dyb.)* whose habitats are confined to montane groves of dwarf pine are found already in subalpine avifauna of the easternmost MSNA. However, they also developed in the course of adaptation of original plain forms to montane conditions (Кищинский, 1988). Arctoalpine species (Rock Ptarmigan, Eurasian Dotterel, Horned Lark, and Snow Bunting) and Northern Wheatear are widely distributed in the alpine belt of the mountains of the Asian Subarctic. Within the considered terrain, they are typical inhabitants of foothills. However, in more extensive spatial range encompassing entire Arctic and Subarctic, arctoalpine species occur both in the upper belts of the mountains and in zonal plain tundra. The shape of the ranges and ecological links of arctoalpine species bear evidence of the fact that final formation of arctoalpine taxa and their ranges must occur in the course of development of mesophilic tundra types of ecosystems both in the mountains and on plains. We assume that all

mentioned above indicates genetic links of the origin and development of avifaunas of both mountain and plain counterparts of northern taiga, forest-tundra, and tundra landscapes.

Whereas plain birds actively penetrate into the mountains of the Asian Subarctic everywhere, montane birds almost never disperse to foothills and, the more so, to adjacent plains. Plain avifauna serves as a "donor" of species for avifauna of MSNA, whereas montane avifauna is only a "recipient" of plain species. Virtually one-way exchange of species between montane and plain avifaunas is a manifestation of global regulation. The point is that extreme landscapes are mastered first of all by less specialized, ecologically flexible, and usually widespread species from the neighbouring landscapes with milder environmental conditions. In MSNA, vector of this exchange in species is oriented almost exclusively upward. Species with profound adaptations to most extreme mountain environments are strictly confined to elevations where such harsh conditions prevail. It restricts their opportunities to penetrate and, all the more, disperse in any other habitats even with milder environmental characteristics. That is why typical montane bird species virtually never nest in the lower altitudinal belts.

Faunistic and geographic genetic structure of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic

The mountains of the Asian Subarctic lie within the wide transitional belt from taiga to southern tundra landscapes. That is why the bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic is heterogenous with respect to its origin and formed by representatives of different types of faunas and geographic genetic groups.

Avifauna of the mountains of the Asian Subarctic is comprised of six types of the faunas; its key components are the elements of Siberian (71 species; 36%) and Arctic (30 species; 15%) types of bird faunas. The elements of European (19 species; 9.6%), Chinese (13 species; 6.6%), Tibetan (4 species; 2.0%), and Nearctic (1 species; 0.5%) types of faunas with the centres of their development being located far from MSNA (or at least outside their boundaries) play secondary role. They are few and thus less important in development of recent bird communities in MSNA. At the same time they add specificity to genesis of qualitative species diversity of birds reflecting historical and regional aspects of interactions of avifaunas in the course of their development and dynamics. Widely spread species are well represented in the bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic (59 species; 30.1%). Their origin is still unclear, which sets certain limits on development of concepts of genesis of avifauna of MSNA.

Impact of the elements of particular fauna types on the structure of avifauna of mountainous region significantly decreases with increasing spatial remoteness of particular mountain range from the historical range of certain type of fauna. Proportion of the Arctic and Siberian types of fauna tends to decrease southwards, whereas that of the Chinese and European types lowers in the northerly regions. Due to it, Arctic-Siberian bird fauna of the Verkhoyanskiy and Cherskogo subarctic mountain ranges is distinctly localized in the raw of spatially differentiated avifaunas of highlands situated between 128 and 150 meridians. Avifauna of the southern Aldan Upland is mainly Siberian with small share of the species of Chinese fauna. Avifauna of even more "southern" Sikhote-Alin is essentially Chinese, though with large proportion of Siberian species. The bird fauna of the Khingan-Bureya Upland is intermediate between avifaunas of the Aldan Upland and Sikhote-Alin. It is al-

most equally represented by the species of the Chinese and Siberian faunas as well as widely distributed species.

Regional differentiation of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic in latitudinal direction was revealed. Siberian species account for about 40% of species composition almost everywhere. However, west of the Putorana Plateau this proportion decreases and does not exceed 32.6% already in the extreme western part of MSNA range, on the Nether-Polar and Polar Urals. The Urals is the sole region of MSNA chain closest to the historical centre of genesis of the European type of fauna, and proportion of European species in its bird fauna is fairly large (about 14%). European elements almost never penetrate into the easterly mountains of the Asian Subarctic. Proportion of them is small on the Putorana Plateau (about 3%) and negligible in the mountains of Yakutia and on the Kolyma Upland (no more than 1%). They are not found on the Anabar Plateau and the Koryak Upland. One more peculiarity of development of avifauna of MSNA is connected with changes in latitudinal direction of dispersal of the species of the Chinese fauna type. Along with relatively small proportion of the Chinese species in avifauna of MSNA, they have greatest influence on the bird fauna of the Kolyma Upland. It is manifested in both larger number of recorded species (n=11) and their larger proportion in the local avifauna (8.3%). It could be explained by penetration of some Chinese species from the southern regions of the Far East via taiga along the Sea of Okhotsk coast or along the river valleys with mixed floodplain forests of nemoral type and diverse shrub and meadow habitats (Кищинский, 1968). West and east of Kolyma Upland, proportion of Chinese species in regional avifaunas progressively decreases, particularly in westerly direction. Species of Siberian-American (n=2), American (n=1), and Tibetan (n=4) types of fauna are represented only in the bird fauna of the eastern part of MSNA range. Dispersal of the latter was facilitated by mountainous character of the territories directly linking historical area of genesis of the Tibetan fauna with the eastern mountains of the Asian Subarctic. Tibetan species met no global ecological obstacles on these territories, and some species penetrated along them far to the north, into the mountains of Yakutia and the Kolyma and Koryak uplands.

Mountain ranges, the mountains of the Asian Subarctic among them, bear intrazonal character in the general scheme of natural zonality of Palearctic. Along with it, environmental conditions corresponding to all main geographic belts of Palearctic crossed by these mountains develop in MSNA. Two different landscapes (hypoarctic and boreal) come in contact in the mountains and give rise to a wide range of transitional landscapes, very specific sometimes (e.g., Bering forest-tundra). Ecotone character of avifauna is most pronounced in the northern parts of MSNA and determined by the mixture of the elements of mentioned landscapes resulting from insular belt or mountain-valley reciprocal penetration of the tundra and forest areas. Pattern of distribution of particular landscapes in MSNA completely depends upon topography. Tundra extends far to the south along the tops of the mountain ranges, whereas northern taiga and floodplain forests expand in northerly direction along intermountian valleys. All this determines heterogeneity of avifauna of MSNA with respect to combination of representatives of 8 geographic genetic groups: euarctic (3 species; 1.5%), hemiarctic (15; 7.6%), hypoarctic (18; 9.1%), boreal-hypoarctic (28; 14.2%), boreal (47; 23.8%), widely distributed (75; 38.3%), arctoalpine (5; 2.5%), alpine (6; 3.0%). Boreal, boreal-hypoarctic, and hypoarctic species noticeably contributed to avifauna of MSNA. They account for totally 47% of the nesting bird fauna, which completely corresponds to prevalence of relevant zonal landscapes of the northern taiga, forest-tundra, and southern

tundra within the boundaries of considered part of Eurasia. Hemiarctic and euarctic species play secondary role, because they are few and thus not so important in development of recent bird communities in MSNA. Hemiarctic and euarctic species are associated mainly with subzones of the typical and Arctic tundra located far from the northern edges of MSNA chain. Only a few of these species (Red-throated Loon, Long-tailed Duck, Rough-legged Buzzard, Ringed Plover, and Arctic Tern) dispersed widely in the mountains, became the components of the nesting avifauna, and occupied stable positions in the local communities almost everywhere. Some hemiarctic and euarctic species managed to penetrate into MSNA only locally, primarily along mountain tundra landscapes of the alpine belt in the areas of maximal proximity and, rarely, direct contact of the zonal tundra and the northern spurs of the mountain ranges (Grey Plover, Pacific Golden Plover, Red Phalarope, Little Stint, Curlew Sandpiper, Bar-tailed Godwit, Long-tailed Jaeger, and Lapland Longspur). Alpine and arctoalpine species have smallest proportions in the nesting avifauna of MSNA. However, these particular species determine montane specificity of avifauna of MSNA in the course of development of its qualitative diversity.

Proportion of "western" and "eastern" species is an important indicator of the regional differentiation of avifauna of the mountain range of the Asian Subarctic in latitudinal direction. Such indication allows revelation of the role of mountain ranges as meridian ecological boundaries limiting representation of particular bird species in avifauna of the larger regions of mountainous Subarctic.

The "eastern" species (n=30) play the most important role in development of avifauna of the eastern half of the mountain range of the Asian Subarctic. They are most numerous on the Kolyma Upland (n=28) and fewer in the mountains of Yakutia (n=22) west of it and on the Koryak Upland (n=20) east of it. Within MSNA, the mountains of Yakutia and the Koryak Upland represent most distinct zoogeographical boundaries for this category of species. Some species are found farther to the west (on the Putorana Plateau) or to the east (in the northern taiga of North America). On the Putorana Plateau, 8 "eastern" species occur at the western edge of their ranges. The nesting avifauna of the westernmost parts of MSNA (the Nether-Polar and Polar Urals) lacks "eastern" species.

The majority of "western" species inhabiting MSNA does not penetrate into the regions located east of the Nether-Polar and Polar Urals (18 out of 25 species). It is evident that "western" species play an important role in development of avifauna only in this extreme western part of MSNA. The Urals is the most clear-cut zoogeographic boundary for them in the range of MSNA. Even smaller number of "western" species (n=7) are found in the easterly regions (on the Putorana Plateau). On the Anabar Plateau, only few "western" species occur at the eastern edge of their ranges (Common Black Scoter, European Golden Plover, Citrine Wagtail, and Fieldfare). There are no "western" species in the nesting avifauna of the eastern part of MSNA chain, from the Verkhoyanskiy range up to the Koryak Upland.

Expansion of the ranges as a component of development of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic

Dynamics of the northern edges of the ranges as well as spatial and quantitative growth of population groups was revealed for some bird species in MSNA. Avifauna of the mountains of the Asian Subarctic is still developing, mainly due to immigrants from the southern regions. Due to it, species diversity of, e.g., avifaunas of the Putorana Plateau and subarctic

mountains of Yakutia increased only by 6% over the past few decades. Expansion of the ranges in latitudinal direction is less common, though some examples are known, e.g., westward dispersal of the Pallas's Reed Bunting and Long-billed Dowitcher.

We revealed that the nesting range of the Red-flanked Bluetail in Middle Siberia expanded for 600 km in northerly direction over 20 years (1988–2008). Presently it encompasses entire mountainous terrain of the Putorana Plateau stretching up to 69°50' N. The range expanded along the bottoms of the valleys in horizontal plane and along the slopes in vertical one. Non-uniformity of the range changes by latitude in its new part. Its northern half is formed by small isolated areas with low abundance of birds. The southern half is represented by vast uniform terrain with relatively high abundance of the Red-flanked Bluetail, which allows us to consider it common species there. The northern edges of the range shifted 300 km to the north in the Little Gull, 300 km in the Common Tern, and 600 km in the Boreal Owl within the Putorana Plateau in the period between 1988 and 2008. A number of records of the Little Gull in Central Siberia in last decades demonstrated complete or partial closing of the former glacial gap in its range. Moreover, restoration of the range along the line of the former gap is accompanied by evident northward dispersal of the Little Gull to the Putorana Plateau. The ranges of the Hen Harrier, Eurasian Sparrowhawk, Eurasian Hobby, and Common Kestrel penetrating into the Putorana Plateau from southerly regions could also expand in northerly direction. The first cases of nesting of individual pairs of Eurasian Sparrowhawk and Common Kestrel have been already recorded. In our opinion, confirmation of nesting of the Hen Harrier and Eurasian Hobby is a matter of time. Northward expansion of the ranges of the Little Gull, Common Tern, Boreal Owl, and Hen Harrier on the Putorana Plateau looked like abrupt dispersal of the species outside their ranges. It was proved by instantaneous appearance of the nesting individuals in the areas where they were never recorded before, noticeable increase in frequency of occurrence of nomadic birds, or both.

In the area of the Polousnyi ridge and the Kular mountain range, northern edges of the range shifted 400 km to the north in the Common Tern, 150 km in the Pechora Pipit, 300 km in the Chiffchaff, 200 km in the Red-breasted Flycatcher, 40 km in the Common Stonechat, and 50 km in the Redwing in the period between 1960 and 1996.

Data on expansion of the bird ranges on the Polar Urals and the plains adjacent to the mountains are available. In particular, the Northern Shoveler, Siberian Accentor, Chiffchaff, and Pallas's Reed Bunting appeared in southern tundra in the course of their natural north- and westward dispersal. The Common Gull, Hooded Crow, and Eurasian Magpie recently penetrated in shrub tundra due to human exploitation of the Extreme North.

Thus, the global process of expansion of the northern edges of the ranges of Eurasian birds encompassed the mountains of the Asian Subarctic as well.

Vertical component of the range and changes in altitudinal distribution of the species with latitude and longitude

In the mountains, vertical component is particularly important in three-dimensional structure of the range. Amplitude of absolute altitudes reaches 1000-2500 m in the mountains of the Asian Subarctic. It predetermines ample opportunities for expansion in the vertical plane, i.e., dispersal in uniform landscape at various absolute altitudes, as well as dispersal from the optimal to suboptimal habitats located in the upper altitudinal belts. Moreover, vertical "shift" of certain parts of the nesting range allows some species to expand again

in the horizontal plane, though in more staggered landscapes. For example, the European Golden Plover widely spread in the tundra belt of Taimyr abruptly shifts the vertical edge of its range on the northern slope of the Putorana Plateau and disperses along the alpine belt in southerly direction at 1000-m elevation.

The ranges of most of bird species in the mountains of the Asian Subarctic are three-dimensional due to expansion in vertical plane; distance between the lower and upper edges is great. The limits of vertical distribution are defined by biotope preferences of the species, the structure of altitudinal belts, and absolute altitudes of particular mountainous region.

In different MSNA, the upper edge of vertical distribution of all species is located at different altitudes and thus not linear. The group of species with the greatest range between the minimal and maximal altitudinal level of the upper edge of vertical distribution is formed by the Oriental cuckoo (1030 m), Red-throated Pipit (1930 m), Northern Wheatear (1700 m), and Bluethroat (1600 m). This range is not so great in the Arctic Warbler (600 m), Pine Grosbeak (650 m), Pallas's Reed Bunting (630 m), and Lapland Longspur (550 m). Among the sample species, the Red-throated Pipit, Northern Wheatear, and Bluethroat are found at maximal altitudes (up to 2000 m a.s.l.) and the Willow Warbler, Pallas's Reed Bunting, and Lapland Longspur at minimal (up to 1000 m a.s.l.).

Stepwise alteration of altitudinal limits of distribution of many species in the mountains of the Asian Subarctic could be traced in both latitudinal and longitudinal directions. Upper edges of vertical distribution are lower at higher latitudes (on the Polar Urals and Anabar Plateau) due to lower position of the boundaries of altitudinal landscape. Westward changes of vertical limits of distribution are similar in many species. In the majority of species, vertical components of the ranges increase mainly in easterly direction, which corresponds to higher position of landscape belts in the mountains with extreme continental climate. Lower limit of vertical distribution usually coincides with the level of foothills. However, in some cases it can be located much higher than this level, and then the range as if "hangs up" at certain height on the chart of its three-dimensional cross-section. Such elevated level of the lower edge of vertical distribution could be found along almost entire length of the mountain range of the Asian Subarctic in some species and only in some of its regions in the other. Lifting of the lower edge almost always results in narrowing of the area of vertical dispersal. In some cases regional environmental conditions restrict possibilities of vertical distribution of some species. As a result, lower and upper boundaries of their life space converge, and only the level of their occurrence in the mountains can be detected on the chart of three-dimensional cross-sections of their ranges. The Lapland Longspur occurrence on the Nether-Polar Urals, Anabar Plateau, and the Kular mountain ridge in northern Yakutia is one of such examples.

The lower border of the vertical distribution passes much higher than the level of foothills in the Arctic species (Lapland Longspur and Snow Bunting) and in various species inhabiting the eastern half of the range of MSNA (from the Verkhoyanskiy range to the Koryak Upland). It could be explained by the fact that in the considered areas of Subarctic the Snow Bunting is associated exclusively with mountainous landscape everywhere, and the Lapland Longspur forms isolated mountain tundra populations high in alpine belts in the regions with northern taiga predominating at foothills. In the eastern part of MSNA (the Kolyma and Koryak uplands), the lower edge of vertical distribution of some species "lifts" from foothills as a result of vertical shift of their optimal habitats. It is true for the Northern Wheatear associated with vertically dissected relief, as well as for the Greenish

Warbler, Bluethroat, Common Rosefinch, and Pine Grosbeak inhabiting mainly subalpine elfin groves of alder and dwarf pine in North-Eastern Asia. Revealed tendencies could be traced in other species occurring almost all along the altitudinal profile, including foothills, but noticeably more abundant in its middle and upper parts. The Siberian Accentor, Arctic Warbler, and Siberian Rubythroat are among them.

Expansion of the vertical component of the range or "lifting" of its lower edge revealed for some species at the east of the Asian Subarctic must be one of intermediate stages of progressive development of the mountain aspect of avifauna of MSNA.

Conclusions

1. Avifauna of the mountains of the Asian Subarctic develops in a framework of general zonal-landscape and altitudinal zonal principles. Species diversity of birds decreases in northerly direction and from foothills to the mountain tops.

2. Similarity of taxonomic structure and species composition of nesting avifaunas of the mountains of the Asian Subarctic comprising 197 species is high. Half of all species of the considered mountain ranges are widely distributed over the vast terrain stretching from the Urals to the Koryak Upland. In horizontal plane, affinity of population structures is supported by species leading in abundance simultaneously in a few mountainous regions of the Asian Subarctic. In vertical plane, it is supported by species most abundant in two usually adjoining altitudinal landscape belts. Most uniform bird fauna develops in the mountains of Yakutia and the adjacent highlands (the Putorana Plateau in the west and the Kolyma Upland in the east).

3. In the mountains of the Asian Subarctic, most of the bird species inhabit regions situated in a wide range of altitudes and usually encompassing at least two altitudinal belts. Ranges of the species become three-dimensional. Wide vertical distribution of many bird species predetermines great general biological diversity even in high-altitude belts with extreme conditions, and hence, retains potential opportunities for successful evolution of montane communities and formation of montane avifauna as a whole.

4. In some mountain ranges of the Asian Subarctic, contrary to adjacent plains, the centre of species diversity is shifted east of the Urals and located on the Putorana Plateau. It corresponds to its location within the Yenisei zoogeographical boundary established along the line of glacial break in avifaunistic complexes and ranges of the species. The process of dispersal of the species that had wider ranges prior to glacier period results in increase of species diversity of avifauna of the Putorana Plateau.

5. Mountains of the Asian Subarctic show notable vertical differentiation of landscapes and thus form elaborated echelon system of oppositely directed ways of spatial distribution of many bird species. Due to it, northern forms penetrate along the relevant habitats of various altitudinal belts into southerly regions, and vice versa. It provides for increase of species richness in the course of development of highland avifauna.

6. From the point of view of zoogeography, the bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic has peculiar traits due to species ecologically linked with mountainous landscapes (n=24). Decrease of the number of montane species in regional avifaunas in westerly direction should be considered general law of spatial development of avifauna along the entire range of the mountains of the Asian Subarctic.

7. Most of the species (70-81%) penetrating from mountainous regions into adjacent plains form the basis of regional nesting avifauna. Plain elements draw closer qualitative

composition of avifaunas of different altitudinal belts and foothills. It determines high rate of affinity of avifaunas of the neighbouring plain and mountainous regions, and provides for plainer ecological outlook of the latter. Almost no montane birds disperse to foothills. Plain avifauna serves as a "donor" for avifauna of the mountains of the Asian Subarctic, whereas montane bird fauna is only "recipient" of the plain species.

8. Against the background of depletion of plain avifauna of the Asian Subarctic in easterly direction, proportion of plain species penetrating into mountainous regions gradually increases in the same direction. Many plain species common to Northern Palearctic "ascend" mountains in easterly direction, thus expanding vertical components of their ranges upwards. It could be considered one of intermediate stages of continuing development of montane aspect of avifauna of the mountains of the Asian Subarctic.

9. Oppositely directed changes in species richness from the centre of the highland to its periphery (foothills) are associated with regional peculiarities of lithogenic base. Penetration of many species inhabiting foothills into the mountain ridges with high absolute altitudes and triangular profile in transversal section is hampered by increased slope angles of the river valleys. Highlands with trapezium profile in cross-section cut by deep through valleys allow many bird species to penetrate into inner mountainous regions. These peculiarities of lithogenic base provide for penetration of plain species into highlands through the forest in horizontal plane, but efficiently hamper this process in vertical plane.

10. In the mountains of the Asian Subarctic, great similarity of species composition is characteristic of mountain forest avifauna; in subalpine and alpine belts the value of this parameter is much lower. Everywhere, most of the bird species widely disperse in the regions with uninterrupted forest landscapes and contiguous mountain and plain types of the forests. Fragmentation and isolation of some areas of subalpine and alpine belts determined development of more regionally specific avifaunas of each of these belts.

11. The areas with the highest rate of affinity of mountain forest, subalpine, and alpine avifaunas occupy different positions in the range of mountains of the Asian Subarctic. Spatial isolation of these areas as well as different rates of affinity of the relevant avifaunas indicates independent development of avifauna of every altitudinal belt. Most uniform mountain forest bird fauna developed in the mountains of Yakutia and the adjacent highlands (the Putorana Plateau and the Kolyma Upland). Most mutually similar subalpine avifaunas formed on the Koryak Upland and adjoining mountains of Yakutia and Kolyma Upland. Most uniform (63%) alpine avifauna developed in the northern part of the mountain range of the Asian Subarctic (on the Putorana Plateau, Nether-Polar and Polar Urals, and in the mountains of Yakutia).

12. Glacial geomorphologic structures formed by Late Pleistocene glaciers predetermined enrichment of alpine avifauna with plain species and thus directly influence development of this bird fauna and its spatial heterogeneity. Statistically significant spatial segregation of bird communities developing on "alpine watersheds" and in glacial valleys was revealed. Arctoalpine and alpine species expanded to the mountain peaks due to adaptations to extreme conditions that had developed already in the glacial period and must represent more ancient element of alpine avifauna. Lacking such adaptations, plain tundra immigrants into the mountains used customary environmental conditions formed in the local areas of periglacial landscapes. They enriched alpine avifauna later, when they dispersed to the mountain tops along the areas formerly covered with ice during the period of its intensive thawing.

13. In the mountains of the Asian Subarctic, population density of birds and their abundance progressively decrease with altitude in the majority of species. In most of the mountainous regions, population density decreases mainly in the areas where the subalpine belt is replaced by the alpine. Decline of this parameter is less pronounced in the transitional zone between forest and subalpine belts.

14. Densities of bird populations in alpine, subalpine, and forest altitudinal landscape belts decrease in easterly direction. It corresponds to reduction of overall productivity of vegetation cover. Correlation between decline of the population density and longitude only slightly falls beyond statistically significant values in all altitudinal belts.

15. Spatial dynamics of population density and abundance of the majority of common species in the mountains of the Asian Subarctic bear concentrically centrifugal traits. These parameters tend to increase from the highest inner areas of highlands (where their values are minimal) towards periphery.

16. Bird communities of the forest belt are more diverse, stable, and uniform in space and time compared to communities of alpine and subalpine belts. In addition to high values of coefficient of population similarity, minimal ranges of species richness and population density of birds, relatively uniform distribution of more than 50% of species composition over the territory of the region, and negligible provincial differences in composition of dominants were revealed in this belt.

17. Mountains of the Asian Subarctic are involved in the global process of expansion of northern boundaries of the bird ranges, which makes recent development of avifauna of Northern Eurasia more dynamic. Distinct dynamics of the ranges (in horizontal and vertical planes) as well as spatial and quantitative growth of population groups were revealed in some species for the first time.

Список литературы

1. Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск. Наука. 1997. 208 с.
2. Авенариус И.Г., Муратова М.В., Спасская И.И. Палеогеография Северной Евразии в позднем плейстоцене – голоцене и географический прогноз. М.: Наука. 1978. 76 с.
3. Аверин Ю.В. Птицы Камчатского полуострова. Дис. ... д-ра биол. наук, Л. 1957.
4. Александрова В.Д. Некоторые закономерности размещения растительного покрова в арктической тундре. // Проблемы севера. М.: Изд. АН СССР. 1958. С.173 – 187.
5. Ананин А.А. Птицы Баргузинского заповедника. Улан-Удэ. Изд-во Бурят. гос. ун-та. 2006. 276 с.
6. Ананин А.А. Птицы Северного Прибайкалья: динамика и особенности формирования населения. Улан-Удэ. Изд-во Бурят. гос. ун-та. 2010. 296 с.
7. Ананин А.А. Птицы горных систем юга Восточной Сибири: экологические аспекты формирования и динамики их населения. Авт. дис... докт. биол. наук. Улан-Удэ. 2012. 50 с.
8. Андреев А.А., Климанов В.А., Сулержицкий Л.Д., Хотинский Н.А. Хронология ландшафтно-климатических изменений Центральной Якутии в голоцене // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С. 116 – 121.
9. Андреев А.В. К биологии сибирского пепельного улита // Новое в изучении, биологии и распространении куликов. М., 1980. С. 128 – 129.
10. Андреев А.В., Докучаев Н.Е., Кречмар А.В., Чернявский Ф.Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России: аннотированный каталог. Магадан. СВНЦ ДВО РАН. 2006. 313 с.
11. Андреев Б.Н. Птицы Вилюйского бассейна. Якутск: Кн. изд-во. 1974. 311 с.
12. Андрулайтис С.Ю., Водопьянова Н.С., Иванова М.М. Состав флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск. 1976. С. 40 – 162.
13. Артюхов А.И. Новый район гнездования кроншнепа-малютки. Информация рабочей группы по куликам. № 1. М. 1988. С. 40 – 41.
14. Атлас СССР. М.: ГУГК, 1983.
15. Бабенко В.Г. Материалы по фауне птиц долин рек Фомич и Попигай (север Среднесибирского плоскогорья). Русский орнитологический журнал. Том 16. Экспресс-выпуск № 352. 2007. С. 446 – 457.
16. Балахонов В.С. Некоторые орнитологические наблюдения в районе восточного склона Приполярного Урала // Науч. тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск. 1978. Вып. 115. С. 57 – 63.
17. Балахонов В.С. Некоторые орнитологические наблюдения в районе восточного склона Приполярного Урала // Науч. тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск. 1978. Вып. 115. С. 57 – 63.
18. Балахонов В.С. Некоторые орнитологические наблюдения на Полярном Урале // Распространение и фауна птиц Урала. Свердловск. 1989. С. 19 – 20.
19. Баранов А.А. Структура населения птиц в лесах различного типа Восточного Саяна // Животное население и растительность бореальных лесов и лесостепей Средней Сибири. Межвузовский сборник научных трудов. Вып 1. Красноярск. 2000. С. 5 – 14.
20. Баранов А.А. Средняя Сибирь – область интенсивного формообразования и динамики ареалов палеарктических птиц в четвертичном периоде // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. II Международная орнитологическая конференция. Улан-Удэ. 2003. Ч.1. С. 13 – 16.
21. Баранов А.А. Основные причины формирования высокого уровня биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона (Среднесибирская часть) // Вестник Красноярского гос. ун-та. Естественные науки. 2006. 5/1. С. 67 – 72.
22. Баранов А.А. Пространственно-временная динамика биоразнообразия птиц Алтай-Саянского экорегиона: Авт. дис... докт. биол. наук. Красноярск. 2007. 49 с.
23. Бартер М. Изучение куликов в Австралии // Информационные материалы Рабочей Группы по куликам. № 9. М. 1996. С.35 – 39.
24. Беме Р.Л. Опыт орнитогеографического районирования высокогорий Палеарктики // Орнитология. Вып. 6. М. 1963. С. 227 – 234.
25. Беме Р.Л. Птицы гор Южной Палеарктики. М. Изд-во МГУ. 1975. 179 с.
26. Беме Р.Л., Банин Д.А. Горная авифауна Южной Палеарктики: эколого-географический анализ. М.: Изд-во МГУ. 2001. 256 с.

27. Бируля Н.Б. О структуре зооценотических группировок певчих птиц леса в сезон гнездования // Бюл. МОИП, отделение биол. 1971. Т. 76. № 6. С. 5 – 21.
28. Бисеров М.Ф. Фауна и население птиц Хингано-Буреинского нагорья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 2006. 19 с.
29. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сиб. экол. журн. Т.15. № 1. 2008. С. 101–121.
30. Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Классификация птиц Северной Евразии по сходству распространения // Орнитогеография Палеарктики. Махачкала. 2009. С. 70–77.
31. Бойко Г.В. К фауне птиц южной части Приполярного Урала и северной части Северного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1999. С. 45 – 46.
32. Большиянов Д.Ю. Пассивное оледенение Арктики и Антарктиды: диссертация ... доктора географических наук. Санкт-Петербург. 2005. 277 с.
33. Боржонов Б.Б. Весенний пролет гусей в Путоранах // Фауна и биология гусеобразных птиц. М. 1977. С. 68 – 69.
34. Боржонов Б.Б. О залетах горных гусей на Таймыр // Научн.-техн. бюл. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск. 1978. № 15. С. 44 – 46.
35. Борисов З.З. Птицы долины средней Лены. Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1987. 112 с.
36. Борисов З.З., Исаев А.П. К экологии тундряной куропатки в Центральном Верхоянье // Орнитологические проблемы Сибири. Барнаул. 1991. С. 118 – 119.
37. Борисов З.З., Исаев А.П. Беркут в Центральном Верхоянье // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии: Материалы II Международной орнитологической конференции. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета. 2003. Ч. II. С.120 – 123.
38. Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З. К состоянию охраняемых видов животных Якутии в Центральном Верхоянье // Экологические и генетические исследования в Якутии: Тезисы докладов региональной конференции. Якутск. 1995. С.15 – 16.
39. Борисов З.З., Исаев А.П., Яковлев Ф.Г., Борисов Б.З., Луковцев Ю.С., Гаврильев И.П. Видовой состав летнего населения птиц в горах Центрального Верхоянья // Популяционная экология животных Якутии: Сборник научных трудов. Якутск. Изд-во Якутского госуниверситета. 1996. С.80 – 91.
40. Борисов З.З., Исаев А.П., Борисов Б.З. Птицы бассейна р.Пилька // Почвенный покров, растительный и животный мир юго-западной Якутии. Сб.науч.тр. Изд-во: «Сиб.наука». Новосибирск. 2006. С. 161 – 173.
41. Борисов З.З., Исаев А.П., Борисов Б.З. Распространение фауны гнездящихся птиц Верхоянского хребта // Труды ИСиЭЖ СО РАН «Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций». М. 2011. С. 52 – 78.
42. Борисов Б.З., Борисов З.З., Исаев А.П. Климатические особенности и население гнездящихся птиц на макроструктурах гор Центрального Верхоянья // Влияние климатических и экологических изменений на мерзлотные экосистемы: Труды третьей международной конференции «Роль мерзлотных экосистем в глобальном изменении климата». ИБПК СО РАН. Якутск: Изд-во ЯНЦ СО РАН. 2007. С. 218 – 224.
43. Брандт И.Ф. Позвоночные животные североевропейской России и в особенности Северного Урала // Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. СПб. 1856. С. 1 – 185.
44. Бутьев В.Т. Кроншнеп-малютка. // Красная книга РСФСР. Животные. М.: Россельхозиздат. 1983. С. 267 – 269.
45. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: «Наука», Сибирская издательская фирма РАН. 1996. 246 с.
46. Вангенгейм Э.А. Перигляциальная зона и формирование фауны млекопитающих СССР в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. 1976. С. 92 – 101.
47. Вартапетов Л.Г. Птицы таежных междуречий Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 1984. 241 с.
48. Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И. Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири // Труды ИСиЭЖ СО РАН «Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций». М. 2011. С. 7 – 28.
49. Васильченко А.А. Птицы Хамар-Дабана. // Новосибирск: Наука. 1987. 102 с.
50. Васьковский А.П. О гнездовании длиннопалого кулика-воробья на северо-востоке Азиатского континента // Изв. Всес. геогр. об-ва. 78. Вып.1. 1946.
51. Васьковский А.П. Длиннопалый кулик-воробей в альпийской зоне охотско-колымского водораздела // Природа. № 1. 1949.

52. Васьковский А.П. Заметки о находках некоторых видов птиц в верховьях рек Колымы и Индигирки // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 56. Вып. 1. 1951. С. 22 – 25.
53. Васьковский А.П. Новые орнитологические находки на северном побережье Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 35. вып. 7. 1956. С. 1077 – 1083.
54. Васьковский А.П. Список и географическое распространение птиц Крайнего Северо-Востока СССР // Краевед. зап. Вып. 6. Магадан. 1966. С. 1077 – 1083.
55. Вахрушев А.А., Вахрушева Г.В. О фауне и населении птиц Центральной Эвенкии // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М., 1987. С. 78 – 90.
56. Вепринцев В.Б., Лабутин Ю.В., Леонович В.В. К биологии кроншнепа-малютки // Новое в изучении биологии и распространении куликов. М.: Наука. 1980. С.133 – 135.
57. Верещагин Н.К., Громов И.М. Формирование териофауны СССР в четвертичном периоде // Успехи современной териологии. М.: Наука. 1977. С. 32 – 45.
58. Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф. Вымирание млекопитающих Северной Евразии в четвертичном периоде // Млекопитающие Северной Евразии в четвертичном периоде. Л.: Зоологический институт АН СССР. 1985. С. 3 – 38.
59. Водопьянова Н.С. Растительность Путорана // Флора Путорана. Новосибирск. 1976 а. С. 11 – 31.
60. Водопьянова Н.С. Пути становления флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск. 1976 б. С. 196 – 216.
61. Водопьянова Н.С. О влиянии озер Путорана на прибрежную растительность // Природно-ландшафтные основы озер Путорана: Труды Лимнологич. ин-та СО АН СССР. Т. 22 (42). Новосибирск. 1976 в. С. 86 – 92.
62. Войтковский К. Ф. Основы гляциологии. М.: Наука. 1999. 255 с.
63. Волков А.Е. Водоплавающие птицы средней части р. Котуй // Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц. М. 1984. С. 45 – 47.
64. Волков А.Е. Материалы по фауне и населению птиц верховьев р. Анабар и окрестностей пос. Хатанга // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука. 1987. С. 91 – 107.
65. Волков А.Е. О фауне и населении птиц бассейна реки Котуй и окрестностей поселка Тура // Охрана и рациональное использование фауны и экосистем Енисейского севера / ИЭМЭЖ АН СССР. 1988. С. 97 – 112.
66. Волков А.Е., Степаницкий В.Б., Тархов С.В. Материалы по гнездованию кречета в Путоранском заповеднике // Вопросы сохранения ресурсов малоизученных, редких животных Севера. М. 1998. С. 190 – 191.
67. Воробьев К.А. Орнитологические исследования в хребте Черского // Орнитология. Вып. 2. 1959. С. 115 – 121.
68. Воробьев К.А. Птицы Якутии. М.: Изд-во АН СССР. 1963. 336 с.
69. Воробьев В.Н., Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. Новые данные по орнитофауне Северо-Восточного Алтая // Орнитология. Вып. 6. 1963. С. 140 – 145.
70. Воронов А.Г. Биогеография. М.: Изд-во МГУ. 1963. 338 с.
71. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 432с.
72. Гаврилов А.А. Летнее население птиц участка «Лукунский» Таймырского заповедника // Исследование природы Таймыра. Вып. 2. 2002. С.131 – 139.
73. Гаврилов И.К. Особенности экологии птиц в ландшафтных ярусах Западного и Восточного Саяна. Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. Красноярск. 1999. 22 с.
74. Гвоздецкий Н.А., Голубчиков Ю.Н. Горы. М.: Мысль. 1987. 399 с.
75. Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. Физическая география СССР. Ч. 2. М.: Высшая школа, 1987.
76. Географический атлас России. М., Картография, 1998. 164 с.
77. Гермогенов Н.И., Вартапетов Л.Г. Некоторые итоги и основные направления изучения фауны и населения птиц Средней Сибири и Якутии // Актуальные вопросы изучения птиц Сибири. Барнаул. 2010. С. 41 – 44.
78. Говорухин В.С. Хвойные деревья и кустарники Урала // Уч. зап. ест. ф-та МОПИ. Т.2. 1941. С. 84 – 113.
79. Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы окрестностей массива Пайер и прилегающих районов Полярного Урала // Научный вестник «Биологические ресурсы Полярного Урала». Вып. 10. Салехард. 2002. С. 11 – 31.
80. Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы южной оконечности Полярного Урала // Научный вестник «Биологические ресурсы Полярного Урала». Вып. 3. Ч. 1. Салехард. 2003 а. С. 4 – 29.
81. Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы северной половины Полярного Урала // Научный вестник «Биологические ресурсы Полярного Урала». Вып. 3. Ч. 1. Салехард. 2003 б. С. 30 – 81.
82. Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы южной половины Полярного Урала (верховья р.Войкар) // Научный вестник «Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа». Вып. 3. (29). Салехард. 2004 а. С. 68 – 100.

83. Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Сообщества птиц Полярного Урала // Сибирский экологический журнал. № 4. Новосибирск. 2004 б. С. 537 – 548.
84. Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург. Изд-во Урал. ун-та. 2005. 560 с.
85. Голубев С.В., Романов А.А. Некоторые данные по птицам города Норильска и его окрестностей // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М. 2007. С. 71 – 90.
86. Голубчиков Ю.Н. География горных и полярных стран. М.: Изд-во МГУ. 1996. 304 с.
87. Гордеева З.И., Петрушина М.Н. Физическая география России. М.: Альфа, 2-е изд., 1998.
88. Гофман Э. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. СПб, 1856. Т. 2. С. 1 – 376.
89. Гладков Н.А., Залетаев В.С. Наблюдения над птицами Анабарских тундр // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 9. М. 1965. С. 38 – 62.
90. Грезе В.Н. Основные черты гидробиологии озера Таймыр // Тр. ВГБО, Т. 8. 1957. С. 183 218.
91. Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск: Изд-во ТГУ. 1977. 350 с.
92. Данилов Н.Н. К орнитофауне Полярного Урала // Ученые записки Уральского гос. ун-та им. А.М. Горького. Свердловск. Вып. 31 (биологический). 1959. С. 57 – 73.
93. Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2: Птицы // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 56. 1966. С. 1 – 147.
94. Данилов Н.Н. Птицы Среднего и Северного Урала // Тр. Урал. отд-ния Моск. о-ва испытателей природы. Свердловск. 1969. С. 3 – 122.
95. Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука. 1984. 134 с.
96. Даниленко А.К., Рустамов Э.А. Картографический анализ сезонных аспектов населения птиц // Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука. 1982. С. 113 – 121.
97. Дементьев Г.П. Материалы к авифауне Коряцкой Земли. Материалы к познанию фауны и флоры СССР. Новая серия. Отд. Зоол. Вып.2 (XVII). 1940. 82 с.
98. Дементьев Г.П., Шохин А.Н. К авифауне верховьев р.Колымы // Сборник трудов Зоол. музея МГУ. Вып. 5. 1939. С. 43 – 52.
99. Деметриадес К.К. Состав орнитофауны тайги среднего Тимана // Животный мир лесной зоны Европейской части СССР. Калинин. 1988. С. 15 – 23.
100. Дмоховский А.В. Птицы Средней и Нижней Печоры. // Бюл. МОИП, отделение биол., Т. XL11 (2). М. 1933. С. 214 – 242.
101. Добринский Л.Н. К орнитофауне долины р. Соби // Труды Института биологии Коми филиала АН СССР «Экология позвоночных животных Крайнего Севера». Свердловск. Вып. 38. 1965. С.153 – 165.
102. Долгушин Л.Д., Осипова Г.Б. Ледники. М.: Наука. 1989. 209 с.
103. Дорогов В.Ф. Кречет на севере Средней Сибири // Научно-техн. бюл. ВАСХНИЛ, Сиб. отд-ние. Вып. 23. Новосибирск. 1985. С. 45 – 54.
104. Дорогов В.Ф. Хищные птицы // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана / Сб. научн. тр. ВАСХНИЛ, Сиб. отд., НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск. 1988. С. 72 – 88.
105. Естафьев А.А. Птицы западного склона Приполярного Урала // Труды Коми фил. АН СССР, № 34. Сыктывкар. 1977. С. 44 – 101.
106. Естафьев А.А. Современное состояние, распределение и охрана авифауны таежной зоны бассейна р. Печоры // Науч. докл. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар. Вып. 68. 1981. 43 с.
107. Естафьев А.А. Сроки прилета, размножения и отлета гнездящихся птиц таежной зоны бассейна реки Печоры // Фауна Урала и прилежащих территорий. Свердловск. 1982. С. 25 – 34.
108. Естафьев А.А. Фауна птиц европейского Северо-Востока (современное состояние, формирование и охрана): Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. доклада. СПб. 1999. 71 с.
109. Естафьев А.А. Особенности зонального распространения птиц на европейском Северо-Востоке России // Закономерности зональной организации комплексов животного населения европейского Северо-Востока России. Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 177. Сыктывкар. 2005. С. 87 – 132.
110. Естафьев А.А., Селиванова Н.П. Фауна и экология водоплавающих и околоводных птиц Приполярного Урала // Науч. докл. Коми НЦ УрО РАН. № 170. Сыктывкар. 2002. С. 173 – 182.
111. Жерихин В.В. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. № 1. 1987. С. 3 – 12.
112. Жерихин В.В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 13 – 20.

113. Жерихин В.В. Основные закономерности филоценогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 1997. 80 с.
114. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: КМК. 2003. 542 с.
115. Жуков В.С. Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект. Новосибирск. 2004. 182 с.
116. Забродина Е.Ф., Мироновская Т.Г. Путорана – как эталон естественных экосистем, нуждающихся в заповедании // Вопросы обоснования размещения охраняемых природных территорий. Труды ВНИИ природы. М. 1985. С. 92 – 95.
117. Забродина Е.Ф., Куваев В.Б., Ларин В.В., Романов А.А., Сыроечковский Е.Е. Государственный природный заповедник «Путоранский» // Заповедники Сибири, т. 1. М.: Логата. 1999. С. 90 – 101.
118. Засыпкин М.Ю. Распространение птиц на западной Чукотке и зоогеографический анализ ее авифауны // Орнитология. Вып. 16. 1981. С. 100 – 113.
119. Земцова А.И. Типы погоды // Путоранская озерная провинция. Труды Лимнологического института СО АН СССР. Т. 20 (40). Новосибирск. 1975. С 19 – 31.
120. Земцова А.И. Радиационный режим // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Труды Лимнологического института СО АН СССР. Т. 22 (42). Новосибирск. 1976. С. 11 – 38.
121. Зырянов В.А. Орнитофауна окрестностей оз. Нерангда // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана. Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ, Сиб. отделение НИИ СХ Крайнего Севера. Новосибирск. 1988. С. 88 – 96.
122. Зырянов А.А. Размножение краснозобых казарок под покровительством различных видов птиц // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Сыктывкар. 1989. С. 124 – 125.
123. Зырянов В.А., Ларин В.В. Видовой состав птиц плато Путорана // Науч.-техн. бюл. / ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. Новосибирск. Вып. 7. 1983. С. 3 – 9.
124. Зырянов В.А., Павлов Б.М. Водоплавающие центральной части гор Путорана // Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц. М. 1984. С. 161 – 162.
125. Измайлов И.В. Птицы Витимского плоскогорья. Улан-Удэ. Бурятское книж. изд-во. 1967. 305 с.
126. Ирисов Э.А. К фауне куликов плато Путорана // Орнитология, вып. 17. 1982. С. 166.
127. Ирисов Э.А. Колонии серебристых чаек на Большом Хантайском озере (плато Путорана) // Размещение и состояние гнездовий околоводных птиц на территории СССР. М. 1981. С. 73 – 76.
128. Ирисов Э.А. Материалы по птицам Хантайской гидросистемы // Методы комплексного исследования сложных гидросистем. Томск. 1980. С. 113 – 115.
129. Ирисов Э.А. Птицы в условиях горных стран: Анализ эколого-физиологических адаптаций. Новосибирск: Наука. 1997. 208 с.
130. Ирисова Н.Л. Воробьиные птицы высокогорий Алтая. Барнаул. Изд-во Алт. ун-та. 2002. 215 с.
131. Исаев А.П. Зимнее питание белой куропатки (Lagopus lagopus L.) в северотаежных лиственничных лесах Якутии // Зоогеографические и экологические исследования животных Якутии: Сборник научных трудов. Якутск, Изд-во Якутского госуниверситета. 1992. С.56 – 59.
132. Исаев А.П. Тетеревиные птицы Центрального Верхоянья. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 1994. 19 с.
133. Исаев А.П. Численность белой куропатки в Центральном Верхоянье, и факторы, ее определяющие // Популяционная экология животных Якутии: Сборник научных трудов. Якутск: Изд-во Якутского госуниверситета. 1996. С. 36 – 42.
134. Исаев А.П., Борисов З.З. Численность белых куропаток в период брачной активности на северном макросклоне Центрального Верхоянья // Биология и природоохранные меры: Респ. конф. молодых ученых. Якутск. 1992. С. 20 – 21.
135. Исаев А.П., Борисов З.З. Боровая дичь Центрального Верхоянья // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию ВНИИОЗ. Киров. 2002. С. 237 – 239.
136. Исаев А.П., Борисов З.З. Тундряная куропатка (Lagopus mutus) Центрального Верхоянья // Зоологический журнал. Т. 87. № 9. 2008. С. 1077 – 1083.
137. Исаев А.П., Находкин Н.А. Токование каменного глухаря в Центральном Верхоянье // Биология и природоохранные меры: Респ. конф. молодых ученых. Якутск. 1992. С. 22 – 23.

138. Исаков Ю.А. Состояние изученности авифауны СССР // Птицы СССР. Гагары. Поганки. Трубконосые. История изучения. М.: Наука. 1882. С. 208 – 227.
139. Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: Ландшафты. М.: Мысль. 1989. 504 с.
140. История больших озер Центральной Субарктики. Новосибирск: Наука, 1981. 137 с.
141. Калякин В.Н. Хищные птицы в экосистемах Крайнего Севера // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука. 1989. С. 51 – 112.
142. Калякин В.Н. Дополнения к фауне гнездящихся птиц Ямала и Полярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1995. С. 32 – 34.
143. Калякин В.Н. Птицы Южного Ямала и Полярного Зауралья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1998. С. 94 – 115.
144. Капитонов В.И. Орнитологические наблюдения в низовьях Лены // Орнитология. Вып. 4, 5. 1962. С. 37 – 48.
145. Капитонов В.И., Чернявский Ф.Б. Воробьиные птицы низовьев Лены // Орнитология. Вып. 3. 1960. С. 45 – 61.
146. Караваев М.Н. Палеогеографическая реконструкция ландшафтов Центрально-Якутской равнины в кайнозое. ДАН СССР. Т.102. №4. 1955. С. 33 – 68.
147. Карпов В.Н., Романов А.А. Анализ орнитофауны плато Путорана // Тез. докл. Всесоюз. орнитологической конф. Витебск. 1991. С. 265 – 266.
148. Ким Т.А. Заметки по орнитофауне гольцового пояса Восточного Саяна // Материалы по физиологии человека и животных. Вопросы зоологии. Красноярск: КГПИ. 1974. С.61 – 70.
149. Ким Т.А., Пакулов В.А. Результаты количественного учета воробьиных Манского белогорья Восточного Саяна // Учен. зап. Краснояр. гос. пед. ин-та. Т. 15. 1959. С. 257 – 263.
150. Кинд Н.В. Абсолютная хронология основных этапов истории последнего оледенения и послеледниковья Сибири // Четвертичный период и его история. М.: Наука. 1965. С. 34 – 51.
151. Кинд Н.В. Поздне- и послеледниковья Сибири (новые материалы по абсолютной хронологии) // Голоцен. М.: Наука. 1969. С. 195 – 201.
152. Кинд Н.В. Палеоклиматы и природная среда голоцена // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. 1976. С. 5 – 14.
153. Кищинский А.А. Водоплавающие птицы Колымского нагорья // География ресурсов водоплавающих птиц в СССР. Ч. II. М. 1965 а. С. 33.
154. Кищинский А.А. К биологии некоторых птиц Колымского хребта // Орнитология. Вып. 7. 1965 б. С. 45 – 61.
155. Кищинский А.А. Орнитологические находки в южной части Колымского хребта // Орнитология. Вып. 7. 1965 в. С. 68 – 70.
156. Кищинский А.А. Некоторые особенности жизни птиц в гольцовом поясе Северо-Восточной Сибири (Колымское нагорье) // Новости орнитологии. Алма-Ата. 1965 г. С. 33 – 35.
157. Кищинский А.А. О биологии короткоклювого и длинноклювого пыжиков // Новости орнитологии. Алма-Ата. 1965 д. С. 36 – 38.
158. Кищинский А.А. К количественному анализу населения позвоночных альпийского пояса гор Северо-Восточной Сибири // Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши. М. 1967. С. 85 – 86.
159. Кищинский А.А. Птицы Колымского нагорья. М.: Наука. 1968. 184 с.
160. Кищинский А.А. Арктоальпийская авифауна и ее происхождение // Зоол. журн. Т. 53 (7). 1974. С. 1036 – 1051.
161. Кищинский А.А. Принципы реконструкции истории авифауны биогеографическим методом // Адаптивные особенности и эволюция птиц. М.: Наука. 1977 а. С. 33 – 39.
162. Кищинский А.А. Понятие о гипоарктической и эоарктической авифаунах // VII Всесоюз. орнитол. конф. Киев. 1977 б. С. 65 – 67.
163. Кищинский А.А. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука. 1980. 336 с.
164. Кищинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука. 1988. 288 с.
165. Кищинский А.А., Томкович П.С., Флинт В.Е. Птицы бассейна Канчалана (Чукотский национальный округ) // Распространение и систематика птиц. Исследования по фауне Советского Союза / Труды зоологического музея МГУ. Т. 21. М.: МГУ. 1983. С. 3–76.
166. Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. М.: Наука. 2004. 80 с.
167. Коблик Е.А., Михайлов К.Е. О птицах верхних поясов гор Хорско-Бикинского водораздела // Бюлл. МОИП, серия биол. Т. 99. Вып. 6. 1994. С.47–53.

168. Коблик Е.А., Михайлов К.Е., Шибнев Ю.Б. О птицах речных долин восточного склона Центрального Сихотэ-Алиня // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск № 21. 1997. С.10 – 14.
169. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 256 с.
170. Кожечкин В.В., Полушкин Д.М. Численность орлана-белохвоста в долине реки Виви // Охрана хищных птиц. М. 1983. С. 122 – 123.
171. Козлова Е.В. Ржанкообразные. Фауна СССР. Птицы. Т.2. вып. 1. часть 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1962. 433 с.
172. Кокорев Я. И. Распространение и численность редких видов животных на Енисейском Севере // Вестник МАНЭБ. № 5. 1995. С. 68 – 76.
173. Колосов Д.М. О наледных явлениях как геоморфологическом процессе // Проблемы физической географии. Вып.6. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1938. С. 24 – 33.
174. Котляков В. М. Снежный покров Земли и ледники. Л. ГИМИЗ. 1968. 480 с.
175. Кошкарова В.Л., Кошкаров А.Д., Орлова Л.А. Динамика лесных экосистем Субарктики Средней Сибири в голоцене // Сиб. экол. журн. Вып. 5. № 3-4. 1998. С. 225 – 232.
176. Кошкарова В.Л., Карпенко Л.В., Орлова Л.А. Динамика растительности и верхней границы леса в голоцене на Полярном Урале // Экология. № 2. 1999. С. 121 – 125.
177. Коханов В.Д. Обзор изменений, отмеченных в орнитофауне Мурманской области за последнее столетие // Проблемы изучения и охраны природы Беломорья. Мурманск: Мурманское книж. изд-во. 1987. С. 20 – 37.
178. Красная книга РСФСР. Животные. М.: Россельхозиздат. 1983. 453 с.
179. Красная книга Красноярского края. Под общ. ред. Сыроечковского Е.Е. и Рогачевой Е.В. Красноярск. 1995. 408 с.
180. Красная книга Российской Федерации. Животные. Агинское, изд-во АСТ; Балашиха, изд-во Астрель. 2001. 862 с.
181. Кречмар А.В. О ландшафтном распределении птиц юго-западного Таймыра. // Орнитология. Вып. 4. 1962. С. 29 – 39.
182. Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра. // Биология птиц. М. – Л., 1966. С. 185 – 312.
183. Кречмар А.В. О сезонных явлениях в жизни птиц района Норильских озер // Орнитология. Вып. 9. 1968. С. 37 – 48.
184. Кречмар А.В., Забродин В.А. Животный мир Севера России. М., 1987.
185. Кречмар А.В., Кондратьев А.В. Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 2006. 458 с.
186. Кречмар А.В., Кречмар Е.А. Пластинчатоклювые птицы бассейна р.Кава. Видовое разнообразие и состояние популяций околоводных птиц Северо-Востока Азии // Биологические проблемы Севера. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН. 1997. С. 34 – 58.
187. Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР. М.: Наука. 1978. 194 с.
188. Кречмар А.В., Андреев А.В., Кондратьев А.Я. Птицы северных равнин. Л.-СПб..: Наука. 1991. 228 с.
189. Кривенко В.Г. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат. 1991. 271 с.
190. Кривошеев В.Г. 1960. Новые материалы по авифауне бассейна Яны // Орнитология. Вып.3. Изд-во МГУ. С. 98 – 105.
191. Крутовская Е.А. Птицы заповедника «Столбы» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Красноярск: Кн. изд-во. Вып. 2. 1958. С. 206 – 285.
192. Куваев В.Б. Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала. Авт. дис... канд.биол.наук. М. 1952. 15 с.
193. Куваев В.Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. М.: Наука. 1980. 264 с.
194. Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2006. 568 с.
195. Кузнецов Е.А., Анзигитова Н.В., Анзигитов Д.В. Заметки по фауне птиц Нижней Тунгуски (Эвенкия) // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М. 2007. С. 298 – 299.
196. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Учен. зап. МОПИ им. Н.К.Крупской. Т. 109. Вып. 1. М. 1962. С. 3 – 182.
197. Кулик И.Л. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 77. Вып. 4. 1972. С. 25 – 33.

198. Кулик И.Л. Особенности распространения таежных млекопитающих Евразии // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 78. Вып. 2. 1973. С. 57 – 68.
199. Куренцов А.И. Зоогеография Камчатки // Фауна Камчатской области. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1963. С. 4 – 60.
200. Кучин А.П. Птицы Алтая. Барнаул: Алт. книж. изд-во. 1976. 232 с.
201. Кучин А.П. Птицы Алтая: Воробьиные. Барнаул: Алт. книж. изд-во. 1982. 208 с.
202. Лабутин Ю.В. Кроншнеп-малютка в Верхоянье // Орнитология. № 2. 1959. С. 111 – 114.
203. Лабутин Ю.В. Материалы по орнитофауне хищников Янского плоскогорья. // Науч. Сообщ. АН СССР, Сиб. отдние, Якут.фил. 1961. Вып.5. С. 87 – 93.
204. Лабутин Ю.В. Питание и трофические связи беркута в межхребтовой депрессии бассейна Яны // Учен.зап. Якутский гос. ун-т. 1971. Вып.18 (биология, география, химия). С.94 – 100.
205. Лабутин Ю.В., Гермогенов Н.И., Поздняков В.И. Птицы околоводных ландшафтов долины нижней Лены. Новосибирск: Наука, 1988. 193 с.
206. Лабутин Ю.В., Поздняков В.И. Сезонное размещение водоплавающих на водоемах центральной части Предверхоянского краевого прогиба // БЮЛ. НТИ: Биол. проблемы Севера. Якутск. 1979. С. 30 – 32.
207. Лакин Г.Ф. Биометрия. Москва: «Высшая школа». 1973. 343 с.
208. Лакин Г.Ф. Биометрия. Москва: «Высшая школа». 1990. 343 с.
209. Лапкин В.В., Извеков Е.И. Принципы самоорганизации и жизненные циклы рыб // Успехи современной биологии. 1995. Т. 115. Вып. 4. С. 483 – 488.
210. Лаппо Е.Г. Пространственная дифференциация фауны и населения птиц Таймыра. Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. М. 1996. 30 с.
211. Ларионов Г.П. Изменения в фауне таежной части Западной Якутии, произошедшие за последние десятилетия // Экология наземных позвоночных таежной Якутии. Якутск. 1984. С. 3 – 17.
212. Ларионов Г.П., Дегтярев В.Г., Ларионов А.Г. Птицы Лено-Амгинского междуречья. Новосибирск: Наука, Сиб. отделение. 1991. 189 с.
213. Леонович В.В. О распределении и биологии длиннопалого песочника // Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ. Вып. 1. 1973. С. 78 – 83.
214. Лисовский А.А., Лисовская Е.В. Материалы по авифауне долины озера Глубокого (плато Путорана) // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М. Тип. Россельхозакадемии. 2002 а, С. 342 – 347.
215. Лисовский А.А., Лисовская Е.В. Дополнение к материалам по авифауне окрестностей озера Кутарамакан (плато Путорана) // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М. Тип. Россельхозакадемии. 2002 б, С. 348 – 352.
216. Лобков Г.Е. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1986. 291 с.
217. Лобков Е.Г. Птицы Камчатки (география, экология, стратегия охраны). Авт. дис... докт.биол.наук. М. 2003. 60 с.
218. Малышев Л.И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск. 1976 а. С. 163 – 186.
219. Малышев Л.И. Флористические исследования на плато Путорана // Флора Путорана. Новосибирск. 1976 б. С 4 – 10.
220. Мариев А.Н. К материалам по орнитофауне национального парка «Югыд ва» (Приполярный Урал) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Предуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1997. С. 102 – 103.
221. Мартынов А.С. Некоторые данные о гусях Красноярского края // Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц. М. 1984. С. 48 – 49.
222. Материалы отчетов Красноярского краевого туристического клуба. 1959 – 2009.
223. Материалы отчетов Норильского городского туристического клуба. 1968 – 2007.
224. Матюшкин Е.Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 9. 1976. С. 1277 – 1291.
225. Мельников В.Л. Млекопитающие и птицы гор Путорана // Науч.-техн. бюл. НИИ СХ Крайнего Севера. М. Вып. 17. 1978. С. 8 – 10.
226. Мечникова С.А. Хищные птицы Южного Ямала: особенности размножения и динамика численности. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 2009. 19 с.

227. Мечникова С.А., Леонов А.П., Лузан П.И. Данные о гнездовании беркута, полевого луня и обыкновенной пустельги в бассейне реки Щучьей (Южный Ямал) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1995. С. 53 – 54.
228. Миддендорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 1, СПб., 1860; ч. 2, СПб., 1869-1877. 259 с.
229. Мичурин Л.Н., Мироненко О.Н. О птицах центральной части гор Путорана // Тр. НИИСХ Крайнего Севера. Красноярск. Т. 15. 1968. С. 203 – 206.
230. Михайлов К.Е., Коблик Е.А., Шибнев Ю.Б. К авифауне горных ландшафтов Центрального Сихотэ-Алиня // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск № 8. 1997. С.3–7.
231. Михайлов К.Е., Шибнев Ю.Б., Коблик Е.А. Гнездящиеся птицы бассейна Бикина (аннотированный список видов) // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск № 46. 1998. С.3–19.
232. Михель Н.М. Материалы по орнитофауне Индигирского края // Тр.Аркт.Института, Т. XXXI (биология). Ленинград. 1935. 101 с.
233. Михеев А.В. Послегнездовые кочевки птиц и их причины // Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига. 1961. С. 263 – 266.
234. Михеев А.В. Роль факторов среды в формировании сезонных миграций птиц Восточной Палеарктики // Материалы по фауне и экологии животных. Учен. зап. МГПИ им.Ленина. М. 1964. С. 3 – 278.
235. Морозов В.В. Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. 1984. С. 30 – 40.
236. Морозов В.В. Новые данные по фауне и распространению птиц на востоке Большеземельской тундры // Орнитология. Вып. 22. 1987. С. 134 – 147.
237. Морозов В.В. Птицы западного макросклона Полярного Урала / Распространение и фауна птиц Урала. Свердловск: УрО АН СССР. 1989. С. 69 – 72.
238. Морозов В.В. Фаунистические находки на западном макросклоне Полярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1995. С. 56 – 59.
239. Морозов В.В. Новые фаунистические находки на востоке Большеземельской тундры и Полярном Урале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 2002. С. 60 – 63.
240. Морозов В.В. К орнитофауне Полярного Урала // Русский орнитологический журнал. Экспресс-вып. Т. X11, № 212. 2003. С. 143 – 169.
241. Морозов В.В., Сыроечковский Е.Е.-мл. Пискулька на рубеже тысячелетий. Казарка, № 8. 2002. С. 233 – 276.
242. Назаренко А.А. Летняя орнитофауна высокогорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // Экология и фауна птиц юга Дальнего Востока. Владивосток. 1971. С. 99 – 126.
243. Назаренко А.А. О птицах высокогорий Сихотэ-Алиня // Биология птиц юга Дальнего Востока СССР. Владивосток. 1979. С. 3 – 15.
244. Назаренко А.А. Орнитофауна высокогорий юга Дальнего Востока. Особенности ее состава и истории // Птицы Сибири. Горно-Алтайск. 1983. С. 86 – 88.
245. Назаренко А.А. О птицах окрестностей пос. Экимчан, крайний восток Амурской области, 1981-1983 гг. // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1984. С. 28 – 33.
246. Назаренко А.А. Орнитофаунистический обмен между южной и северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 1. 1990. С. 89 – 106.
247. Назаренко А.А. Фаунистические циклы: вымирание – расселение – вымирание... Новейшая история дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики. Дисс. ... док. биол. наук. Владивосток. 1992. 50 с.
248. Наумов С.П., Лабутин Ю.В. Материалы по авифауне Верхоянской складчатой страны. 1. Состав и некоторые особенности распространения видов авифауны Западного Верхоянья // Бюл. МОИП, отделение биол., Т.6 (6). Москва, 1961, С. 116 – 125.
249. Наумов Р.Д. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края. Дисс. ... канд. биол. наук. М. 1964. 19 с.
250. Наумов Н.П. Этологическая структура популяций наземных позвоночных // Поведение животных: Экологические и эволюционные аспекты. М. 1972. С. 37 – 39.
251. Национальная стратегия и план действий по сохранению биоразнообразия России. Информационные ресурсы (сайт: http://www.sci.aha.ru/biodiv/npd/ind1.htm).
252. Нейштадт М.И. История растительного покрова СССР в голоцене по данным пыльцевого анализа // Вопросы ботаники. Т. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. С. 577 – 590.
253. Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М. 1957. 404 с.
254. Николаев В.А. Ландшафтоведение. М.: МГУ. 2000. 94 с.

255. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Наука. 1953. 353 с.
256. Норин Б.Н. Общая характеристика растительности // Горные фитоценологические системы Субарктики. Л.: Наука. 1986. С. 164 – 168.
257. Норин Б.Н. и др. Структура горных фитоценотических систем Субарктики. СПб.: Наука. 1995. 200 с.
258. Норин Б.Н., Китсинг Л.И. Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана // Бот. журн. Т. 67. № 1. 1982. С. 15 – 25.
259. Павлов Б.М., Александрова А.С., Шелковникова Т.А. Природные комплексы и их охрана // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана / Сб. науч. трудов ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск. 1988. С. 102 – 117.
260. Панфилов Д.В. О строении и динамике ареала вида животных // Вопросы географии. Вып. 48. 1960. С. 90 – 102.
261. Панов Е.Н. Колониальное гнездование у птиц: общий обзор // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев. 1983. С. 7 – 37.
262. Пармузин Ю.П. Горы Путорана (заметки в результате посещения в 1954 г.) // Вопросы физ. географии СССР. М.: Изд-во МГУ. 1959 а. С. 39 – 79.
263. Пармузин Ю.П. Инверсия лесной растительности в горах Путорана // Бот. журн., т. 44. № 9. 1959 б. С. 1303 – 1307.
264. Пармузин Ю.П. Средняя Сибирь. М.: Наука. 1964. 310 с.
265. Пармузин Ю.П. Ландшафтное районирование лесотундр и северных редколесий Заенисейских территорий // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л.: Наука. 1967. С. 20 – 28.
266. Пармузин Ю.П. Ландшафтные исследования гор Путорана в палеогеографических целях // Методы географич. исследований. М.: Географгиз. 1969. С. 304 – 315.
267. Пармузин Ю.П. Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин // Путоранская озерная провинция. Новосибирск. 1975. С. 64 – 97.
268. Пармузин Ю.П. Основные особенности массо- и энергообмена в озерных котловинах путоранской провинции Субарктики // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск. 1976. С. 4 – 10.
269. Пармузин Ю.П. Тундролесье СССР. М.: Мысль. 1979. 295 с.
270. Пармузин Ю.П. Геологическое строение и история плато Путорана. // История больших озёр центральной Субарктики. Новосибирск: Наука. 1981. С. 4 – 8.
271. Пармурзин Ю.П., Карпов Г.В. Словарь по физической географии. Учебное издание. М.: Просвещение. 1994. 367 с.
272. Пармузин Ю.П., Сиделев Г.Н. К типологии горных озер тундролесий Субарктики (на примере Путоранской озерной провинции) // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 1973. С. 39 – 40.
273. Пасхальный С.П., Балахонов В.С. Новые и редкие виды птиц Полярного Урала и Нижнего Приобья // Распространение и фауна птиц Урала. Свердловск. 1989. С. 81 – 84.
274. Пасхальный С.П., Синицын В.В. Новые сведения о редких и малоизученных птицах Нижнего Приобья и Полярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Свердловск. 1997. С. 119 – 120.
275. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.
276. Петров С.Ю., Рудковский В.П. Летняя орнитофауна приенисейской части Западного Саяна // Орнитология. Вып. 20. 1985. С. 76 – 83
277. Петроченко Ю.Н. Обзор обследованных участков конкретных флор Путорана. // Флора Путорана. Новосибирск. 1976. С. 32 – 39.
278. Поздняков В.И. Биотопическое распределение птиц в Центральной Якутии в ранневесенний период // БЮЛ. НТИ: Биол. проблемы Севера. Якутск. 1976. С. 19 – 22.
279. Поздняков В.И., Гермогенов Н.И. Новые данные о гнездовании сибирского пепельного улита // Изучение куликов Восточной Европы и Северной Азии на рубеже столетий. Материалы IV и V совещаний по вопросам изучения и охраны куликов. М. 2002. С. 153 – 154.
280. Покровская И.В. Географическая изменчивость летнего населения птиц северотаежных редкостойных лесов Западной Сибири // Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. 1990. С. 112 – 130.
281. Портенко Л.А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1937. 254 с.
282. Портенко Л.А. Очерк фауны птиц Корякского нагорья // Проблемы орнитологии. Львов: Изд-во Львовск. ун-та. 1964. С. 57 – 66.

283. Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л.: Наука. 1972. Ч. 1. 424 с.
284. Портенко Л.А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Л.: Наука. 1973. Ч. 2. 324 с.
285. Поспелов И.Н. Орнитофауна северо-западной окраины Анабарского плато // Исследование природы Таймыра. Вып. 5. Красноярск. Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН. 2006. С.149 – 170.
286. Поспелов И.Н. Орнитофауна западной части Анабарского плато // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М. 2007. С. 114 – 153.
287. Поспелов И.Н., Гаврилов А.А. Птицы // Наземные позвоночные Таймырского заповедника (Млекопитающие, птицы). Серия «Флора и фауна заповедников». Вып. 97. М. 2001. С.5 – 39.
288. Потапов Р.Л. Птицы Памира // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.39. 1966. 119 с.
289. Потапов Р.Л. 1987. Каменный глухарь // Птицы СССР. Курообразные. Журавлеобразные. Л.: Наука. С.186 – 196.
290. Прокофьев С.М. Численность и распределение птиц бассейна реки Большие Уры (Саяно-Шушенский биосферный заповедник) // Матер. по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии / ИЭМЭЖ АН СССР. 1988. С. 78 – 100.
291. Пузаченко Ю.Г. Население птиц северной тайги Эвенкии // Орнитология. Вып. 9. 1968. С. 370 – 371.
292. Работнов Т.А. Растительность «наледей» (по наблюдениям в Тимптонском районе Якутской АССР) // Изв. Гос. геогр. об-ва. т.69, № 3. 1937. С. 47 – 58.
293. Равкин Е.С., Глейх И.И. Материалы к сравнительной характеристике населения птиц антропогенных участков приенисейской тундры // Влияние антропогенных факторов на природу тундр. М. 1981. С. 66 – 75.
294. Равкин Е.С., Бышнев И.И., Кочанов С.К. и др. Пространственное разнообразие летнего населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин // В кн.: Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. 2001. С. 212 – 236.
295. Равкин Е.С., Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г. и др. Классификация летнего населения птиц равнин Северной Евразии // Сиб. экол. журн. Т. 8. № 6. 2001. С. 741 – 766.
296. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии: Численность, распределение и пространственная организация сообществ. Новосибирск: Наука. 2005. 303 с.
297. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск. 1967. С. 66 – 75.
298. Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск: Наука. 1973. 375 с.
299. Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск: Наука. 1984. 262 с.
300. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Колосова Е.Н. и др. Видовое разнообразие птиц Западно-Сибирской равнины и общие особенности их летнего распределения // Сиб. экол. журнал. Т.1, №6. 1994. С. 521 – 535.
301. Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г., Юдкин В.А. и др. Пространственно-типологическая структура и организация летнего населения птиц Западно-Сибирской равнины // Сиб. экол. жур. Т.1, №4. 1994. С. 303 – 320.
302. Равкин Ю.С., Равкин Е.С., Вартапетов Л.Г. и др. Классификация летнего населения птиц равнин Евразии // Сиб. экол. журн. № 6. 2001. С. 741 – 766.
303. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981. 231 с.
304. Раковская Э.М., Давыдова М.И. Физическая география России. Часть 1-2. М.: Владос, 2001.
305. Раковская Э.М. Атлас с комплектом контурных карт. Физическая география России. 8-й класс // М.: ООО «АСТ-пресс школа». 2013. с. 6 – 7.
306. Рогачева Э.В. Енисейская зоогеографическая граница Палеарктики: современные аспекты проблемы // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука. 1987. С. 9 – 18.
307. Рогачева Э.В. Птицы Средней Сибири. Распространение, численность, зоогеография. М.: Наука. 1988. 309 с.
308. Рогачева Э.В., Вахрушев А.А. Фауна и население птиц Енисейской северной тайги // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука. 1983. С. 47 – 105.
309. Рогачева Э.В., Равкин Ю.С., Сыроечковский Е.Е. и др. Фауна и население птиц енисейской лесотундры // Животный мир енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М.: Наука. 1983. С. 14 – 17.
310. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А. Орнитофауна северных пределов тайги Енисейской Сибири (бассейн р. Турухан) // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука. 1987. С. 53 – 77.
311. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И. Птицы Центрально-Сибирского биосферного заповедника // Охрана и рациональное использование фауны и экосистем Енисейского Севера. ИЭМЭЖ АН СССР. 1988. С. 42 – 97.

312. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И. Птицы Центрально-сибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы // Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги. ИЭМЭЖ СССР. 1991. С. 32 – 153.
313. Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Черников О.А. Птицы Эвенкии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 754 с.
314. Романов А.А. Роль речных долин в формировании авифауны тундры и лесотундры // Сборник науч. трудов ВНИИ природа. М., 1988. С. 113 – 118.
315. Романов А.А. Население птиц юго-восточного побережья Чешской губы // Сборник науч. трудов ВНИИ природа. М., 1989 а. С. 157 – 162.
316. Романов А.А. Зональные и интразональные группировки птиц в тундре // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Сыктывкар. 1989 б. С.156 – 157.
317. Романов А.А. К распространению некоторых видов птиц на плато Путорана // Орнитология. Вып. 25. 1991 а. С. 174 – 175.
318. Романов А.А. О залетах некоторых видов птиц на остров Вайгач и Югорский полуостров // Орнитология. Вып. 25. 1991 б. С. 174.
319. Романов А.А. Редкие и малоизученные птицы плато Путорана // Орнитологические проблемы Сибири. Барнаул. 1991 в. С. 130 – 132.
320. Романов А.А. Птицы плато Путорана. М.: тип. Россельхозакадемии. 1996. 297 с.
321. Романов А.А. Анализ орнитофауны гольцового и подгольцового поясов плато Путорана // Заповедное дело. Научно-методические записки по заповедному делу; Вып. 2. М. 1997. С. 33 – 52.
322. Романов А.А. Редкие виды птиц плато Путорана // Вопросы сохранения ресурсов малоизученных редких животных Севера. Материалы к Красной книге. М. 1998 а. С. 67 – 71.
323. Романов А.А. Птицы плато Путорана (Южный Таймыр) // Природное и культурное наследие Арктики: изучение и сохранение. М. 1998 б. С. 78 – 79.
324. Романов А.А. Результаты орнитологических исследований на западе плато Путорана в 1999 г. // В кн.: Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. 2001 а. С. 529 – 531.
325. Романов А.А. Особенности осеннего пролёта воробьинообразных в южных районах плато Путорана // В кн.: Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань. 2001 б. С. 528 – 529.
326. Романов А.А. Пискулька на плато Путорана // Казарка, № 7. 2001 в. С. 105 – 115.
327. Романов А.А. Орнитофауна котловин озёр Накомякен и Собачье (плато Путорана) // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М. Тип. Россельхозакадемии. 2002. С. 353 – 371.
328. Романов А.А. Орнитофауна озёрных котловин запада плато Путорана. М. 2003 а. 144 с.
329. Романов А.А. Лебедь-кликун (Cygnus cygnus) на плато Путорана // Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных Северной Евразии. / Сб. тезисов докладов международного симпозиума. Петрозаводск. 2003 б. С. 131 – 132.
330. Романов А.А. Орнитофауна юго-западных районов Путоранского заповедника. // Научно-методические записки комиссии по биоразнообразию (секция заповедного дела) РАН; Вып. 11. М. 2003 в. С. 5 – 33.
331. Романов А.А. Список птиц Путоранского заповедника // Корнеева Т.М., Стишов М.С. Птицы заповедников России / Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях. М. 2003 г. С. 100 – 207.
332. Романов А.А. Новые находки мест гнездования пискульки на юго-западе плато Путорана // Казарка, № 9. 2004 а. С. 139 – 153.
333. Романов А.А. Аннотированный список видов птиц плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. 2004 б. С. 113 – 299.
334. Романов А.А. Введение // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. 2004 в. С. 9 – 17.
335. Романов А.А. Физико-географическая характеристика плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. 2004 г. С. 18 – 28.
336. Романов А.А. История исследования орнитофауны плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. 2004 д. С. 92 – 95.
337. Романов А.А. Общие особенности орнитофауны плато Путорана // Фауна позвоночных животных плато Путорана. М. 2004 е. С. 96 – 112.

338. Романов А.А. Результаты и перспективы по изучению и сохранению пискульки на плато Путорана // тезисы докладов Сибирской зоологической конференции. Новосибирск. 2004 ж. С. 178 – 179.
339. Романов А.А. Актуальные направления исследований, охраны и рационального использования некоторых видов животных плато Путорана // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М. 2005 а, С. 300 – 303.
340. Романов А.А. Гусеобразные (Anseriformess) горных районов северо-запада Эвенкии // Гусеобразные птицы Северной Евразии (Тезисы докладов третьего международного симпозиума 6-10 октября 2005 г.). СПб. 2005 б. С. 223 – 225.
341. Романов А.А. Плато Путорана – важнейший регион сохранения разнообразия птиц Средней Сибири // Материалы XII орнитологической конференции. Ставрополь. 2006 а. С. 217.
342. Романов А.А. Видовой состав, численность и ландшафтно-биотопическое размещение птиц в бассейне р. Северной // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сборник научных трудов. М. 2006 б. С. 9 – 70.
343. Романов А.А. Фауна и население птиц центральной части котловины оз.Кета // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сборник научных трудов. М. 2006 в. С. 71 – 102.
344. Романов А.А. Наблюдения за весенним пролетом птиц в котловинах озер Агата Верхняя и Кета // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сборник научных трудов. М. 2006 г. С. 103 – 121.
345. Романов А.А. Список видов птиц плато Путорана // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сборник научных трудов. М. 2006 д. С. 256 – 263.
346. Романов А.А Фауна и население гусеобразных (Anseriformes) бассейна р.Северная // Сборник трудов НИИ Сельского Хозяйства Крайнего Севера. Новосибирск. 2007 а. С. 51 – 64.
347. Романов А.А. О встречах некоторых видов птиц в западных предгорьях плато Путорана // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М. 2007 б. С. 297.
348. Романов А.А. Особенности гнездования и миграций пискулек (Anser erythropus), образующих путоранскую территориальную группировку // Вопросы природопользования на Крайнем Севере: Сборник научных трудов / ГУАП. СПб. 2008 а. С. 61 – 73.
349. Романов А.А. Сибирский пепельный улит (Heteroscelus brevipes) на плато Путорана // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 113. Вып. 3. М. 2008 б. С. 12 – 17.
350. Романов А.А. Экология и территориальные связи пискулек (Anser erythropus), гнездящихся на плато Путорана, Средняя Сибирь // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 114. Вып. 3. М. 2009 а. С. 3 – 10.
351. Романов А.А. Распространение синехвостки (Tarsiger cyanurus) на севере Средней Сибири // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 114. Вып. 1. 2009 б. С. 22 – 25.
352. Романов А.А. Распространение и динамика численности соколообразных плато Путорана (Средняя Сибирь) // Алтайский зоологический журнал. Вып. 4. Барнаул. 2009 в. С. 52 – 57.
353. Романов А.А. Экологические связи птиц с ледниковыми ландшафтами гольцов плато Путорана // Тезисы докл. IV Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ. 2009 г. С. 178 – 181.
354. Романов А.А. Речные наледи как фактор формирования авифауны горной Субарктики // Тезисы докл. IV Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ. 2009 д. С. 181 – 184.
355. Романов А.А. Связи птиц с ледниковыми ландшафтами гольцов плато Путорана (Средняя Сибирь) // Вестник Московского государственного областного университета, серия «Естественные науки», № 3. 2010 а. С. 122 – 127.
356. Романов А.А. Речные наледи и авифауна горной Субарктики (плато Путорана, Средняя Сибирь) // Вестник Московского государственного областного университета, серия «Естественные науки», № 4. 2010 б. С. 35 – 41.
357. Романов А.А. Равнинные виды в авифауне гор Азиатской Субарктики // VI выпуск Межвузовского сборника научных трудов «Фауна и экология животных Сибири». Красноярск. 2010 в. С. 239 – 250.
358. Романов А.А. Закономерности формирования и динамики авифауны гор Азиатской Субарктики: Авт. дис... докт. биол. наук. М. 2010 г. 50 с.
359. Романов А.А. Высотно-ландшафтная дифференциация авифауны гор Азиатской Субарктики // Журнал «Научное мнение». № 1. Санкт-Петербург. Книжный Дом. 2011 а. С. 58 – 73.
360. Романов А.А. Авифауна гольцового пояса гор Азиатской Субарктики // Труды ИСиЭЖ СО РАН «Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций». М. 2011 б. С. 29 – 51.

361. Романов А.А. Авифауна подгольцового пояса гор азиатской Субарктики // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 150. Вып. 3. М. 2012 а. С. 28 – 45.
362. Романов А.А. Пространственно-временная неоднородность населения птиц гор Азиатской Субарктики // Тезисы докл. V Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ. 2012 б. С. 23 – 25.
363. Романов А.А. Экологические особенности фауны птиц подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики // Тезисы докл. V Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ. 2012 в. С. 26 – 28.
364. Романов А.А. Фауна птиц лесного пояса гор Азиатской Субарктики // Тезисы докл. V Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии». Улан-Удэ. 2012 г. С. 29 – 31.
365. Романов А.А. Общие закономерности формирования авифауны гор Азиатской Субарктики // Тезисы докл. IV Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты». Сухум. 2012 д. С. 54 – 55.
366. Романов А.А. Изменения высотного распределения птиц в горах Азиатской Субарктики, сопряженные с географической широтой и долготой // Тезисы докл. IV Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты». Сухум. 2012 е. С. 56 – 57.
367. Романов А.А. Географические аспекты фаунистического разнообразия птиц в горах Азиатской Субарктики // Вестник Московского университета. Сер. 5. География, № 1. М. 2013 а. С. 61 – 67.
368. Романов А.А. Фауна птиц и млекопитающих плато Путорана // Материалы Московского городского отделения Русского Географического общества. Биогеография. Вып. 17. М.: РАСХН, 2013 б. С. 180 – 188
369. Романов А.А., Морозов В.В. К экологии овсянки-крошки на плато Путорана // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 98. Вып. 4. 1993. С. 28 – 33.
370. Романов А.А., Карпов В.Н. К характеристике послегнездового периода жизни воробьинообразных на плато Путорана // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М. Тип. Россельхозакадемии. 2002. С. 372 – 379.
371. Романов А.А., Поспелов И.Н. Внутриконтинентальные пространственные связи пискулек (Anser erythropus) горно-субарктических регионов Центральной Палеарктики // Экология. № 1. Екатеринбург. 2010. С. 66 – 69.
372. Романов А.А., Голубев С.В. Орнитологические находки в бассейне р.Котуй // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М. 2007. С. 298 – 299.
373. Романов А.А., Голубев С.В. Песочник-красношейка на плато Путорана, Средняя Сибирь // Бюл. МОИП, отделение биол. Т.116. Вып. 5. М. 2011 а. С. 16 – 20.
374. Романов А.А., Голубев С.В. Гнездовая находка песочника-красношейки на севере плато Путорана // Информационные материалы рабочей группы по куликам. № 24. М. 2011 б. С.75 – 76.
375. Романов А.А., Рупасов С.В. 2004. О находке лугового луня Circus pygargus в окрестностях Норильска // Рус. орнитол. ж. Экспресс-вып. № 258. 2004 а, т.13. С. 353 – 354.
376. Романов А.А., Рупасов С.В. 2004. Хищные птицы юго-западной части плато Путорана // Рус. орнитол. ж. Экспресс-вып. № 257. 2004 б. т. 13. С. 304 – 308.
377. Романов А.А., Рупасов С.В. Врановые птицы западной части плато Путорана // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. М.-Ставрополь. 2007. С. 86 – 87.
378. Романов А.А., Рупасов С.В. Орлан-белохвост (Haliaeetus albicilla) на севере Средней Сибири // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 114. Вып. 4. М. 2009. С. 44 – 49.
379. Романов А.А., Кокорев Я.И., Емельянов В.И. Белоклювая гагара. // Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Красноярск. Изд-во Сибирского федерального университета. 2011. С. 48.
380. Романов А.А., Емельянов В.И., Кокорев Я.И. Пискулька. // Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Красноярск. Изд-во Сибирского федерального университета. 2011. С. 59.
381. Романов А.А., Рупасов С.В., Журавлев Е.А., Голубев С.В. Птицы бассейна р. Курейки // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М. 2007. С. 7 – 70.
382. Румянцев В.И. Ландшафтные различия озёрных котловин южной, центральной и северо-восточной частей гор Путорана // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Новосибирск. 1976. С. 163 – 175.

383. Рупасов С.В., Журавлев Е.А. Орнитофауна долины р. Микчангда и прилегающих территорий // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана. Сборник научных трудов. М. 2006. С. 122 – 154.
384. Рыжановский В.Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 1997. 288 с.
385. Рыжановский В.Н. Птицы долины р. Соби и прилегающих районов Полярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1998. С. 148 – 158.
386. Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., Шутов С.В. Плотность гнездования птиц на среднем Ямале // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск. 1978. С. 92 – 95.
387. Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург. 1993. 296 с.
388. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. (Справочник-определитель). Екатеринбург. 2001. 608 с.
389. Рябицев В.К., Тарасов В.В. Заметки к фауне птиц Полярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 1997. С. 126 – 127.
390. Рябицев В.К., Бачурин Г.Н., Шутов С.В. К распространению птиц на западном склоне Приполярного Урала // Учен. зап. Уральского ун-та. Свердловск, 1980. Вып. 31. С. 54 – 59.
391. Савина Л.Н. Таежные леса Северной Азии в голоцене. Новосибирск: Наука. 1986. 190 с.
392. Сазонов С.В. Исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования орнитофауны тайги Восточной Феноскандии. Авт. дис... докт. биол. наук. Петрозаводск. 2003. 53 с.
393. Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Изд. МГУ. 1990.
394. Селиванова Н.П. Зимний аспект орнитофауны Приполярного Урала // Биота горных территорий: история и современное состояние. Екатеринбург. 2002 а. С. 193 – 195.
395. Селиванова Н.П. Современное состояние и распределение птиц в высотных поясах Приполярного Урала // Вестник Института биологии Коми фил. РАН. № 7. Сыктывкар. 2002 б. С. 10 – 13.
396. Селиванова Н.П. Особенности фауны и структуры населения в горах Приполярного Урала // Материалы межд. конф. Горно-Алтайск. 2008. С. 180 – 185.
397. Селиванова Н.П., Естафьев А.А. Сезонные изменения фауны птиц Приполярного Урала // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. междунар. конф. Оренбург. 2001. С. 307 – 308.
398. Селиванова Н.П., Естафьев А.А. К фауне птиц Приполярного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 2003. С. 163 – 164.
399. Селиванова Н.П., Естафьев А.А. Особенности структуры населения птиц Приполярного Урала. // Вестник Института биологии Коми фил. РАН. № 6. Сыктывкар. 2004. С. 12 – 14.
400. Симкин Г.Н. Парциальный анализ экологии животных и принцип модальных групп. // 7-я Всесоюзная зоогеографическая конференция. М. 1979. С. 314 – 317.
401. Соколов А.А. Встреча вальдшнепа на Полярном Урале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург. 2000. С. 177 – 178.
402. Соколов Г.А., Петров С.Ю., Балагура Н.П., Стахеев В.А., Завацкий Б.П. Характеристика фаунистического состава и экологии некоторых фоновых видов млекопитающих и птиц // Саяно-Шушенский гос. заповедник. Красноярск. 1983. С. 30 – 54.
403. Соловьев М.Ю., Головнюк В.В., Рахимбердиев Э.Н., Томкович П.С. Условия гнездования и численность птиц на юго-восточном Таймыре в 2003 г. // Летопись природы Государственного природного биосферного заповедника «Таймырский», кн.19, Хатанга, 2003. 123 с.
404. Соломина О.Н. Горное оледенение Северной Евразии в голоцене. М: Научный мир. 1999. 272 с.
405. Соломонов Н.Г., Охлопков И.М., Винокуров Н.Н., Борисов З.З. Николин Е.Г. Биологическое разнообразие горных экосистем Центрального Верхоянья // Сибирский экологический журнал. № 5. Новосибирск. 2002. С. 589 – 595.
406. Средняя Сибирь / Очерк природы. М. 1964. 310 с.
407. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 1990. 728 с.
408. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М: Наука. 2003. 727 с.
409. Стишов М.С. Биотопическое распределение и широтно-ландшафтные группы птиц острова Врангеля // Зоол. журн. Т.64. № 5. 1985. С. 722 – 729.

410. Стишов М.С. Эколого-географическая классификация и пространственно-типологическая структура птичьего населения острова Врангеля // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука. 1989. С. 187 – 212.
411. Стишов М.С., Чернов Ю.И., Вронский Н.В. Фауна и население птиц подзоны арктических тундр // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука. 1989. С. 5 – 38.
412. Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В. Птицы острова Врангеля. Новосибирск: Наука, Сибирское Отделение. 1991. 253 с.
413. Страутман Ф.И. Птицы Советских Карпат. Киев. АН СССР. 1954. 332 с.
414. Сузюмова Г.Н. Климат в погодах Крайнего Севера СССР (Арктики, тундры, лесотундры) // Материалы метеорологических исследований. М. 1976. С. 8 – 17.
415. Сушкин П.П. Птицы Минусинского края, Западного Саяна и Урянхайской земли // Материалы к познанию фауны и флоры Рос. империи. Отд. зоол. М., Вып. 13. 1914. С. 1 – 551.
416. Сушкин П.П. Облик фауны Восточной Сибири и связанные с ним проблемы истории Земли // Природа. № 4/6. 1921. С. 6 – 23.
417. Сушкин П.П. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей Нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 34. 1925. С. 7 – 86.
418. Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая и прилежащих частей Северо-Западной Монголии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1938. Т.1. 342 с. Т. 2. 435 с.
419. Сыроечковский Е.Е. К орнитофауне гор Путорана. // Матер. III Всесоюз. орнитол. конф. Кн. 2. Киев, 1962.
420. Сыроечковский Е.Е. Биологические ресурсы Енисейского Севера. Красноярск. 1965. 152 с.
421. Сыроечковский Е.Е. К орнитофауне гор Путорана и прилегающей лесотундры // Новости орнитологии: Матер. IV всесоюз. орнитол. конф. Алма-Ата, 1965.
422. Сыроечковский Е.Е. Птицы Хантайского озера и прилегающих гор Путорана (Средняя Сибирь) // Уч. записки Красноярск. пед. ин-та. Т. 20, вып. 2. Красноярск. 1961. С. 89 – 119.
423. Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Животный мир Красноярского края. Красноярск. 1980. 359 с.
424. Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. Предисловие. О некоторых итогах и задачах изучения фауны и экологии животных Средней Сибири // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука. 1987. С. 3 – 8.
425. Сыроечковский Е.Е.-мл., Волков С.В., Цоклер К., Стенсмюр М., Турахов С.Н. Птицы дельты Яны и прилежащих территорий // Отчет совместной экспедиции Международного центра по развитию территорий республики Саха (Якутия) и Арктической Экспедиции ИПЭЭ РАН. 1996. 159 с.
426. Тертицкий Г.М. Пространственная неоднородность населения птиц Тазовской лесотундры / Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. 1990. С. 143 – 157.
427. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 1977. 301 с.
428. Ткаченко М.И. Путевой дневник Верхоянского Зоологического отряда Якутской экспедиции Академии Наук СССР в 1927 г. // Труды Совета по изучению производительных сил. 1932. вып. 5.
429. Ткаченко М.И. Птицы реки Нижней Тунгуски // Изв. Иркут. науч. Музея. Т. 2 (57). 1937. С. 152 – 162.
430. Толстихин О.Н. О влиянии новейшей тектоники на формирование и распределение наледей в Северо-Восточной Якутии // Геология и геофизика. №9. 1965. С. 68 – 73.
431. Толстихин О.Н. О некоторых линейных зонах формирования наледей на территории Северо-Восточной Якутии // Материалы VIII Всес. межвед. совещ. по геокриологии. Вып.3. Якутск. 1966. С. 13 – 17.
432. Томкович П.С. К биологии длиннопалого песочника // Орнитология. Вып. 15. 1980. С. 104 – 110.
433. Томкович П.С. Птицы острова Греэм-Белл, Земля Франца-Иосифа // Орнитология. М. Изд-во МГУ. 1984 а. Вып. 19. С. 13 – 21.
434. Томкович П.С. Адаптивные черты социальной организации тундровых птиц на примере куликов // Адаптация организмов к условиям Крайнего Севера. Тезисы докл. Всесоюзн. совещания. Таллин. 1984 б. С. 173 – 177.
435. Томкович П.С. Азиатский бекасовидный веретенник // Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т.1. М.: Лесная промышленность. 1984 в. С. 150 – 153.
436. Томкович П.С. Биология размножения большого песочника (Calidris tenuirostris) // Бюл. МОИП, отделение биол. Т. 106. Вып. 4. 2001. С. 13 – 22.
437. Томкович П.С. Гнездовой консерватизм, моногамия и забота о потомстве у большого песочника // Изучение куликов Восточной Европы и Северной Азии на рубеже столетий. М. 2002. С. 63 – 66.

438. Томкович П.С., Сорокин А.Г. Фауна птиц Восточной Чукотки // Распространение и систематика птиц. Исследования по фауне Советского Союза – Труды Зоологического музея МГУ. Т. 21. М.: МГУ. 1983. С. 77–159.
439. Томкович П.С., Соловьев М.Ю. Новые находки куликов на Чукотке // Зоологический журнал. Т. 67. № 11. 1988. С. 1756–1757.
440. Томская А.И. Климат позднеледниковья и голоцена Якутии (по палинологическим данным) // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука.1989. С. 109 – 116.
441. Тугаринов Ф.Я., Смирнов Н.А., Иванова А.И. Птицы и млекопитающие Якутии. Л. 1934. 134 с.
443. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980.
442. Успенский С.М. Широтная зональность авифауны Арктики // Орнитология. Вып. 3. 1960. С. 53 – 56.
444. Успенский С.М. Материалы по фауне птиц севера Анабарских тундр // Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 9. М. 1965. С. 63 – 97.
445. Успенский С.М. Жизнь в высоких широтах на примере птиц. М.: Мысль. 1969. 463 с.
446. Успенский С.М., Беме Р.Л., Приклонский С.Г., Вехов В.Н. Птицы северо-востока Якутии // Орнитология. Вып. 4. 1962. С.49 – 67.
447. Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Неворобьиные. Т. 1. Ч. 1. СПб., 1995. 320 с.
448. Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Неворобьиные. Т. 1. Ч. 2. СПб., 1999. 290 с.
449. Флинт В.Е. Региональные очерки истории изучения фауны птиц СССР. Якутия // Птицы СССР. М.: Наука. 1982. С.166 – 172.
450. Флинт В.Е., Кищинский А.А., Томкович П.С. К биологии размножения большого песочника // Новое в изучении биологии и распространении куликов. Матер. Второго Совещ. по фауне и экологии куликов. М.: Наука. 1980. С. 176–178.
451. Флинт В.Е., Курочкин Е.Н. Орнитология на рубеже веков // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань. 2001. С. 7 – 21.
452. Флинт В.Е., Томкович П.С., Кищинский А.А. Новые данные по распространению и биологии размножения песочника-красношейки // Новое в изучении биологии и распространении куликов. Матер. Второго Совещ. по фауне и экологии куликов. М.: Наука. 1980. С. 178–180.
453. Фотиев С.М. К вопросу о роли наледей в формировании морфологии наледных участков речных долин // Геокриологические условия Западной Сибири, Якутии и Чукотки. М.: Наука. 1962. С. 38 – 41.
454. Харитонов С.П. Компьютерная программа «Карта колонии» colonmap.exe. 1999.
455. Харитонов С.П. Пространственно-этологическая структура колоний околоводных птиц. Авт. дис... докт. биол. наук. М. 2006. 50 с.
456. Харитонов С.П., Егорова Н.А., Коркина С.А. Птицы и млекопитающие долины реки Агапа, Центральный Таймыр // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. М. 2007. С. 91 – 113.
457. Харитонов С.П., Новак Д.Е., Новак А.И., Егорова Н.А., Коркина С.А., Осипов Д.В., Натальская О.В. Гнездование белолобых гусей и гуменников возле белых сов, сапсанов и зимняков на Таймыре // Известия РАН. Серия биологическая. № 6. М. 2009. С. 755 – 759.
458. Харук В.И., Им С.Т., Рэнсон К.Д., Наурзбаев М.М. Экспансия лиственницы в тундру по данным космосъемки // ДАН. Т.398, №3. 2004. С. 404 – 408.
459. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука. 1977. 198 с.
460. Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М.: Наука. 1985. 398 с.
461. Цыбулин С.М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск: Наука. 1999. 519 с.
462. Цыбулин С.М. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск: Наука. 2009. 234 с.
463. Чернов Ю.И. Понятие «животное население» и принципы геозоологических исследований // Журнал общей биологии. Т.32. № 4. 1971. С. 425 – 438.
464. Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. 1975 а. С. 160 – 216.
465. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 1975 б. 222 с.
466. Чернов Ю.И. Животный мир Субарктики и зональные факторы среды. Авт. дис... докт. биол. наук. М.: МГУ. 1976. 52 с.
467. Чернов Ю.И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука. 1978. 167 с.
468. Чернов Ю.И. Жизнь тундры. М.: Мысль. 1980. 236 с.

469. Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. М.: Наука. 1984 а. С. 5 – 23.
470. Чернов Ю.И. Флора и фауна, растительность и животное население // Журнал общей биологии. Т.45. № 6. 1984 б. С. 732 – 748.
471. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы // Успехи современной биологии. Т. 111. вып. 4. 1991. С. 499 – 507.
472. Чернов Ю.И. Класс птиц в арктической фауне // Зоол. журн. Т. 78. № 3. 1999. С. 276 – 292.
473. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные труды. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 580 с.
474. Шапкин А.М. Распространение и экология каменного глухаря // Животный мир плато Путорана, его рациональное использование и охрана: Сб. науч. трудов / ВАСХНИЛ. Сиб. отделение. НИИСХ Крайнего Севера. Новосибирск. 1988. С. 97 – 101.
475. Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука. 1973. С. 213 – 228.
476. Шварц С.С., Данилов Н.Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Журн. общей биологии. Т. 3. № 6. 1972. С. 548 – 656.
477. Штегман Б.К. Основы орнитографического деления Палеарктики / Фауна СССР. Птицы. 1938. Т. 1, Вып. 2. М.-Л. 157 с.
478. Шумилова Л.В. О расчленении Сибири на ботанико-географические провинции // Вопросы географии Сибири, № 1. Томск, 1949. С. 157 – 198.
479. Шустов А.П., Белозоров В.Г. Охотничий промысел. Магадан. 1959. 167 с.
480. Щербаков Б.В. Орнитологические новости Западного Алтая // Мат. VI Всесоюз. орнитол. конф. М. Ч.1. 1974. С. 249 – 251.
481. Щербаков Б.В. Экологические сведения о гнездящихся птицах, новых для Западного Алтая и Казахстана // Биология птиц в Казахстане. Алма-Ата. 1978. С. 127 – 132.
482. Щербаков Б.В. Орнитологические находки в горной части Восточного Казахстана // Экологические аспекты изучения, практического использования и охраны птиц в горных экосистемах. Фрунзе. 1989. С. 113 – 115.
483. Юдин К.А. Наблюдения за распространением и биологией птиц Красноярского края // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 9. вып. 4. 1952. С. 1029 – 1060.
484. Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.-Л.: Наука. 1966. 93 с.
485. Янченко З.А. Ландшафтная структура высотных поясов в горах плато Путорана (озеро Лама) // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. М.: 2007. С. 269 – 296.
486. Яковлев Е.О. Животные средней Сибири // Труды зоологической секции Среднесибирского отд. Русского геогр. общ. 1930. Т.1. 59 с.
487. Яковлев Е.О. К границам распространения промысловых зверей и птиц в Туруханском крае // Тр. зоол. секции Среднесибирского отд. Русского геогр. общ. Вып. 1. 1930. С. 51 – 59.
488. Allerstam Th. Bird Migration. Cambridge University Press. 1990. 420 p.
489. Bailey R. H. Glacier. Planet Earth. Time-Life Books, Alexandria, Virginia, USA, 1982. 176 p.
490. Bergman G. Revier und Verhalten eines ungepaarten Bergfinkenmannchens (Fringilla montifringilla L.) // Ornis. fenn. № 29. 1952. S. 105 – 107.
491. Berndt R., Winkel W. Verfrachtungs-Experimente zur Frag der Geburtsortspragung beim Trauerschnapper (Ficedula Hypoleuca) // J. Ornithol. Bd. 120. 1979. P. 41 – 53.
492. Brewer R., Harrison K.G. The time of habitat selection by birds // Ibis. Vol. 117. № 4. 1975. P. 521 – 522.
493. Catchpole C.K. A comparative study of territory in the Reed Warbler (Acrocephalus scirpaceus) and Sedge Warbler (Acrocephalus schoenobaenus) // J. Zool. Vol. 166. 1972. P. 213 – 231.
494. Clark, P.J., Evans, F.C. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology. V. 35, № 4. 1954. P. 445 – 453.
495. Ebbinge B.S., Spaans B. How do Brent Geese (Branta b. bernicla) cope with evil? Complex relationships between predators and prey // J. Ornithol. V. 143. 2002. P. 33 – 42.
496. Elkins N. Weather and bird behaviour. T & A D Poyser. Calton. 1983. 237 pp.
497. Gabrielson I. N., Lincoln F.C. Thr birds of Alaska. Harrisburg; Wash. (D.C.). 1959. 922 p.
498. Godfrey W.E. Thr birds of Canada. Ottawa. 1966. 428 p.

499. Green G.N., Greenwood J.J.D., Lloyd C.S. 1977. The influence of snow conditions on the date of breeding of wadung birds in the north-east Greenland. J. Zool., Lond 183. 1977. P. 311 – 328.
500. Hambrey M., Alean J. Glaciers (2-nd edition). Cambridge University Press, UK, 2004. 376 p.
501. Hawkes B. The owl and the lemming // BBC Wildlife. V. 3. № 12. 1985 P. 556 – 570.
502. Hood E., Fellman J., Robert G. M. Spencer, Peter J. Hernes, Rick Edwards, David D'Amore & Durelle Scott. Glaciers as a source of ancient and labile organic matter to the marine environment // Nature. 462. 2009. P. 1044 – 1047.
503. Hopkins D.M. The paleogeography and climatic history of Beringia during late Cenozoic time // Inter-Nord. 1972. Vol. 12. P. 121 – 150/
504. Hötker H. Avifaunistical Records of the WWF Expeditions to Taimyr in the Years 1989, 1990 and 1991 // Faunistik und Naturschutz auf Taimyr, expeditionen 1989-1991. Corax 16, Sounderheft, 1995. P. 34 – 84.
505. Jaccord P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat., 1902. Vol. 38. P. 9 – 130.
506. Johansen P. Birds and mammals of Peary Land in North Greenland // Medd. Gronland. 1953. Vol. 128. № 6. 86 p.
507. Johansen H.L. Die Jenissei Faunenscheide. // Zool. Jahrb., Abt. System. Bd. 83. № 3-4, 1955. S. 237 – 247.
508. Kaufman B., Schneider D., McKay N., Ammann K., Bradley R., Briffa R., Miller G., Otto-Bliesner B., Overpeck J., Vinther B. Arctic Lakes 2k Project Members. Recent Warming Reverses Long-Term Arctic Cooling // Science. 2009. Vol. 325. no. 5945, P. 1236 – 1239.
509. Kalela O. Changes in geographic ranges in the avifauna of northern and central Europe in relation to recent changes in climate // Bird-Band. Vol. 20. 1949. P. 77 – 103.
510. Kessel B. Birds of the Seward Peninsula, Alaska. Farbanks: University of Alaska Press. 1989. 330 p.
511. Komori J. Recent expansions of glacial lakes in the Bhutan Himalayas. Quaternary International, 184. 2008. P. 177 – 186.
512. Kostin Y.O., Mooiji J.H. Influense of weather conditions and other factors on the reproductive cycle of Red-breasted Geese (Branta ruficollis) on the Taimyr Peninsula // Wildfowl. № 1. 1995. P. 45 – 54.
513. Labutin Y.V., Leonovich V.V., Veprintsev B.N. The Little Curlew Numenius minutus in Siberia. Ibis 124. 1982. p. 302 – 319.
514. Loarie S.R., Duffy P.B., Hamilton H., Asner G.P., Field C.B., Ackerly D.D. The velocity of climate change. // Nature 462, 2009. P. 1052 – 1055.
515. Lohrl H. Zur Frag des Zeitpunktes einer Pragung auf die Heimatregion beim Halsbandschnapper, Ficedula albicollis // J. Ornithol. Bd. 100. № 2. 1959. P. 132 – 140.
516. Løvenskiold H. Avifauna Svalbardensis // Norsk polarinst. skr. № 129. 1964. 460 s.
517. Lynas M. Six Degrees: Our Future on a Hotter Planet // National Geographic. 2008. 336 p.
518. Mitrovica J. X., Gomez N., Clark P. U. The Sea-Level Fingerprint of West Antarctic Collapse // Science. Vol. 323. No. 5915. 2009. P. 753 – 762.
519. Naurzbaev M.M., Hughes M.K., Vaganov E.A. Tree-ring age curves as sources of climatic information // Quaternary Research. Vol. 62 (2). 2004. P. 126 – 133.
520. Nowak E., Pavlov B. Kommentierte Artenliste der Wirbeltiere (Vertebrata) der Halbinsel Taimyr // Faunistik und Naturschutz auf Taimyr, expeditionen 1989-1991. Corax 16, Sounderheft, 1995. P. 219 – 264.
521. Parker G.R. A population peak and crush of lemmings and Snowy Owls on Southampton Island. Northwest Territories // Canad. Field-Natur. Vol. 88, № 2. 1974. P. 151 – 156.
522. Paulson D.R., Erckmann W.J. Buff-breasted sandpipers nesting association with black-bellied plovers // Condor. Vol. 87, № 3. 1985. P. 429 – 430.
523. Pleske Th. Birds of the Eurasian Tundra // Mem. Boston Soc. Natur. Hist., Vol. 6, N 3. 1928. P. 1 – 485.
524. Portenko L.A. Ornithological explorations in north-eastern Asia // Proc. XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki. 1960. P. 615 – 620.
525. Portenko L.A. Ornithogeography of the Koryak Highlands (USSR) // Proc. XIII Intern. Ornithol. Congr. Ithaka. 1963. P. 1140 – 1146.
526. Pospelov I.N. [Locality Report of Arctic Breeding Conditions] Fomich River middle reaches, Anabar plateau, Russia (71°40'N, 108°15'E) // Arctic Birds: Newsletter of International breeding conditions survey. № 6, 2004. P. 11 – 12.
527. Pospelov I.N. [Locality Report of Arctic Breeding Conditions] Kotuy River lower reaches, Russia (71°40'N, 102°33'E) // Arctic Birds: Newsletter of International breeding conditions survey. № 7, 2005 a. P. 16.
528. Pospelov, I.N. [Locality Report of Arctic Breeding Conditions] Breeding conditions report for Kotuy River middle reaches, Medvezhiya River mouth, Anabar Plateau, central Siberia, Russia // Arctic Birds: Newsletter of International breeding conditions survey. № 7, 2005 б. P. 17.

529. Post E., Forchhammer M., Bret-Harte M., Callaghan T., Christensen T., Elberling B., Fox A., Gilg O., Hik D., Høye T., Ims R., Jeppesen E., Klein D., Madsen G., McGuire A., Rysgaard S., Schindler D., Stirling I., Tamstorf M., Tyler N., Wal R., Welker J., Wookey P., Schmidt N., Aastrup P., Ecological Dynamics Across the Arctic Associated with Recent Climate Change // Science. 2009. V. 325. P. 1355–1358.
530. Prop J., Quinn J.L. Constrained by available raptor hosts and islands: density-dependent reproductive success in red-breasted geese // Oikos. V. 102. № 1. 2003. P. 571 – 580.
531. Pfeffer W. T., Harper J. T., O'Neel S. Kinematic constraints on glacier contributions to 21st-century sea level rise. // Science. V. 321. 2008. P. 1340 – 1343.
532. Quinn J. L., Prop J., Kokorev Ya., Black J. Predator protection or similar habitat selection in red-breasted goose nesting associations: extremes along a continuum. Animal Behaviour. V. 65, № 2. 2003. P. 297 – 307.
533. Ralph C.J., Mewaldt L.R. Timing of site fixation upon the wintering grounds in sparrows // Auk. Vol. 92. № 4. 1975. P. 698 – 705.
534. Rapp D. Ice Ages and Interglacials. Measurments, Interpretation and Models. Springer, UK. 2009. 263 p.
535. Rogacheva E.V., Lappo E.G., Volkov A.E., Syroechkovski E.E. Jr, N.Kjellen. Fauna and Zoogeography of Eurasian Arctic birds. // Swedish-Russian Tundra ecology expedition 94. A cruise report. Ed.E.Grounlund, O.Melander. Gotab, Stockholm. 1995. P. 156 – 164.
536. Romanov A.A. Birds of the Putorana plateau // Heritage of the Russian Arctic: Research, Conservation and International Co-operation. – Moscow: Ecopros Publishers. 2000. P. 323–328.
537. Slagsvold T. Clutch size variations in passerine birds: the nest predation hypothesis // Oecologia. V. 54, № 2. 1982. P. 159 – 169.
538. Snyder L.L. Arctic birds of Canada. Toronto. 1957. 310 p.
539. Solomonsen F. The distribution of birds and the recent climatic changes in the North Atlantic area // Dansk ornithol. foren. tidsskr. Vol. 42. 1948. P. 85 – 99.
540. Solomonsen F. The birds of Greenland. Einar Munksgaard. Copenhagen. 1950. 607 p.
541. Stresemann E. Die Herkunft der Hochgebirgsvogel Europas // Overg. cl. nederl. vogelk. 1920. Bd. 10, № 3. S. 73 – 93.
542. Summer R. W., Underhill L. G., Syroechovski E. E . jr., Lappo E.G., Prys-Jones R. P., Karpov V. N. The breeding biology of Dark-bellied Brent Goose Branta b. Bernicla and King Eider Somateria spectabilis on the northeastern Taimyr Peninsula, especially in relation to Snowy Owl Nyctea scandiaca nests. Wildfowl 45. 1994. P. 110 – 118.
543. Svensson A., Nielsen S., Kipfstuhl S., Johnsen S., Steffensen J., Bigler M., Ruth U., Röthlisberger R. Visual stratigraphy of the North Greenland Ice Core Project (NorthGRIP) ice core during the last glacial period. // J. Geophys. Res., 110. 2004. P. 234 – 245.
544. Tomkovich P.S. Great Knot on Siberian breeding grounds. Dutch birding, V.17, No.1, 1995. P.15 – 16.
545. Tomkovich P.S. A third report on the biology of the Great Knot, Calidris tenuirostris, on the breeding grounds // The Stilt. No. 28, 1996. P. 43 – 45.
546. Tomkovich P.S. Breeding distribution, migrations and conservation status of the Great Knot Calidris tenuirostris in Russia // Emu. Vol. 97, No. 4, 1997. P. 265 – 282.
547. Troll K. Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht // Naturwissensch. Jg. 48. Hf. 9. 1961. S. 332 – 348.
548. Uspenskiy S.M., Tomkovich P.S. The birds of Franz-Josef Land and their Protection // Polar Geography. Vol. 11, No. 3, 1987. P. 221 – 234.
549. The EBCC Atlas of European breeding birds: Their distribution and abundance / Eds. W.J.M. Hagemmeijer, M.J. Blair. London: T&A D Poyser, 1997. 903 p.
550. Velicogna I., Wahr J. Acceleration of Greenland ice mass loss in spring 2004 // Nature, 443. 2005. P. 329 – 331.
551. Watson A. The behaviour, breeding, and food ecology of Snowy Owl Nuctea scandiaca // Ibid. Vol. 99, № 3. 1957. P. 419 – 462.
552. Whittaker R.H. Evol. Biol. V.10. 1977. P. 213.
553. Wuczinnski A., Hada-Jasikowski G. Ornithological observations in the Subarctic zone of the Polar Ural // Polish Polar Research. 1997. Vol. 18. № 2. P. 119 – 134.
554. http://www.sci.aha.ru/biodiv/npd/ind1.htm

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Гнездовая авифауна гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	**Краснозобая гагара** *Gavia stellata*	–	+	–	+	+	+
2	**Чернозобая гагара** *Gavia arctica*	+	+	+	+	+	+
3	**Белоклювая гагара** *Gavia adamsii*	–	+	–	–	+	–
4	**Серощекая поганка** *Podiceps grisegena*	–	–	–	+	+	+
5	**Краснозобая казарка** *Rufibrenta ruficollis*	–	–	+	–	–	–
6	**Белолобый гусь** *Anser albifrons*	–	+	–	–	–	–
7	**Пискулька** *Anser erythropus*	+	+	+	+	–	–
8	**Гуменник** *Anser fabalis*	+	+	+	+	+	+
9	**Лебедь-кликун** *Cygnus cygnus*	+	+	–	+	+	+
10	**Малый лебедь** *Cygnus bewickii*	–	+	–	–	–	–
11	**Кряква** *Anas platyrhynchos*	+	+	–	+	+	+
12	**Чирок-свистунок** *Anas crecca*	+	+	+	+	+	+
13	**Клоктун** *Anas formosa*	–	+	+	+	+	+
14	**Касатка** *Anas falcata*	–	–	–	–	+	–
15	**Свиязь** *Anas penelope*	+	+	+	+	+	+
16	**Шилохвость** *Anas acuta*	+	+	+	+	+	+
17	**Чирок-трескунок** *Anas querquedula*	+	+	–	–	+	–
18	**Широконоска** *Anas clypeata*	+	+	–	–	+	+
19	**Красноголовая чернеть** *Aythya ferina*	–	+	–	–	–	–
20	**Хохлатая чернеть** *Aythya fuligula*	–	+	–	+	+	–
21	**Морская чернеть** *Aythya marila*	–	+	+	+	+	+
22	**Каменушка** *Histrionicus histrionicus*	–	–	–	+	+	+
23	**Морянка** *Clangula hyemalis*	+	+	+	+	+	+
24	**Обыкновенный гоголь** *Bucephala clangula*	+	+	+	+	+	+
25	**Синьга** *Melanitta nigra*	+	+	+	–	–	–
26	**Американская синьга** *Melanitta americana*	–	–	–	+	+	+
27	**Горбоносый турпан** *Melanitta deglandi*	–	+	–	+	+	+
28	**Обыкновенный турпан** *Melanitta fusca*	–	+	+	–	–	–
29	**Луток** *Mergus albellus*	+	+	–	–	+	+
30	**Длинноносый крохаль** *Mergus serrator*	+	+	+	+	+	+
31	**Большой крохаль** *Mergus merganser*	+	+	–	+	+	+
32	**Скопа** *Pandion haliaetus*	+	+	+	–	+	–
33	**Черный коршун** *Milvus migrans*	–	–	–	+	–	–
34	**Полевой лунь** Circus cyaneus	+	+	–	+	+	–
35	**Тетеревятник** *Accipiter gentilis*	+	+	–	+	+	+
36	**Перепелятник** *Accipiter nisus*	+	+	–	+	+	+

Таблица 1. (Продолжение.) Гнездовая авифауна гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
37	**Зимняк** *Buteo lagopus*	+	+	+	+	+	+
38	**Беркут** *Aquila chrysaetos*	+	+	–	+	+	+
39	**Орлан-белохвост** *Haliaeetus albicilla*	+	+	–	+	+	+
40	**Белоплечий орлан** *Haliaeetus pelagicus*	–	–	–	–	+	+
41	**Кречет** *Falco rusticolus*	+	+	+	+	+	+
42	**Сапсан** *Falco peregrinus*	+	+	+	+	+	+
43	**Чеглок** *Falco subbuteo*	+	+	–	+	+	+
44	**Дербник** *Falco columbarius*	+	+	+	+	+	+
45	**Кобчик** *Falco vespertinus*	+	–	–	–	–	–
46	**Обыкновенная пустельга** *Falco tinnunculus*	+	+	–	+	+	–
47	**Белая куропатка** *Lagopus lagopus*	+	+	+	+	+	+
48	**Тундряная куропатка** *Lagopus mutus*	+	+	+	+	+	+
49	**Тетерев** *Lyrurus tetrix*	+	–	–	–	–	–
50	**Глухарь** *Tetrao urogallus*	+	–	–	–	–	–
51	**Каменный глухарь** *Tetrao parvirostris*	–	+	+	+	+	–
52	**Рябчик** *Tetrastes bonasia*	+	+	–	+	+	–
53	**Тулес** *Pluvialis squatarola*	–	–	+	–	–	–
54	**Азиатская бурокрылая ржанка** *Pluvialis fulva*	–	+	+	+	+	+
55	**Золотистая ржанка** *Pluvialis apricaria*	+	+	+	–	–	–
56	**Галстучник** *Charadrius hiaticula*	+	+	+	+	–	+
57	**Малый зуек** *Charadrius dubius*	+	–	–	–	–	–
58	**Монгольский зуек** *Charadrius mongolus*	–	–	–	+	+	+
59	**Хрустан** *Eudromias morinellus*	+	+	+	+	+	+
60	**Чибис** *Vanellus vanellus*	+	–	–	–	–	–
61	**Черныш** *Tringa ochropus*	+	+	–	+	+	–
62	**Фифи** *Tringa glareola*	+	+	+	+	+	+
63	**Большой улит** *Tringa nebularia*	+	+		+	+	+
64	**Щеголь** *Tringa erythropus*	–	+	+	+	–	–
65	**Американский пепельный улит** *Heteroscelus incanus*	–	–	–	–	–	+
66	**Сибирский пепельный улит** Heteroscelus brevipes	–	+	+	+	+	+
67	**Перевозчик** *Actitis hypoleucos*	+	+	+	+	+	+
68	**Мородунка** *Xenus cinereus*	+	+	–	+	+	+
69	**Плосконосый плавунчик** *Phalaropus fulicarius*	–	–	+	–	–	–
70	**Круглоносый плавунчик** *Phalaropus lobatus*	–	+	+	+	+	+

Таблица 1. (Продолжение.) Гнездовая авифауна гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
71	**Турухтан** *Philomachus pugnax*	+	+	+	+	–	+
72	**Кулик-воробей** *Calidris minuta*	–	+	–	+	–	–
73	**Длиннопалый песочник** *Calidris subminuta*	–	–	–	+	+	+
74	**Белохвостый песочник** *Calidris temminckii*	+	+	+	+	+	+
75	**Краснозобик** *Calidris ferruginea*	–	–	+	–	–	–
76	**Большой песочник** *Calidris tenuirostris*	–	–	–	+	+	+
77	**Гаршнеп** *Lymnocryptes minimus*	+	+	–	–	–	–
78	**Бекас** *Gallinago gallinago*	+	+	+	+	+	+
79	**Азиатский бекас** *Gallinago stenura*	+	+	+	+	+	+
80	**Горный дупель** *Gallinago solitaria*	–	–	–	–	+	+
81	**Дупель** *Gallinago media*	+	–	–	–	–	–
82	**Вальдшнеп** *Scolopax rusticola*	+	–	–	–	–	–
83	**Кроншнеп-малютка** *Numenius minutus*	–	+	–	+	+	–
84	**Дальневосточный кроншнеп** *Numenius madagascariensis*	–	–	–	+	+	+
85	**Средний кроншнеп** *Numenius phaeopus*	+	+	–	+	+	–
86	**Малый веретенник** *Limosa lapponica*	–	+	+	+	–	–
87	**Длиннохвостый поморник** *Stercorarius longicaudus*	+	–	+	+	–	+
88	**Озерная чайка** *Larus ridibundus*	+	–	–	–	+	–
89	**Малая чайка** *Larus minutus*	–	+	–	–	–	–
90	**Серебристая чайка** *Larus argentatus*	+	+	+	+	+	+
91	**Сизая чайка** *Larus canus*	+	+	–	+	+	+
92	**Речная крачка** *Sterna hirundo*	–	+	–	+	–	+
93	**Полярная крачка** *Sterna paradisaea*	+	+	+	+	–	+
94	**Обыкновенная кукушка** *Cuculus canorus*	+	+	–	+	+	+
95	**Глухая кукушка** *Cuculus saturatus*	+	+	–	+	+	+
96	**Филин** *Bubo bubo*	+	–	–	+	+	–
97	**Болотная сова** *Asio flammeus*	+	+	–	+	+	+
98	**Мохноногий сыч** *Aegolius funereus*	+	+	–	+	+	+
99	**Ястребиная сова** *Surnia ulula*	+	+	–	+	+	+
100	**Бородатая неясыть** *Strix nebulosa*	–	–	–	+	+	–
101	**Белопоясничный стриж** *Apus pacificus*	–	+	–	+	+	+
102	**Вертишейка** *Jynx torquilla*	–	+	–	+	–	–
103	**Желна** *Dryocopus martius*	–	+	–	+	+	–
104	**Большой пестрый дятел** *Dendrocopos major*	+	–	–	–	–	–

Таблица 1. (Продолжение.) Гнездовая авифауна гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
105	**Малый пёстрый дятел** *Dendrocopos minor*	+	+	–	–	+	+
106	**Трехпалый дятел** *Picoides tridactylus*	+	+	+	+	+	+
107	**Береговая ласточка** *Riparia riparia*	+	+	+	+	–	+
108	**Воронок** *Delichon urbica*	–	+	+	+	+	+
109	**Рогатый жаворонок** *Eremophila alpestris*	+	+	+	+	–	+
110	**Полевой жаворонок** *Alauda arvensis*	–	–	–	+	+	+
111	**Лесной конек** *Anthus trivialis*	+	+	–	+	+	–
112	**Пятнистый конек** *Anthus hodgsoni*	+	–	+	+	+	+
113	**Сибирский конек** *Anthus gustavi*	–	+	–	+	+	+
114	**Луговой конек** *Anthus pratensis*	+	–	–	–	–	–
115	**Краснозобый конек** *Anthus cervinus*	+	+	+	+	+	+
116	**Американский конек** *Anthus rubescens*	–	+	+	+	+	+
117	**Желтая трясогузка** *Motacilla flava*	+	+	+	+	+	+
118	**Желтоголовая трясогузка** *Motacilla citreola*	+	+	+	–	–	–
119	**Горная трясогузка** *Motacilla cinerea*	+	+	–	+	+	+
120	**Белая трясогузка** *Motacilla alba*	+	+	+	+	+	+
121	**Сибирский жулан** *Lanius cristatus*	–	+	–	+	+	+
122	**Серый сорокопут** *Lanius excubitor*	+	+	+	+	+	+
123	**Кукша** *Perisoreus infaustus*	+	+	+	+	+	–
124	**Сорока** *Pica pica*	+	–	–	–	+	+
125	**Кедровка** *Nucifraga caryocatactes*	+	+	–	+	+	+
126	**Черная ворона** *Corvus corone*	–	+	–	+	+	+
127	**Серая ворона** *Corvus cornix*	+	+	–	–	–	–
128	**Ворон** *Corvus corax*	+	+	+	+	+	+
129	**Свиристель** *Bombycilla garrulus*	+	+	+	+	+	+
130	**Оляпка** *Cinclus cinclus*	+	–	–	+	–	–
131	**Бурая оляпка** *Cinclus pallasii*	–	–	–	–	+	–
132	**Альпийская завирушка** *Prunella collaris*	–	–	–	+	+	–
133	**Сибирская завирушка** *Prunella montanella*	+	+	+	+	–	+
134	**Черногорлая завирушка** *Prunella atrogularis*	+	–	–	–	–	–
135	**Лесная завирушка** *Prunella modularis*	+	–	–	–	–	–
136	**Певчий сверчок** *Locustella certhiola*	–	–	–	+	+	–
137	**Охотский сверчок** *Locustella ochotensis*	–	–	–	–	+	–
138	**Пятнистый сверчок** *Locustella lanceolata*	–	+	–	+	+	–
139	**Камышевка-барсучок** *Acrocephalus schoenobaenus*	+	+	–	–	–	–

Таблица 1. (Продолжение.) Гнездовая авифауна гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
140	**Серая славка** *Sylvia communis*	+	–	–	–	–	–
141	**Славка-завирушка** *Sylvia curruca*	+	–	–	–	–	–
142	**Пеночка-весничка** *Phylloscopus trochilus*	+	+	+	+	+	–
143	**Пеночка-теньковка** *Phylloscopus collybita*	+	+	+	+	+	–
144	**Пеночка-таловка** *Phylloscopus borealis*	+	+	+	+	+	+
145	**Зеленая пеночка** *Phylloscopus trochiloides*	+	+	–	–	+	–
146	**Пеночка-зарничка** *Phylloscopus inornatus*	+	+	+	+	+	–
147	**Корольковая пеночка** *Phylloscopus proregulus*	–	–	–	–	+	–
148	**Бурая пеночка** *Phylloscopus fuscatus*	–	–	–	–	+	+
149	**Желтоголовый королек** *Regulus regulus*	+	–	–	–	–	–
150	**Малая мухоловка** *Ficedula parva*	–	+	–	+	+	+
151	**Серая мухоловка** *Muscicapa striata*	+	+	–	–	–	–
152	**Сибирская мухоловка** *Muscicapa sibirica*	–	–	–	–	+	–
153	**Луговой чекан** *Saxicola rubetra*	+	–	–	–	–	–
154	**Черноголовый чекан** *Saxicola torquata*	+	+	–	+	+	–
155	**Обыкновенная каменка** *Oenanthe oenanthe*	+	+	+	+	+	+
156	**Обыкновенная горихвостка** *Phoenicurus phoenicurus*	+	–	–	–	–	–
157	**Соловей-красношейка** *Luscinia calliope*	–	+	–	+	+	+
158	**Варакушка** *Luscinia svecica*	+	+	+	+	+	+
159	**Синий соловей** *Luscinia cyane*	–	–	–	–	+	–
160	**Соловей-свистун** *Luscinia sibilans*	–	+	–	–	–	–
161	**Синехвостка** *Tarsiger cyanurus*	+	+	–	+	+	+
162	**Чернозобый дрозд** *Turdus atrogulariss*	+	–	–	–	–	–
163	**Оливковый дрозд** *Turdus obscurus*	–	+	–	–	–	–
164	**Дрозд Науманна** *Turdus naumanni*	–	+	+	+	–	–
165	**Бурый дрозд** *Turdus eunomus*	–	+	+	+	+	+
166	**Рябинник** *Turdus pilaris*	+	+	+	–	–	–
167	**Белобровик** *Turdus iliacus*	+	+	+	+	–	–
168	**Певчий дрозд** *Turdus philomelos*	+	–	–	–	–	–
169	**Сибирский дрозд** *Zoothera sibirica*	–	+	–	–	+	–
170	**Длиннохвостая синица** *Aegithalos caudatus*	–	–	–	–	+	–

Таблица 1 (Продолжение.) Гнездовая авифауна гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
171	**Бурогловая гаичка** *Parus montanus*	+	+	–	+	+	+
172	**Сероголовая гаичка** *Parus cinctus*	+	+	+	+	+	–
173	**Московка** *Parus ater*	+	–	–	–	–	–
174	**Обыкновенный поползень** *Sitta europaea*	+	+	–	+	+	+
175	**Обыкновенная пищуха** *Certhia familiaris*	+	–	–	–	–	–
176	**Зяблик** *Fringilla coelebs*	+	–	–	–	–	–
177	**Вьюрок** *Fringilla montifringilla*	+	+	+	+	+	+
178	**Китайская зеленушка** *Chloris sinica*	–	–	–	–	–	+
179	**Чиж** *Spinus spinus*	+	–	–	–	–	–
180	**Обыкновенная чечетка** *Acanthis flammea*	+	+	+	+	+	+
181	**Пепельная чечетка** *Acanthis hornemanni*	+	+	+	+	+	+
182	**Сибирский вьюрок** *Leucosticte arctoa*	–	–	–	+	+	+
183	**Обыкновенная чечевица** *Carpodacus erythrinus*	+	+	–	+	+	+
184	**Сибирская чечевица** *Carpodacus roseus*	–	+	+	+	+	
185	**Щур** *Pinicola enucleator*	+	+	–	+	+	+
186	**Обыкновенный клест** *Loxia curvirostra*	+	+	–	–	–	–
187	**Белокрылый клест** *Loxia leucoptera*	+	+	+	+	+	–
188	**Обыкновенный снегирь** *Pyrrhula pyrrhula*	+	+	–	–	+	+
189	**Обыкновенная овсянка** *Emberiza citronella*	+	–	–	–	–	–
190	**Белошапочная овсянка** *Emberiza leucocephala*	–	+	–	+	+	–
191	**Тростниковая овсянка** *Emberiza schoeniclus*	+	–	–	–	–	–
192	**Полярная овсянка** *Emberiza pallasi*	+	+	+	+	+	+
193	**Овсянка-ремез** *Emberiza rustica*	+	+	–	+	+	+
194	**Овсянка-крошка** *Emberiza pusilla*	+	+	+	+	+	+
195	**Дубровник** *Emberiza aureola*	–	–	–	+	+	+
196	**Лапландский подорожник** *Calcarius lapponicus*	+	+	+	+	+	+
197	**Пуночка** *Plectrophenax nivalis*	+	+	+	+	–	+
	Итого	**129**	**137**	**77**	**130**	**133**	**107**

Примечание: + – вид гнездится в данном регионе

Таблица 2. Гнездовая авифауна гольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Полярный Урал	Приполярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
1	**Чернозобая гагара** *Gavia arctica*	+	–	+	+	+	–	–
2	**Пискулька** *Anser erythropus*	+	–	–	–	–	–	–
3	**Чирок-свистунок** *Anas crecca*	+	+	+	–	–	+	–
4	**Свиязь** *Anas penelope*	+	–	–	–	–	–	–
5	**Морская чернеть** *Aythya marila*	+	–	–	–	–	–	–
6	**Морянка** *Clangula hyemalis*	+	–	+	–	–	–	–
7	**Обыкновенный гоголь** *Bucephala clangula*	–	+	–	–	–	–	–
8	**Синьга** *Melanitta nigra*	+		+	–	–	–	–
9	**Обыкновенный турпан** *Melanitta fusca*	–	–	+	–	–	–	–
10	**Луток** *Mergus albellus*	–	+	–	–	–	–	–
11	**Длинноносый крохаль** *Mergus serrator*	+	–	+	–	–	–	–
12	**Большой крохаль** *Mergus merganser*	–	–	+	–	–	–	+
13	**Полевой лунь** *Circus cyaneus*	+	–	–	–	–	–	–
14	**Зимняк** *Buteo lagopus*	+	+	+	–	+	–	–
15	**Беркут** *Aquila chrysaetos*	–	–	–	–	+	+	–
16	**Кречет** *Falco rusticolus*	+	–	–	–	–	–	–
17	**Сапсан** *Falco peregrinus*	+	–	–	–	–	–	–
18	**Дербник** *Falco columbarius*	+	–	–	–	–	–	–
19	**Обыкновенная пустельга** *Falco tinnunculus*	–	–	–	–	+	–	–
20	**Белая куропатка** *Lagopus lagopus*	+	–	+	–	+	–	–
21	**Тундряная куропатка** *Lagopus mutus*	+	+	+	+	+	+	+
22	**Тулес** *Pluvialis squatarola*	–	–	–	+	–	–	–
23	**Азиатская бурокрылая ржанка** *Pluvialis fulva*	–	–	+	+	+	+	–
24	**Золотистая ржанка** *Pluvialis apricaria*	+	+	+	+	–	–	–
25	**Галстучник** *Charadrius hiaticula*	+	–	+	+	+	–	–
26	**Монгольский зуек** *Charadrius mongolus*	–	–	–	–	+	+	+
27	**Хрустан** *Eudromias morinellus*	+	+	+	+	+	+	–
28	**Фифи** *Tringa glareola*	+	–	+	–	+	–	–
29	**Сибирский пепельный улит** *Heteroscelus brevipes*	–	–	+	–	+	+	+
30	**Перевозчик** *Actitis hypoleucos*	–	–		–	+	–	–
31	**Турухтан** *Philomachus pugnax*	–	–	+	–		–	–
32	**Кулик-воробей** *Calidris minuta*	–	–	+	–	+	–	–
33	**Длиннопалый песочник** *Calidris subminuta*	–	–	–	–	+	+	–
34	**Белохвостый песочник** *Calidris temminckii*	+	–	+	–	–	–	–
35	**Краснозобик** *Calidris ferruginea*	–	–	–	+	–	–	–
36	**Большой песочник** *Calidris tenuirostris*	–	–	–	–	+	+	+
37	**Азиатский бекас** *Gallinago stenura*	+	–	–	–	–	–	–
38	**Горный дупель** *Gallinago solitaria*	–	–	–	–	–	+	–
39	**Дупель** *Gallinago media*	+	–	–	–	–	–	–
40	**Средний кроншнеп** *Numenius phaeopus*	+	–	–	–	–	–	–
41	**Длиннохвостый поморник** *Stercorarius longicaudus*	+	+	–	+	+	–	+
42	**Серебристая чайка** *Larus argentatus*	+	–	+	–	+	–	–

Таблица 2. (Продолжение.) Гнездовая авифауна гольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Полярный Урал	Приполярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
43	**Сизая чайка** *Larus canus*	–	–	+	–	–	–	–
44	**Полярная крачка** *Sterna paradisaea*	+	–	+	–	–	–	–
45	**Обыкновенная кукушка** *Cuculus canorus*	–	–	+	–	+	+	–
46	**Болотная сова** *Asio flammeus*	–	–	–	–	+	–	–
47	**Белопоясничный стриж** *Apus pacificus*	–	–	–	–	–	+	+
48	**Воронок** *Delichon urbica*	+	–	+	–	–	–	+
49	**Рогатый жаворонок** *Eremophila alpestris*	+	–	+	+	+	–	+
50	**Луговой конек** *Anthus pratensis*	+	+	–	–	–	–	–
51	**Краснозобый конек** *Anthus cervinus*	+	+	+	–	+	–	+
52	**Американский конек** *Anthus rubescens*	–	–	+	+	+	+	+
53	**Желтая трясогузка** *Motacilla flava*	–	–	–	–	+	–	–
54	**Желтоголовая трясогузка** *Motacilla citreola*	+	+	–	–	–	–	–
55	**Горная трясогузка** *Motacilla cinerea*	–	–	+	–	+	+	+
56	**Белая трясогузка** *Motacilla alba*	+	–	+	+	+	+	–
57	**Сибирский жулан** *Lanius cristatus*	–	–	–	–	+	–	–
58	**Ворон** *Corvus corax*	+	–	+	–	+	+	+
59	**Альпийская завирушка** *Prunella collaris*	–	–	–	–	+	+	–
60	**Камышевка-барсучок** *Acrocephalus schoenobaenus*	+	–	–	–	–	–	–
61	**Пеночка-весничка** *Phylloscopus trochilus*	+	+	+	–	–	–	–
62	**Пеночка-теньковка** *Phylloscopus collybita*	+	–	–	–	–	–	–
63	**Пеночка-таловка** *Phylloscopus borealis*	+	+	+	–	+	–	–
64	**Луговой чекан** *Saxicola rubetra*	–	+	–	–	–	–	–
65	**Черноголовый чекан** *Saxicola torquata*	–	+	–	–	+	–	–
66	**Обыкновенная каменка** *Oenanthe oenanthe*	+	+	+	+	+	+	+
67	**Соловей-красношейка** *Luscinia calliope*	–	–	–	–	–	–	+
68	**Варакушка** *Luscinia svecica*	+	+	+	–	+	–	+
69	**Бурый дрозд** *Turdus eunomus*	–	–	+	–	+	–	+
70	**Рябинник** *Turdus pilaris*	+	–	–	–	–	–	–
71	**Белобровик** *Turdus iliacus*	+	–	–	–	–	–	–
72	**Обыкновенная чечетка** *Acanthis flammea*	+	–	+	+	+	–	–
73	**Пепельная чечетка** *Acanthis hornemanni*	+	–	+	+	–	–	–
74	**Сибирский вьюрок** *Leucosticte arctoa*	–	–	–	–	+	+	+
75	**Обыкновенная чечевица** *Carpodacus erythrinus*	–	–	–	–	+	–	–
76	**Белокрылый клест** *Loxia leucoptera*	–	–	–	–	+	–	–
77	**Тростниковая овсянка** *Emberiza schoeniclus*	+	–	–	–	–	–	–
78	**Полярная овсянка** *Emberiza pallasi*	+	–	+	–	+	–	–
79	**Овсянка-крошка** *Emberiza pusilla*	+	+	–	+	+	–	+
80	**Дубровник** *Emberiza aureola*	–	–	–	–	+	–	–
81	**Лапландский подорожник** *Calcarius lapponicus*	+	+	+	+	+	–	+
82	**Пуночка** *Plectrophenax nivalis*	+	+	+	+	+	–	+
	Итого	**48**	**20**	**40**	**18**	**43**	**19**	**21**

Примечание: + – вид гнездится в данном регионе

Таблица 3. Гнездовая авифауна подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	**Чернозобая гагара** *Gavia arctica*	+	+	–	+	–	–
2	**Чирок-свистунок** *Anas crecca*	+	+	–	–	+	+
3	**Клоктун** *Anas formosa*	–	–	–	–	–	+
4	**Шилохвость** *Anas acuta*	+	+	–	–	–	+
5	**Чирок-трескунок** *Anas querquedula*	+	–	–	–	–	–
6	**Хохлатая чернеть** *Aythya fuligula*	–	+	–	–	–	–
7	**Каменушка** *Histrionicus histrionicus*	–	–	–	+	+	–
8	**Морянка** *Clangula hyemalis*	–	+	–	–	–	–
9	**Синьга** *Melanitta nigra*	–	+	–	–	–	–
10	**Горбоносый турпан** *Melanitta deglandi*	–	–	–	+	–	+
11	**Обыкновенный турпан** *Melanitta fusca*	–	+	–	–	–	–
12	**Длинноносый крохаль** *Mergus serrator*	+	–	–	–	+	+
13	**Большой крохаль** *Mergus merganser*	+	–	–	+	+	+
14	**Полевой лунь** *Circus cyaneus*	–	+	–	–	–	–
15	**Зимняк** *Buteo lagopus*	+	+	–	+	+	+
16	**Беркут** *Aquila chrysaetos*	–	–	–	+	–	+
17	**Кречет** *Falco rusticolus*	–	+	–	–	–	+
18	**Сапсан** *Falco peregrinus*	–	–	–	+	–	+
19	**Чеглок** *Falco subbuteo*	–	–	–	–	+	–
20	**Дербник** *Falco columbarius*	+	+	–	+	–	+
21	**Обыкновенная пустельга** *Falco tinnunculus*	+	–	–	+	–	–
22	**Белая куропатка** *Lagopus lagopus*	+	+	+	+	+	+
23	**Тундряная куропатка** *Lagopus mutus*	+	+	+	+	+	+
24	**Азиатская бурокрылая ржанка** *Pluvialis fulva*	–	–	+	+	–	+
25	**Золотистая ржанка** *Pluvialis apricaria*		+	+	–	–	
26	**Галстучник** *Charadrius hiaticula*	+	+	–	–	–	+
27	**Монгольский зуек** *Charadrius mongolus*	–	–	–	–	–	+
28	**Хрустан** *Eudromias morinellus*	–	+	–	–	–	–
29	**Черныш** *Tringa ochropus*	+	–	–	–	–	–
30	**Фифи** *Tringa glareola*	+	+	–	–	–	+
31	**Американский пепельный улит** *Heteroscelus incanus*	–	–	–	–	–	+
32	**Сибирский пепельный улит** *Heteroscelus brevipes*	–	+	–	+	+	+
33	**Перевозчик** *Actitis hypoleucos*	+	–	–	+	+	+
34	**Белохвостый песочник** *Calidris temminckii*	–	+	–	–	–	–
35	**Бекас** *Gallinago gallinago*	+	+	–	–	–	–
36	**Азиатский бекас** *Gallinago stenura*	+	+	–	–	–	+
37	**Кроншнеп-малютка** *Numenius minutus*	–	–	–	+	+	–

Таблица 3. (Продолжение.) Гнездовая авифауна подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
38	**Средний кроншнеп** *Numenius phaeopus*	–	+	–	+	–	–
39	**Длиннохвостый поморник** *Stercorarius longicaudus*	–	–	–	+	–	–
40	**Серебристая чайка** *Larus argentatus*	–	+	–	–	–	–
41	**Полярная крачка** *Sterna paradisaea*	–	+	–	–	–	–
42	**Обыкновенная кукушка** *Cuculus canorus*	+	+	–	+	+	+
43	**Глухая кукушка** *Cuculus saturatus*	–	–	–	–	+	+
44	**Болотная сова** *Asio flammeus*	+	+	–	–	–	+
45	**Воронок** *Delichon urbica*	–	+	–	+	–	–
46	**Полевой жаворонок** *Alauda arvensis*	–	–	–	–	–	+
47	**Пятнистый конек** *Anthus hodgsoni*	–	–	–	+	+	+
48	**Сибирский конек** *Anthus gustavi*	–	+	–	–	–	–
49	**Луговой конек** *Anthus pratensis*	+	–	–	–	–	–
50	**Краснозобый конек** *Anthus cervinus*	+	+	+	+	–	+
51	**Американский конек** *Anthus rubescens*	–	+	+	+	+	+
52	**Желтая трясогузка** *Motacilla flava*	+	+	–	+	–	+
53	**Желтоголовая трясогузка** *Motacilla citreola*	+	+	–	–	–	–
54	**Горная трясогузка** *Motacilla cinerea*	+	+	–	+	+	+
55	**Белая трясогузка** *Motacilla alba*	+	+	–	+	+	+
56	**Сибирский жулан** *Lanius cristatus*	–	–	–	+	–	+
57	**Серый сорокопут** *Lanius excubitor*	+	–	–	+	–	–
58	**Кукша** *Perisoreus infaustus*	+	+	–	+	–	–
59	**Сорока** *Pica pica*	+	–	–	–	–	+
60	**Кедровка** Nucifraga caryocatactes	–	–	–	+	+	+
61	**Ворон** *Corvus corax*	+	+	+	+	+	+
62	**Свиристель** *Bombycilla garrulus*	+	–	–	+	–	–
63	**Сибирская завирушка** *Prunella montanella*	+	+	–	–	–	+
64	**Черногорлая завирушка** *Prunella atrogularis*	+	–	–	–	–	–
65	**Камышевка-барсучок** *Acrocephalus schoenobaenus*	+	–	–	–	–	–
66	**Пеночка-весничка** *Phylloscopus trochilus*	+	+	–	–	–	–
67	**Пеночка-теньковка** *Phylloscopus collybita*	+	–	–	–	–	–
68	**Пеночка-таловка** *Phylloscopus borealis*	+	+	–	+	+	+
69	**Зеленая пеночка** *Phylloscopus trochiloides*	–	–	–	–	+	–
70	**Пеночка-зарничка** *Phylloscopus inornatus*	+	+	–	+	–	–

Таблица 3. (Продолжение.) Гнездовая авифауна подгольцового пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
71	**Корольковая пеночка** *Phylloscopus proregulus*	–	–	–	–	+	–
72	**Бурая пеночка** *Phylloscopus fuscatus*	–	–	–	–	+	+
73	**Луговой чекан** *Saxicola rubetra*	+	–	–	–	–	–
74	**Черноголовый чекан** *Saxicola torquata*	+	–	–	+	+	–
75	**Обыкновенная каменка** *Oenanthe oenanthe*	+	+	+	–	+	+
76	**Соловей-красношейка** *Luscinia calliope*	–	–	–	–	+	+
77	**Варакушка** *Luscinia svecica*	+	+	+	+	+	+
78	**Синехвостка** *Tarsiger cyanurus*	–	+	–	+	–	–
79	**Чернозобый дрозд** *Turdus atrogulariss*	+	–	–	–	–	–
80	**Бурый дрозд** *Turdus eunomus*	–	+	+	+	+	+
81	**Рябинник** *Turdus pilaris*	+	–	–	–	–	–
82	**Белобровик** *Turdus iliacus*	+	+	–	–	–	–
83	**Певчий дрозд** *Turdus philomelos*	+	–	–	–	–	–
84	**Буроголовая гаичка** *Parus montanus*	+	–	–	–	–	–
85	**Сероголовая гаичка** *Parus cinctus*	+	–	–	+	–	–
86	**Зяблик** *Fringilla coelebs*	+	–	–	–	–	–
87	**Вьюрок** *Fringilla montifringilla*	+	+	–	+	–	–
88	**Китайская зеленушка** *Chloris sinica*	–	–	–	–	–	+
89	**Обыкновенная чечетка** *Acanthis flammea*	+	+	+	+	+	+
90	**Сибирская чечевица** *Carpodacus roseus*	–	+	–	+	–	–
91	**Пепельная чечетка** *Acanthis hornemanni*	–	+	+	+	+	+
92	**Обыкновенная чечевица** *Carpodacus erythrinus*	+	–	–	+	+	+
93	**Щур** *Pinicola enucleator*	+	–	–	+	+	+
94	**Обыкновенный клест** *Loxia curvirostra*	+	–	–	–	–	–
95	**Белокрылый клест** *Loxia leucoptera*	+	–	–	–	–	–
96	**Обыкновенный снегирь** *Pyrrhula pyrrhula*	+	–	–	–	–	–
97	**Обыкновенная овсянка** *Emberiza citronella*	+	–	–	–	–	–
98	**Тростниковая овсянка** *Emberiza schoeniclus*	+	–	–	–	–	–
99	**Полярная овсянка** *Emberiza pallasi*	+	+	–	+	–	+
100	**Овсянка-ремез** *Emberiza rustica*	+	–	–	+	–	+
101	**Овсянка-крошка** *Emberiza pusilla*	+	+	+	+	+	+
102	**Дубровник** *Emberiza aureola*	–	–	–	+	+	+
103	**Лапландский подорожник** *Calcarius lapponicus*	+	+	+	–	–	+
	Итого	**61**	**52**	**14**	**48**	**34**	**52**

Примечание: + – вид гнездится в данном регионе

Таблица 4. Гнездовая авифауна лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	**Краснозобая гагара** *Gavia stellata*	–	+	–	+	+	+
2	**Чернозобая гагара** *Gavia arctica*	+	+	+	+	+	+
3	**Белоклювая гагара** *Gavia adamsii*	–	+	–	–	+	–
4	**Серощекая поганка** *Podiceps grisegena*	–	–	–	+	+	+
5	**Краснозобая казарка** *Rufibrenta ruficollis*	–	–	+	–	–	–
6	**Белолобый гусь** *Anser albifrons*	–	+	–	–	–	–
7	**Пискулька** *Anser erythropus*	–	+	+	+	–	–
8	**Гуменник** *Anser fabalis*	+	+	+	+	+	+
9	**Лебедь-кликун** *Cygnus cygnus*	+	+	–	+	+	+
10	**Малый лебедь** *Cygnus bewickii*	–	+	–	–	–	–
11	**Кряква** *Anas platyrhynchos*	+	+	–	+	+	+
12	**Чирок-свистунок** *Anas crecca*	+	+	+	+	+	+
13	**Клоктун** *Anas formosa*	–	+	+	+	+	+
14	**Касатка** *Anas falcata*	–	–	–	–	+	–
15	**Свиязь** *Anas penelope*	+	+	+	+	+	+
16	**Шилохвость** *Anas acuta*	+	+	+	+	+	+
17	**Чирок-трескунок** *Anas querquedula*	+	+	–	–	+	–
18	**Широконоска** *Anas clypeata*	+	+	–	–	+	+
19	**Красноголовая чернеть** *Aythya ferina*	–	+	–	–	–	–
20	**Хохлатая чернеть** *Aythya fuligula*	–	+	–	+	+	–
21	**Морская чернеть** *Aythya marila*	–	+	+	+	+	+
22	**Каменушка** *Histrionicus histrionicus*	–	–	–	+	+	+
23	**Морянка** *Clangula hyemalis*	+	+	+	+	+	+
24	**Обыкновенный гоголь** *Bucephala clangula*	+	+	+	+	+	+
25	**Синьга** *Melanitta nigra*	+	+	+	–	–	–
26	**Американская синьга** *Melanitta americana*	–	–	–	+	+	+
27	**Горбоносый турпан** *Melanitta deglandi*	–	+	–	+	+	+
28	**Обыкновенный турпан** *Melanitta fusca*	–	+	+	–	–	–
29	**Луток** *Mergus albellus*	+	+	–	–	+	+
30	**Длинноносый крохаль** *Mergus serrator*	+	+	+	+	+	+
31	**Большой крохаль** *Mergus merganser*	+	+	–	+	+	+
32	**Скопа** *Pandion haliaetus*	+	+	+	–	+	–
33	**Черный коршун** *Milvus migrans*	–	–	–	+	–	–
34	**Полевой лунь** *Circus cyaneus*	+	+	–	+	+	–
35	**Тетеревятник** *Accipiter gentilis*	+	+	–	+	+	+
36	**Перепелятник** *Accipiter nisus*	+	+	–	+	+	+
37	**Зимняк** *Buteo lagopus*	+	+	+	+	+	–
38	**Беркут** *Aquila chrysaetos*	+	+	–	+	–	+
39	**Орлан-белохвост** *Haliaeetus albicilla*	+	+	–	+	+	+
40	**Белоплечий орлан** *Haliaeetus pelagicus*	–	–	–	–	+	+
41	**Кречет** *Falco rusticolus*	+	+	+	+	+	+
42	**Сапсан** *Falco peregrinus*	–	+	+	+	+	–

Таблица 4. (Продолжение.) Гнездовая авифауна лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
43	**Чеглок** *Falco subbuteo*	+	+	–	+	+	+
44	**Дербник** *Falco columbarius*	+	+	+	+	+	+
45	**Кобчик** *Falco vespertinus*	+	–	–	–	–	–
46	**Обыкновенная пустельга** *Falco tinnunculus*	+	+	–	+	+	–
47	**Белая куропатка** *Lagopus lagopus*	+	+	+	+	+	+
48	**Тундряная куропатка** *Lagopus mutus*	+	–	–	+	–	–
49	**Тетерев** *Lyrurus tetrix*	+	–	–	–	–	–
50	**Глухарь** *Tetrao urogallus*	+	–	+	–	–	–
51	**Каменный глухарь** *Tetrao parvirostris*	–	+	–	+	+	–
52	**Рябчик** *Tetrastes bonasia*	+	+	–	+	+	–
53	**Азиатская бурокрылая ржанка** *Pluvialis fulva*	–	–	–	+	–	+
54	**Золотистая ржанка** *Pluvialis apricaria*	–	+	+	–	–	–
55	**Галстучник** *Charadrius hiaticula*	+	+	+	+	–	–
56	**Малый зуек** *Charadrius dubius*	+	–	–	–	–	–
57	**Чибис** *Vanellus vanellus*	+	–	–	–	–	–
58	**Черныш** *Tringa ochropus*	+	+	–	+	+	–
59	**Фифи** *Tringa glareola*	+	+	+	+	+	+
60	**Большой улит** *Tringa nebularia*	+	+	–	+	+	+
61	**Щеголь** *Tringa erythropus*	–	+	+	+	–	–
62	**Сибирский пепельный улит** *Heteroscelus brevipes*	–	+	+	+	+	–
63	**Перевозчик** *Actitis hypoleucos*	+	+	+	+	+	+
64	**Мородунка** *Xenus cinereus*	+	+	–	+	+	+
65	**Плосконосый плавунчик** *Phalaropus fulicarius*	–	–	+	–	–	–
66	**Круглоносый плавунчик** *Phalaropus lobatus*	–	+	+	+	+	+
67	**Турухтан** *Philomachus pugnax*	+	+	+	+		+
68	**Длиннопалый песочник** *Calidris subminuta*	–	–	–	+	+	+
69	**Белохвостый песочник** *Calidris temminckii*	–	+	+	+	+	+
70	**Гаршнеп** *Lymnocryptes minimus*	+	+	–	–	–	–
71	**Бекас** *Gallinago gallinago*	+	+	+	+	+	+
72	**Азиатский бекас** *Gallinago stenura*	+	+	+	+	+	–
73	**Горный дупель** *Gallinago solitaria*		–	–	–	+	+
74	**Дупель** *Gallinago media*	+	–	–	–	–	–
75	**Вальдшнеп** *Scolopax rusticola*	+	–	–	–	–	–
76	**Кроншнеп-малютка** *Numenius minutus*	–	+	–	+	–	–

Таблица 4. (Продолжение.) Гнездовая авифауна лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
77	**Дальневосточный кроншнеп** *Numenius madagascarensiss*	–	–	–	+	+	+
78	**Средний кроншнеп** *Numenius phaeopus*	+	+	–	+	+	–
79	**Малый веретенник** *Limosa lapponica*	–	+	+	+	–	–
80	**Длиннохвостый поморник** *Stercorarius longicaudus*	–	–	–	+	–	+
81	**Озерная чайка** *Larus ridibundus*	+	–	–	–	+	–
82	**Малая чайка** *Larus minutus*	–	+	–	–	–	–
83	**Серебристая чайка** *Larus argentatus*	+	+	+	+	+	+
84	**Сизая чайка** *Larus canus*	+	+	–	+	+	+
85	**Речная крачка** *Sterna hirundo*	–	+	–	+	–	+
86	**Полярная крачка** *Sterna paradisaea*	+	+	+	+	–	+
87	**Обыкновенная кукушка** *Cuculus canorus*	+	+	–	+	+	+
88	**Глухая кукушка** *Cuculus saturatus*	+	+	–	+	+	+
89	**Филин** *Bubo bubo*	+	–	–	+	+	–
90	**Болотная сова** *Asio flammeus*	+	+	–	+	+	+
91	**Мохноногий сыч** *Aegolius funereus*	+	+	–	+	+	+
92	**Ястребиная сова** *Surnia ulula*	+	+	–	+	+	+
93	**Бородатая неясыть** *Strix nebulosa*	–	–	–	+	+	–
94	**Белопоясничный стриж** *Apus pacificus*	–	+	–	+	+	–
95	**Вертишейка** *Jynx torquilla*	–	+	–	+		–
96	**Желна** *Dryocopus martius*	–	+	–	+	+	–
97	**Большой пестрый дятел** *Dendrocopos major*	+	–	–	–	–	–
98	**Малый пёстрый дятел** *Dendrocopos minor*	+	+	–	–	+	+
99	**Трехпалый дятел** *Picoides tridactylus*	+	+	+	+	+	+
100	**Береговая ласточка** *Riparia riparia*	+	+	+	+	–	+
101	**Воронок** *Delichon urbica*	–	+	+	+	+	–
102	**Полевой жаворонок** *Alauda arvensis*	–	–	–	+	+	+
103	**Лесной конек** *Anthus trivialis*	+	+	–	+	+	–
104	**Пятнистый конек** *Anthus hodgsoni*	+	–	–	+	+	+
105	**Сибирский конек** *Anthus gustavi*	–	+	+	+	+	+
106	**Луговой конек** *Anthus pratensis*	+	–	–	–	–	–
107	**Краснозобый конек** *Anthus cervinus*	+	+	+	+	+	+
108	**Желтая трясогузка** *Motacilla flava*	+	+	+	+	+	+
109	**Желтоголовая трясогузка** *Motacilla citreola*	+	+	+	–	–	–
110	**Горная трясогузка** *Motacilla cinerea*	+	+	–	+	+	+
111	**Белая трясогузка** *Motacilla alba*	+	+	+	+	+	+
112	**Сибирский жулан** *Lanius cristatus*	–	+	–	+	+	+
113	**Серый сорокопут** *Lanius excubitor*	+	+	+	+	+	+
114	**Кукша** *Perisoreus infaustus*	+	+	+	+	+	–

Таблица 4. (Продолжение.) Гнездовая авифауна лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
115	**Сорока** *Pica pica*	+	–	–	–	+	+
116	**Кедровка** *Nucifraga caryocatactes*	+	+	–	+	+	+
117	**Черная ворона** *Corvus corone*	–	+	–	+	+	+
118	**Серая ворона** *Corvus cornix*	+	+	–	–	–	–
119	**Ворон** *Corvus corax*	+	+	+	+	+	+
120	**Свиристель** *Bombycilla garrulus*	+	+	+	+	+	+
121	**Оляпка** *Cinclus cinclus*	+	–	–	+	–	–
122	**Бурая оляпка** *Cinclus pallasii*	–	–	–	–	+	–
123	**Сибирская завирушка** *Prunella montanella*	+	+	+	+	–	+
124	**Черногорлая завирушка** *Prunella atrogularis*	+	–	–	–	–	–
125	**Лесная завирушка** *Prunella modularis*	+	–	–	–	–	–
126	**Певчий сверчок** *Locustella certhiola*	–	–	–	+	+	
127	**Охотский сверчок** *Locustella ochotensis*	–	–	–	–	+	–
128	**Пятнистый сверчок** *Locustella lanceolata*	–	+	–	+	+	–
129	**Камышевка-барсучок** *Acrocephalus schoenobaenus*	+	+	–	–	–	–
130	**Серая славка** *Sylvia communis*	+	–	–	–	–	–
131	**Славка-завирушка** *Sylvia curruca*	+	–	–	–	–	–
132	**Пеночка-весничка** *Phylloscopus trochilus*	+	+	+	+	+	–
133	**Пеночка-теньковка** *Phylloscopus collybita*	+	+	+	+	+	–
134	**Пеночка-таловка** *Phylloscopus borealis*	+	+	+	+	+	+
135	**Зеленая пеночка** *Phylloscopus trochiloides*	+	+	–	–	+	–
136	**Пеночка-зарничка** *Phylloscopus inornatus*	+	+	+	+	+	–
137	**Корольковая пеночка** *Phylloscopus proregulus*	–	–	–	–	+	–
138	**Бурая пеночка** *Phylloscopus fuscatus*	–	–	–	–	+	+
139	**Желтоголовый королек** *Regulus regulus*	+	–	–	–	–	–
140	**Малая мухоловка** *Ficedula parva*	–	+	–	+	+	+
141	**Серая мухоловка** *Muscicapa striata*	+	+	–	–	–	–
142	**Сибирская мухоловка** *Muscicapa sibirica*	–	–	–	–	+	–
143	**Луговой чекан** *Saxicola rubetra*	+	–	–	–	–	–
144	**Черноголовый чекан** *Saxicola torquata*	+	+	–	+	+	–
145	**Обыкновенная каменка** *Oenanthe oenanthe*	+	+	+	–	–	–
146	**Обыкновенная горихвостка** *Phoenicurus phoenicurus*	+	–	–	–	–	–
147	**Соловей-красношейка** *Luscinia calliope*	–	+	–	+	+	+
148	**Варакушка** *Luscinia svecica*	+	+	+	+	–	+
149	**Синий соловей** *Luscinia cyane*	–	–	–	–	+	–
150	**Соловей-свистун** *Luscinia sibilans*	–	+	–	–	–	–

Таблица 4. (Продолжение.) Гнездовая авифауна лесного пояса гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
151	**Синехвостка** *Tarsiger cyanurus*	+	+	–	+	+	+
152	**Чернозобый дрозд** *Turdus atrogulariss*	+	–	–	–	–	–
153	**Оливковый дрозд** *Turdus obscurus*	–	+	–	–	–	–
154	**Дрозд Науманна** *Turdus naumanni*	–	+	+	+	–	–
155	**Бурый дрозд** *Turdus eunomus*	–	+	+	+	+	+
156	**Рябинник** *Turdus pilaris*	+	+	+	–	–	–
157	**Белобровик** *Turdus iliacus*	+	+	+	+	–	–
158	**Певчий дрозд** *Turdus philomelos*	+	–	–	–	–	–
159	**Сибирский дрозд** *Zoothera sibirica*	–	+	–	–	+	–
160	**Длиннохвостая синица** *Aegithalos caudatus*	–	–	–	–	+	–
161	**Буроголовая гаичка** *Parus montanus*	+	+	–	+	+	+
162	**Сероголовая гаичка** *Parus cinctus*	+	+	+	+	+	–
163	**Московка** *Parus ater*	+	–	–	–	–	–
164	**Обыкновенный поползень** *Sitta europaea*	+	+	–	+	+	+
165	**Обыкновенная пищуха** *Certhia familiaris*	+	–	–	–	–	–
166	**Зяблик** *Fringilla coelebs*	+	–	–	–	–	–
167	**Вьюрок** *Fringilla montifringilla*	+	+	+	+	+	+
168	**Китайская зеленушка** *Chloris sinica*	–	–	–	–	–	+
169	**Чиж** *Spinus spinus*	+	–	–	–	–	–
170	**Обыкновенная чечетка** *Acanthis flammea*	+	+	+	+	+	+
171	**Пепельная чечетка** *Acanthis hornemanni*	–	+	+	+	+	+
172	**Обыкновенная чечевица** *Carpodacus erythrinus*	+	+	–	+	+	+
173	**Сибирская чечевица** *Carpodacus roseus*	–	+	+	+	+	–
174	**Щур** *Pinicola enucleator*	+	+	–	+	–	+
175	**Обыкновенный клест** *Loxia curvirostra*	+	+	–	–	–	–
176	**Белокрылый клест** *Loxia leucoptera*	+	+	+	+	+	
177	**Обыкновенный снегирь** *Pyrrhula pyrrhula*	+	+	–	–	+	+
178	**Обыкновенная овсянка** *Emberiza citronella*	+	–	–	–	–	–
179	**Белошапочная овсянка** *Emberiza leucocephala*	–	+	–	+	+	–
180	**Тростниковая овсянка** *Emberiza schoeniclus*	+	–	–	–	–	–
181	**Полярная овсянка** *Emberiza pallasi*	+	+	+	+	+	+
182	**Овсянка-ремез** *Emberiza rustica*	+	+	–	+	+	+
183	**Овсянка-крошка** *Emberiza pusilla*	+	+	+	+	+	+
184	**Дубровник** *Emberiza aureola*	–	–	–	+	+	+
185	**Лапландский подорожник** *Calcarius lapponicus*	–	–	+	–	+	+
	Итого	**119**	**129**	**68**	**119**	**120**	**90**

Примечание: + – вид гнездится в данном регионе

Таблица 5. «Негнездящиеся» виды в региональных авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
1	**Краснозобая гагара** *Gavia stellata*	–	–	в	–	–	–
2	**Белоклювая гагара** *Gavia adamsii*	–	–	–	–	–	в
3	**Красношейная поганка** *Podiceps auritus*	н	–	–	–	–	н
4	**Большая поганка** *Podiceps cristatus*	–	–	–	–	с	–
5	**Большая выпь** *Botaurus stellaris*	–	–	–	н	н	–
6	**Серая цапля** *Ardea cinerea*	–	н	–	н	–	–
7	**Белолобый гусь** *Anser albifrons*	–	–	–	–	–	в
8	**Пискулька** *Anser erythropus*	–	–	–	–	в	–
9	**Широконоска** *Anas clypeata*	–	–	–	в	–	–
10	**Красноголовая чернеть** *Aythya ferina*	–	–	–	в	–	–
11	**Хохлатая чернеть** *Aythya fuligula*	в	–	в	–	–	в
12	**Морянка** *Clangula hyemalis*	в	–	–	–	–	–
13	**Луток** *Mergus albellus*	–	–	в	в	–	–
14	**Черный коршун** *Milvus migrans*	в	–	–	–	–	–
15	**Степной лунь** *Circus macrourus*	н	–	–	–	–	–
16	**Луговой лунь** *Circus pygargus*	–	с	–	–	–	–
17	**Обыкновенный канюк** *Buteo buteo*	н	–	–	–	н	–
18	**Беркут** *Aquila chrysaetos*	–	–	в	–	–	–
19	**Орлан-белохвост** *Haliaeetus albicilla*	–	–	в	–	–	–
20	**Тетерев** *Lyrurus tetrix*	–	в	–	–	в	–
21	**Глухарь** *Tetrao urogallus*	–	в	–	–	–	–
22	**Рябчик** *Tetrastes bonasia*	–	–	в	–	–	–
23	**Серый журавль** *Grus grus*	н	н	–	н	н	–
24	**Канадский журавль** *Grus canadensis*	–	–	–	–	–	с
25	**Черный журавль** *Grus monacha*	–	н	–	н	–	–
26	**Погоныш** *Porzana porzana*	н	–	–	–	–	–
27	**Азиатская бурокрылая ржанка** *Pluvialis fulva*	в	–	–	–	–	–
28	**Галстучник** *Charadrius hiaticula*	–	–	–	–	в	–
29	**Малый зуек** *Charadrius dubius*	–	в	–	–	–	–
30	**Монгольский зуек** *Charadrius mongolus*	–	в	–	–	–	–
31	**Чибис** *Vanellus vanellus*	–	в	–	в	–	–
32	**Камнешарка** *Arenaria interpres*	–	н	н	н	н	н
33	**Щеголь** *Tringa erythropus*	–	–	–	–	в	в
34	**Турухтан** *Philomachus pugnax*	–	–	–	–	в	–
35	**Кулик-воробей** *Calidris minuta*	–	–	в	–	–	–
36	**Длиннопалый песочник** *Calidris subminuta*	–	в	–	–	–	–
37	**Песочник-красношейка** *Calidris ruficollis*	–	н	н	н	–	н
38	**Исландский песочник** *Calidris canutus*	–	–	–	–	–	с
39	**Лесной дупель** *Gallinago megala*	н	–	–	–	–	–
40	**Горный дупель** *Gallinago solitaria*	–	в	–	–	–	–

Таблица 5. (Продолжение.) «Негнездящиеся» виды в региональных авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
41	**Большой кроншнеп** *Numenius arquata*	н	н	–	–	–	–
42	**Средний кроншнеп** *Numenius phaeopus*	–	–	–	–	–	в
43	**Большой веретенник** *Limosa limosa*	н	н	–	–	н	–
44	**Малый веретенник** *Limosa lapponica*	в	–	–	–	–	–
45	**Американский бекасовидный веретенник** *Limnodromus scolopaceus*	–	н	–	н	н	н
46	**Средний поморник** *Stercorarius pomarinus*	–	н	–	н	н	н
47	**Короткохвостый поморник** *Stercorarius parasiticus*	н	н	–	н	н	н
48	**Длиннохвостый поморник** *Stercorarius longicaudus*	–	в	–	–	–	–
49	**Малая чайка** *Larus minutus*	в	–	в	–	–	–
50	**Бургомистр** *Larus hyperboreus*	–	н	–	н	–	–
51	**Речная крачка** *Sterna hirundo*	в	–	–	–	–	–
52	**Белая сова** *Nyctea scandiaca*	н	н	–	н	н	н
53	**Рыбный филин** *Ketupa blakistoni*	–	–	–	–	с	–
54	**Болотная сова** *Asio flammeus*	–	–	в	–	–	–
55	**Уссурийская совка** *Otus sunia*	–	–	–	–	с	–
56	**Длиннохвостая неясыть** *Strix uralensis*	в	в	–	–	–	–
57	**Бородатая неясыть** *Strix nebulosa*	в	в	–	–	–	–
58	**Черный стриж** *Apus apus*	с	–	–	–	–	–
59	**Вертишейка** *Jynx torquilla*	в	–	–	–	–	–
60	**Желна** *Dryocopus martius*	в	–	–	–	–	–
61	**Большой пестрый дятел** *Dendrocopos major*	–	в	–	–	в	в
62	**Белоспинный дятел** *Dendrocopos leucotos*	н	н	–	–	–	–
63	**Малый пёстрый дятел** *Dendrocopos minor*	в	–	–	–	–	–
64	**Деревенская ласточка** *Hirundo rustica*	н	н	–	н	–	н
65	**Полевой жаворонок** *Alauda arvensis*	–	в	–	–	–	–
66	**Желтолобая трясогузка** *Motacilla lutea*	–	–	–	–	с	–
67	**Обыкновенный жулан** *Lanius collurio*	с	–	–	–	–	–
68	**Обыкновенный скворец** *Sturnus vulgaris*	н	н	–	–	–	–
69	**Сойка** *Garrulus glandarius*	с	–	–	–	–	–
70	**Сорока** *Pica pica*	–	в	–	–	–	–
71	**Грач** *Corvus frugilegus*	н	н	–	–	–	–
72	**Серая ворона** *Corvus cornix*	–	–	в	–	–	–
73	**Крапивник** *Troglodytes troglodytes*	с	–	–	–	–	–
74	**Речной сверчок** *Locustella fluviatilis*	с	–	–	–	–	–
75	**Пятнистый сверчок** *Locustella lanceolata*	в	–	–	–	–	в

Таблица 5. (Продолжение.) «Негнездящиеся» виды в региональных авифаунах гор Азиатской Субарктики

№	Виды / Регионы	Приполярный и Полярный Урал	Плато Путорана	Анабарское плато	Горы Якутии	Колымское нагорье	Корякское нагорье
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
76	**Садовая камышевка** *Acrocephalus dumetorum*	с	–	–	–	–	–
77	**Садовая славка** *Sylvia borin*	с	–	–	–	–	–
78	**Пеночка-весничка** *Phylloscopus trochilus*	–	–	–	–	–	в
79	**Зеленая пеночка** *Phylloscopus trochiloides*	–	–	–	в	–	–
80	**Корольковая пеночка** *Phylloscopus proregulus*	–	–	в	–	–	–
81	**Бурая пеночка** *Phylloscopus fuscatus*	–	–	–	в	–	–
82	**Мухоловка-пеструшка** *Ficedula hypoleuca*	с	–	–	–	–	–
83	**Малая мухоловка** *Ficedula parva*	в	–	–	–	–	–
84	**Пестрогрудая мухоловка** *Muscicapa griseisticta*	–	–	–	н	н	–
85	**Обыкновенная горихвостка** *Phoenicurus phoenicurus*	–	в	–	–	–	–
86	**Соловей-свистун** *Luscinia sibilans*	–	–	–	–	в	–
87	**Зарянка** *Erithacus rubecula*	с	–	–	–	–	–
88	**Оливковый дрозд** *Turdus obscurus*	–	–	–	–	в	–
89	**Черный дрозд** *Turdus merula*	с	–	–	–	–	–
90	**Деряба** *Turdus viscivorus*	с	–	–	–	–	–
91	**Пестрый дрозд** *Zoothera dauma*	н	н	–	–	–	–
92	**Длиннохвостая синица** *Aegithalos caudatus*	в	в	–	–	в	–
93	**Московка** *Parus ater*	–	в	–	–	–	–
94	**Щур** *Pinicola enucleator*	–	–	в	–	–	–
95	**Клест-сосновик** *Loxia pytyopsittacus*	с	–	–	–	–	–
96	**Саванная овсянка** *Ammodramus sandwichensis*	–	–	–	–	–	с
97	**Обыкновенная овсянка** *Emberiza citronella*	–	в	–	–	–	–
98	**Тростниковая овсянка** *Emberiza schoeniclus*	–	–	–	–	–	в
99	**Дубровник** *Emberiza aureola*	в	в	–	–	–	–
100	**Садовая овсянка** *Emberiza hortulana*	–	с	–	–	–	–

Примечание: 1-я категория (в) – виды из числа гнездовой авифауны ГАС, но не гнездящиеся в данном регионе и зарегистрированные в нем с иным статусом пребывания; 2-я категория (н) – виды, не входящие в гнездовую авифауну ГАС, но зарегистрированные при этом в двух или более регионах со статусом «негнездящихся»; 3-я категория (с) – виды, не входящие в гнездовую авифауну ГАС, и зарегистрированные только в данном регионе со статусом «негнездящихся»; виды, не гнездящиеся в ГАС и встречающиеся на сезонных миграциях, в данном случае не рассматривались.

Таблица 6. Население птиц гольцового пояса плато Путорана в гнездовой период (ос/км²)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Оз. Боковое	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	Оз. Дюпкун Котуйский	В среднем
Зимняк	ед.	ед.	ед.	ед.	0,2	0,1	–	0,05	0,4	ед.	ед.	–	0,06
Орлан-белохвост	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Кречет	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Сапсан	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	–	ед.
Дербник	–	–	–	ед.	–	–	ед.	0,1	–	–	–	–	0,01
Белая куропатка	–	–	–	0,2	–	–	–	–	4	2	–	–	0,5
Тундряная куропатка	2,4	–	1	1	3	–	–	0,6	–	1	–	1,6	0,9
Азиатская бурокрылая ржанка	0,4	–	0,01	–	–	–	–	ед.	–	–	–	0,4	0,07
Золотистая ржанка	4,3	3	5	0,2	–	0,6	–	3	ед.	ед.	10	6	2,7
Хрустан	–	3,7	10	1	0,6	–	–	0,4	–	1	0,7	1,2	1,5
Фифи	0,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03
Сибирский пепельный улит	0,6	2	–	–	–	–	–	0,3	0,1	–	–	–	0,2
Турухтан	0,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07
Кулик-воробей	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,4
Белохвостый песочник	11	–	ед.	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–	0,9
Азиатский бекас	–	–	–	–	–	–	–	0,05	–	–	–	–	0,004
Обыкновенная кукушка	–	–	–	–	–	–	–	0,01	0,1	ед.	ед.	–	0,01
Белая сова	–	–	ед.	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Болотная сова	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	–	ед.
Рогатый жаворонок	3,1	–	5	2	2	1,8	2	0,6	–	2	4	2,4	2,1
Краснозобый конек	6,3	30		–	–	2	–	2,1	–	–	–	4,4	3,7
Американский конек	16	43	16	18	10	10	24	15,8	18	32	13	14	19
Желтоголовая трясогузка	–	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Горная трясогузка	4	–	ед.	–	–	–	–	0,3	–	ед.	–	–	0,4
Белая трясогузка	1,5	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–	–	–	0,2
Ворон	0,2	ед.	ед.	0,08	0,06	–	–	ед.	0,07	ед.	ед.	–	0,03
Пеночка-весничка	2,2	–	–	–	–	–	–	0,7	–	–	–	–	0,2
Пеночка-таловка	2	–	–	–	–	–	–	–	0,7	–	–	–	0,2
Обыкновенная каменка	7	24	1,6	6	–	1,2	4	1,4	3	8	5	4,4	5,2
Варакушка	1,5	9,3	–	–	ед.	–	–	0,6	1,5	–	ед.	–	1,1
Бурый дрозд	0,6	–	–	–	8	–	–	0,05	2	ед.	–	–	0,9
Обыкновенная чечетка	13	–	–	2	6	4	5	8,4	6,9	ед.	3	0,8	4,1
Пепельная чечетка	–	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Полярная овсянка	4	–	–	–	–	–	–	0,8	–	–	–	–	0,4
Овсянка-крошка	7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,6
Лапландский подорожник	2,2	–	6	ед.	–	–	–	–	5	ед.	–	–	1,1
Пуночка	9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,7
Итого	**102,5**	**115**	**44,6**	**30,5**	**29,86**	**19,7**	**35**	**34,6**	**42,6**	**46**	**35,7**	**35,2**	**47,3**
Количество видов	**25**	**9**	**14**	**15**	**9**	**7**	**5**	**20**	**17**	**14**	**9**	**9**	**–**

Примечание: ед. — единичные встречи одиночных особей

Таблица 7. Доля участия видов в населении птиц гольцового пояса плато Путорана в гнездовой период (%)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Оз. Боковое	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	Оз. Дюпкун Котуйский	В среднем
Зимняк	ед.	ед.	ед.	ед.	0,7	0,5	–	0,1	0,9	ед.	ед.	–	0,1
Орлан-белохвост	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Кречет	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Сапсан	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	–	–
Дербник	–	–	–	ед.	–	–	ед.	0,3	–	–	–	–	0,02
Белая куропатка	–	–	–	0,7	–	–	–	–	9,3	4,3	–	–	1,1
Тундряная куропатка	2,4	–	2,2	4,3	10	–	–	1,7	–	2,2	–	4,6	1,9
Азиатская бурокрылая ржанка	0,4	–	0,02	–	–	–	–	ед.	–	–	–	1,1	0,1
Золотистая ржанка	4,3	2,6	11,2	0,7	–	3	–	8,6	ед.	ед.	27,8	17,1	5,7
Хрустан	–	3,2	22,4	4,3	2	–	–	1,1	–	2,2	1,9	3,4	3,2
Фифи	0,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1
Сибирский пепельный улит	0,6	1,7	–	–	–	–	–	0,8	0,2	–	–	–	0,4
Турухтан	0,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,01
Кулик-воробей	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,8
Белохвостый песочник	10,5	–	ед.	–	–	–	–	–	0,2	–	–	–	1,9
Азиатский бекас	–	–	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–	–	0,01
Обыкновенная кукушка	–	–	–	–	–	–	–	0,03	0,2	ед.	ед.	–	0,02
Белая сова	–	–	ед.	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Болотная сова	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	–	–
Рогатый жаворонок	3,1	–	11,2	0,7	6,7	9,2	5,7	1,7	–	4,3	11,1	6,8	4,5
Краснозобый конек	6,3	26,2		–	–	10	–	6	–	–	–	12,6	7,9
Американский конек	15	37,1	36	60,3	33,5	52	68,6	45	43	69,6	37	39,5	39,1
Желтоголовая трясогузка	–	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Горная трясогузка	4	–	ед.	–	–	–	–	0,8	–	ед.	–	–	0,8
Белая трясогузка	1,5	–	–	–	–	–	–	–	1,6	–	–	–	0,4
Ворон	0,2	ед.	ед.	0,3	0,2	–	–	ед.	0,2	ед.	ед.	–	0,1
Пеночка-весничка	2,2	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–	0,4
Пеночка-таловка	2	–	–	–	–	–	–	–	1,6	–	–	–	0,4
Обыкновенная каменка	7	21,1	3,5	21	–	6	11,4	4	7	17,4	13,9	12,6	11,1
Варакушка	1,5	8,1	–	–	ед.	–	–	1,7	3,5	–	ед.	–	2,3
Бурый дрозд	0,6	–	–	–	26,7	–	–	0,1	4,6	ед.	–	–	1,9
Обыкновенная чечетка	12	–	–	7,7	20	20,3	14,3	24	16	ед.	8,3	2,3	8,7
Пепельная чечетка	–	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Полярная овсянка	4	–	–	–	–	–	–	2,3	–	–	–	–	0,8
Овсянка-крошка	7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,3
Лапландский подорожник	2,2	–	13,4	ед.	–	–	–	–	11,6	ед.	–	–	2,3
Пуночка	9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,5
Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**
Количество видов	**25**	**9**	**14**	**15**	**9**	**7**	**5**	**20**	**17**	**14**	**9**	**9**	**–**

Примечание: ед. – единичные встречи одиночных особей

Таблица 8. Население птиц подгольцового пояса плато Путорана в гнездовой период (ос/км²)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Оз. Боковое	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Дюпкун Котуйский	В среднем
Полевой лунь	–	–	–	–	–	–	–	0,05	–	–	–	0,004
Зимняк	–	0,1	ед.	0,12	–	–	–	0,1	0,2	–	ед.	0,05
Орлан-белохвост	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	–	ед.
Кречет	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Дербник	–	–	–	ед.	–	–	–	ед.	0,5	–	–	0,04
Белая куропатка	–	ед.	–	–	4	–	–	1,5	2	–	–	0,7
Тундряная куропатка	–	ед.	–	1,8	4	–	–	0,2	–	–	–	0,5
Золотистая ржанка	–	0,8	4	0,3	–	–	–	0,3	–	–	11	1,5
Хрустан	–	–	–	0,6	8	–	–	0,2	–	–	1,5	0,9
Фифи	–	–	–	–	–	–	–	5,7	–	–	–	0,5
Сибирский пепельный улит	–	8	–	ед.	–	–	2	1,8	ед.	–	1,5	1,2
Бекас	–	–	–	–	–	–	–	3,2	–	–	–	0,3
Азиатский бекас	–	–	–	–	–	–	–	5,3	–	–	–	0,5
Средний кроншнеп	–	–	–	–	–	–	–	0,2	–	–	–	0,02
Обыкновенная кукушка	–	–	–	–	–	–	–	0,2	0,2	1	–	0,1
Белая сова	–	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Болотная сова	–	–	–		–	–	–	0,7	–	–	–	0,06
Воронок	–	–	–	–	–	–	–	4	–	–	–	0,4
Рогатый жаворонок	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Сибирский конек	–	–	–	–	–	–	–	5	–	–	–	0,4
Краснозобый конек	–	52,9	2	–	–	10	–	21	–	–	1,5	7,9
Американский конек	21	6	18	8,1	–	20	–	23	3,3	18	43	14
Желтая трясогузка	–	–	–	–	–	–	–	12	–	–	–	0,4
Желтоголовая трясогузка	–	–	–	–	–	–	–	25	–	–	–	2,3
Горная трясогузка	11	8	–	ед.	–	–	21	8	1	–	–	4,4
Белая трясогузка	–	1,6	–	–	–	–	–	5,2	1	1	–	0,8
Кукша	2,5	8,6	–	–	–	–	–	0,7	–	–	–	1,1
Ворон	–	0,1	ед.	ед.	–	–	–	0,1	–	–	0,1	0,03
Свиристель	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	0,01
Сибирская завирушка	1,5	–	–	–	–	20	14	4,8	8,3	–	–	4,4
Пеночка-весничка	27	–	–	ед.	–	40	–	43	1	–	–	10,1
Пеночка-таловка	5	–	–	–	–	20	73	15,2	60	6	–	16,3
Пеночка-зарничка	5	–	–	–	–	–	–	–	7	–	–	1,1
Малая мухоловка	–	–	–	–	–	–	–	0,3	–	–	–	0,03
Обыкновенная каменка	1,2	10	2	7,5	–	10	–	3,8	–	–	7	3,8
Варакушка	35	10	–	3	8	–	18	14,6	8	36	1,5	12,2
Синехвостка	–	–	–	–	–	–	–	0,2	1	–	–	0,1
Бурый дрозд	2,5	2	–	ед.	9	15	–	27,6	21	24	–	9,2
Белобровик	–	–	–	–	–	5	–	–	2,7	–	–	0,7
Вьюрок	16	ед.	–	–	–	–	17	3,2	6	–	–	3,8
Обыкновенная чечетка	71	6	4	20,9	48	40	35	73,9	74	12	4	36,6
Пепельная чечетка	–	–	–	4,8	–	–	–	0,6	–	–	–	0,5

Таблица 8. (Продолжение.) Население птиц подгольцового пояса плато Путорана в гнездовой период (ос/км²)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Оз. Боковое	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	В среднем
Обыкновенная чечевица	–	–	–	–	–	–	–	0,5	–	–	–	0,04
Сибирская чечевица	–	–	–	–	–	–	–	0,2	1	–	–	0,1
Щур	–	–	–	ед.	ед.	–	–	0,2	–	–	–	0,02
Белокрылый клест	–	–	–	–	–	–	–	3,8	ед.	–	–	0,3
Полярная овсянка	–	–	4	–	–	20	–	12,7	1	12	–	4,5
Овсянка-крошка	69	28,5	2	ед.	–	30	16	59	15	24	–	22,1
Лапландский подорожник	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	ед.
Итого	**267,7**	**143**	**36**	**47,12**	**81**	**230**	**196**	**388**	**214,2**	**132**	**71**	**164**
Количество видов	**13**	**18**	**10**	**17**	**7**	**11**	**8**	**43**	**22**	**10**	**10**	**–**

Примечание: ед. — единичные встречи одиночных особей

Таблица 9. Доля участия видов в населении птиц подгольцового пояса плато Путорана (%)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Оз. Боковое	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	В среднем
Полевой лунь	–	–	–	–	–	–	–	0,01	–	–	–	0,002
Зимняк	–	0,1	ед.	0,2	–	–	–	0,02	0,1	–	ед.	0,03
Орлан-белохвост	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	–	ед.
Кречет	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Дербник	–	–	–	ед.	–	–	–	ед.	0,2	–	–	0,02
Белая куропатка	–	ед.	–	–	4,9	–	–	0,4	0,9	–	–	0,4
Тундряная куропатка	–	ед.	–	3,8	4,9	–	–	0,05	–	–	–	0,3
Золотистая ржанка	–	0,5	11,1	0,6	–	–	–	0,08	–	–	15,5	0,9
Хрустан	–	–	–	1,3	9,9	–	–	0,05	–	–	2,1	0,5
Фифи	–	–	–	–	–	–	–	1,5	–	–	–	0,3
Сибирский пепельный улит	–	5,6	–	ед.	–	–	1	0,5	ед.	–	2,1	0,7
Бекас	–	–	–	–	–	–	–	0,8	–	–	–	0,2
Азиатский бекас	–	–	–	–	–	–	–	1,4	–	–	–	0,3

Таблица 9. (Продолжение.) Доля участия видов в населении птиц подгольцового пояса плато Путорана (%)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Оз. Боковое	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	В среднем
Средний кроншнеп	–	–	–	–	–	–	–	0,05	–	–	–	0,01
Обыкновенная кукушка	–	–	–	–	–	–	–	0,05	0,1	0,7	–	0,06
Белая сова	–	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Болотная сова	–	–	–	–	–	–	–	0,2	–	–	–	0,04
Воронок	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	0,2
Рогатый жаворонок	–	–	ед.	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.
Сибирский конек	–	–	–	–	–	–	–	1,3	–	–	–	0,2
Краснозобый конек	–	37,1	5,5	–	–	4,3	–	5,4	–	–	2,1	4,8
Американский конек	7,8	4,2	50,2	17,2	–	8,7	–	5,9	1,5	13,4	60,6	8,5
Желтая трясогузка	–	–	–	–	–	–	–	3,1	–	–	–	0,2
Желтоголовая трясогузка	–	–	–	–	–	–	–	6,4	–	–	–	1,4
Горная трясогузка	4,1	5,6	–	ед.	–	–	10,7	2,1	0,5	–	–	2,3
Белая трясогузка	–	1,1	–	–	–	–	–	1,3	0,5	0,7	–	0,5
Кукша	0,9	6	–	–	–	–	–	0,2	–	–	–	0,7
Ворон	–	0,1	ед.	ед.	–	–	–	0,02	–	–	0,1	0,02
Свиристель	–	–	–	–	–	–	–	0,3	–	–	–	0,01
Сибирская завирушка	0,5	–	–	–	–	8,7	7,1	1,2	3,9	–	–	2,7
Пеночка-весничка	10,2	–	–	ед.	–	17,4	–	11,1	0,5	–	–	6,1
Пеночка-таловка	1,9	–	–	–	–	8,7	37,3	3,9	27,8	4,4	–	9,9
Пеночка-зарничка	1,9	–	–	–	–	–	–	–	3,3	–	–	0,7
Малая мухоловка	–	–	–	–	–	–	–	0,08	–	–	–	0,02
Обыкновенная каменка	0,4	7	5,5	15,8	–	4,3	–	1	–	–	9,8	2,3
Варакушка	13,2	7	–	6,4	9,9	–	9,2	3,8	3,7	26,2	2,1	7,4
Синехвостка	–	–	–	–	–	–	–	0,05	0,5	–	–	0,1
Бурый дрозд	0,9	1,4	–	ед.	11,1	6,5	–	7,1	9,8	18,2	–	5,6
Белобровик	–	–	–	–	–	2,2	–	–	1,3	–	–	0,4
Вьюрок	6	ед.	–	–	–	–	8,7	0,8	2,8	–	–	2,3
Обыкновенная чечетка	26,5	4,2	11,1	44,5	59,3	17,4	17,8	19	34,6	9,1	5,6	22,3
Пепельная чечетка	–	–	–	10,2	–	–	–	0,1	–	–	–	0,3
Обыкновенная чечевица	–	–	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–	0,02
Сибирская чечевица	–	–	–	–	–	–	–	0,05	0,5	–	–	0,1
Щур	–	–	–	ед.	ед.	–	–	0,05	–	–	–	0,1
Белокрылый клест	–	–	–	–	–	–	–	1	ед.	–	–	0,2
Полярная овсянка	–	–	11,1	–	–	8,7	–	3,3	0,5	9,1	–	2,7
Овсянка-крошка	25,7	20,1	5,5	ед.	–	13,1	8,2	15,2	7	18,2	–	13,5
Лапландский подорожник	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	ед.
Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**
Количество видов	**13**	**18**	**10**	**17**	**7**	**11**	**8**	**43**	**22**	**10**	**10**	**–**

Примечание: ед. — единичные встречи одиночных особей

Таблица 10. Население птиц лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (ос/км²)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Оз. Харпича	В среднем
Полевой лунь	–	–	–	ед.	ед.	–	–	ед.	ед.	ед.	ед.
Тетеревятник	0,01	0,1	0,05	ед.	0,2	–	ед.	0,4	0,17	0,1	0,1
Перепелятник	–	–	–	ед.	0,1	–	0,03	–	–	0,01	0,01
Зимняк	0,02	0,01	0,03	0,05	0,02	0,1	0,09	0,03	0,01	0,06	0,04
Беркут	–	–	–	ед.	ед.	+	ед.	–	–	–	+
Орлан-белохвост	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Кречет	–	ед.	ед.	ед.	–	–	–	–	–	–	ед.
Сапсан	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Чеглок	–	–	–	–	–	–	ед.	ед.	–	–	ед.
Дербник	0,1	0,15	0,2	0,2	0,6	0,2	0,5	0,4	0,4	0,3	0,3
Обыкновенная пустельга	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07	0,007
Белая куропатка	0,07	1,8	8	2,9	8	4	0,09	14,8	2,8	3	4,8
Каменный глухарь	–	–	–	–	ед.	ед.	1,3	1,5	0,5	0,01	0,3
Рябчик	–	–	–	–	–	–	–	1,4	–	–	0,1
Черныш	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Фифи	2,1	2	1,1	2,9	5	4	0,1	2,2	2,7	1,5	2,4
Сибирский пепельный улит	0,4	0,3	–	0,9	0,4	0,8	0,9	0,7	0,3	0,6	0,5
Бекас	–	0,15	0,1	0,2	0,7	–	–	–	0,15	0,01	0,1
Азиатский бекас	0,07	0,05	0,3	0,1	0,8	–	2,1	0,7	0,5	0,9	0,5
Кроншнеп-малютка	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–	0,1	0,02
Средний кроншнеп	–	–	–	0,05	0,2	0,3	0,04	0,08	0,08	0,2	0,1
Обыкновенная кукушка	–	0,01	0,04	0,03	0,04	0,01	0,03	0,5	0,06	0,01	0,07
Глухая кукушка	–	0,07	0,01	0,1	0,1	0,02	0,08	1,3	0,26	0,02	0,2
Болотная сова	–	–	–	0,05	ед.	–	–	ед.	0,02	ед.	0,007
Ястребиная сова	–	–	–	ед.	–	–	0,4	0,2	0,05	–	0,06
Вертишейка	0,07	–	–	–	–	–	0,2	0,05	–	–	0,03
Желна	–	ед.	–	–	–	–	0,3	–	–	–	0,03
Трехпалый дятел	0,7	0,3	ед.	0,3	1,3	3	1	2,7	0,05	0,4	1
Воронок	0,2	0,5	0,4	0,5	0,3	0,2	0,8	5,8	0,5	0,01	0,9
Лесной конек	–	–	–	–	–	–	0,3	–	–	–	0,03
Сибирский конек	0,8	2,8	–	0,25	–	–	–	–	1,3	–	0,5
Краснозобый конек	0,2	ед.	–	–	0,1	–	0,1	–	0,3	–	0,07
Желтая трясогузка	3,1	1,6	3,3	0,9	1,4	–	0,6	0,3	1,6	0,8	1,4
Желтоголовая трясогузка	–	–	0,2	2,6	1,3	12	0,9	1,7	2,7	0,4	2,2
Горная трясогузка	7,2	3	1,2	6,6	8	2	7,2	11,6	11	5	6,3
Белая трясогузка	5,2	5,2	4	15,4	9	22	3,1	12,2	8,9	7	7,2
Сибирский жулан	0,9	–	0,2	0,1	–	–	0,01	0,3	0,7	–	0,2
Серый сорокопут	0,9	0,1	0,4	0,5	–	1,5	0,8	1,1	0,5	–	0,6
Кукша	1,8	8	4	2,7	5	10	1,8	2,7	2,5	4,3	4,3
Черная ворона	–	0,03	ед.	–	ед.	–	0,1	–	ед.	ед.	0,01
Серая ворона	–	0,1	ед.	–	0,15	–	0,6	0,08	ед.	ед.	0,1

Таблица 10. (Продолжение.) Население птиц лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (ос/км²)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Р. Котуй	В среднем
Ворон	0,3	0,09	0,1	0,2	0,1	0,04	0,06	0,04	0,01	0,01	0,1
Свиристель	7,4	1,8	2,5	1	7,1	13	8,7	3,4	0,2	2	4,7
Сибирская завирушка	7,8	7,2	4,7	14,5	17	8,2	8,9	25,7	9,2	1,2	10,4
Пятнистый сверчок	–	–	–	–	–	–	–	–	0,2	–	0,02
Камышевка-барсучок	–	–	ед.	–	–	–	0,2	–	–	0,08	0,03
Пеночка-весничка	19,5	5,8	3	7,4	33	12	6,3	13,2	7,3	4,1	11,2
Пеночка-теньковка	–	–	0,2	–	0,9	–	1,5	3	0,9	0,2	0,7
Пеночка-таловка	48	38	27,9	117	75	78	52	72,5	167	34	71
Пеночка-зарничка	33	30	24	45	48	44	43	108	106	28	51
Малая мухоловка	2,1	0,2	1,2	1,3	1,9	2	7,1	4,3	1	1,3	2,2
Серая мухоловка	–	–	–	–	–	–	–	ед.	0,5	–	0,05
Черноголовый чекан	0,5	–	–	–	–	–	–	–	0,2	0,3	0,1
Обыкновенная каменка	–	–	2	0,2	0,5	–	0,03	–	0,2	1,3	0,4
Соловей-красношейка	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,3	0,03
Варакушка	4,1	2	1,1	6,5	21	26	0,7	8,8	4	5,2	7,9
Соловей-свистун	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Синехвостка	0,6	–	–	–	1,1	–	4,6	9,5	–	2,8	1,9
Дрозд Науманна	–	–	0,3	–	1	0,4	ед.	16,1	0,2	–	1,8
Бурый дрозд	25,6	16	13,5	16,5	26	17	28,3	29,8	19,5	27,2	21,9
Рябинник	4,2	–	–	–	0,3	–	3,5	0,7	–	0,3	0,9
Белобровик	7,5	0,3	–	0,05	8,5	0,4	5,7	9,1	1,8	11,7	4,5
Сибирский дрозд	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Сероголовая гаичка	1,8	4	0,4	2,8	1,4	2	0,8	0,5	3,1	0,5	1,7
Буроголовая гаичка	–	0,2	0,1	0,2	–	–	–	–	–	–	0,05
Полевой воробей	–	ед.	ед.	ед.	0,02	–	–	0,03	ед.	–	0,005
Домовой воробей	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	ед.
Вьюрок	20,1	30	21	14,8	58	6	85,2	42,5	86,7	16,8	38,1
Обыкновенная чечетка	15,6	32	55	44	47	44	72	61,3	109	37	51,7
Пепельная чечетка	–	1,2	3	–	–	–	0,2	0,2	1,7	–	0,6
Обыкновенная чечевица	0,5	–	–	1,7	4,1	–	2,1	6,4	4,7	0,4	2
Сибирская чечевица	–	–	–	–	–	–	–	0,1	0,7	–	0,08
Щур	–	0,01	0,1	2	1	0,8	0,07	0,4	ед.	–	0,4
Обыкновенный клест	–	–	0,2	–	–	–	–	–	–	–	0,02
Белокрылый клест	0,5	3,6	9	2,1	3,1	0,4	12	12,2	1,8	2,7	4,7
Обыкновенный снегирь	–	–	–	–	–	–	0,01	–	–	–	0,001
Полярная овсянка	1,1	0,8	–	2,7	1	–	0,01	4,1	3,8	–	1,3
Овсянка-ремез	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1	0,01
Овсянка-крошка	72	110	90	82,8	89	50	67,7	71,5	106	48,8	78,8
Итого	**295,1**	**309,5**	**289,9**	**400,1**	**488,7**	**364,4**	**434,1**	**566,1**	**673,6**	**251,1**	**404,7**
Количество видов	**38**	**44**	**46**	**49**	**50**	**35**	**56**	**58**	**57**	**51**	**–**

Примечание: ед. – единичные встречи одиночных особей;
+ – вид отмечался, но его обилие (в ос/км²) и доля участия (в %) не определялись.

Таблица 11. Доля участия видов в населении птиц лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (%)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Р. Котуй	В среднем
Полевой лунь	–	–	–	ед.	ед.	–	–	ед.	ед.	ед.	ед.
Тетеревятник	0,003	0,03	0,02	ед.	0,04	–	ед.	0,1	0,02	0,03	0,02
Перепелятник	–	–	–	ед.	0,02	–	0,01	–	–	0,004	0,002
Зимняк	0,01	0,003	0,01	0,01	0,004	0,02	0,03	0,005	0,001	0,02	0,01
Беркут	–	–	–	ед.	ед.	+	ед.	–	–	–	+
Орлан-белохвост	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Кречет	–	ед.	ед.	ед.	–	–	–	–	–	–	ед.
Сапсан	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Чеглок	–	–	–	–	–	–	ед.	ед.	–	–	ед.
Дербник	0,03	0,05	0,01	0,05	0,1	0,05	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
Обыкновенная пустельга	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	0,001
Белая куропатка	0,02	0,6	2,7	0,7	1,6	1,1	0,03	2,6	0,1	1,2	1,2
Каменный глухарь	–	–	–	–	ед.	ед.	0,4	0,3	0,1	0,003	0,1
Рябчик	–	–	–	–	–	–	–	0,2	–	–	0,02
Черныш	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Фифи	0,7	0,6	0,4	0,7	1	1,1	0,03	0,4	0,4	0,6	0,6
Сибирский пепельный улит	0,1	0,1	–	0,2	0,1	0,2	0,3	0,1	0,04	0,2	0,1
Бекас	–	0,05	0,03	0,05	0,1	–	–	–	0,02	0,004	0,002
Азиатский бекас	0,02	0,02	0,1	0,02	0,2	–	0,6	0,1	0,1	0,3	0,1
Кроншнеп-малютка	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	0,04	0,005
Средний кроншнеп	–	–	–	0,01	0,04	0,1	0,01	0,01	0,01	0,1	0,02
Обыкновенная кукушка	–	0,003	0,01	0,01	0,01	0,002	0,01	0,1	0,01	0,004	0,02
Глухая кукушка	–	0,02	0,003	0,02	0,02	0,005	0,02	0,2	0,04	0,01	0,05
Болотная сова	–	–	–	0,01	ед.	–	–	ед.	0,003	ед.	0,002
Ястребиная сова	–	–	–	ед.	–	–	0,1	0,03	0,01	–	0,01
Вертишейка	0,02	–	–	–	–	–	0,1	0,01	–	–	0,01
Желна	–	ед.	–	–	–	–	0,1	–	–	–	0,01
Трехпалый дятел	0,2	0,1	ед.	0,1	0,3	0,8	0,3	0,5	0,01	0,2	0,2
Воронок	0,07	0,2	0,1	0,1	0,1	0,05	0,2	1	0,1	0,004	0,2
Лесной конек	–	–	–	–	–	–	0,1	–	–	–	0,01
Сибирский конек	0,3	0,9	–	0,1	–	–	–	–	0,2	–	0,1
Краснозобый конек	0,07	ед.	–	–	0,02	–	0,03	–	0,04	–	0,02
Желтая трясогузка	1	0,5	1,1	0,2	0,3	–	0,2	0,05	0,2	0,3	0,3
Желтоголовая трясогузка	–	–	0,1	0,6	0,3	3,3	0,3	0,3	0,4	0,1	0,5
Горная трясогузка	2,4	1	0,4	1,6	1,6	0,5	2,1	2	1,6	2	1,5
Белая трясогузка	1,8	1,7	1,4	3,8	1,8	6	0,1	2,1	1,3	2,8	1,8
Сибирский жулан	0,3	–	0,1	0,02	–	–	0,003	0,05	0,1	–	0,05
Серый сорокопут	0,3	0,03	0,1	0,1	–	0,4	0,2	0,2	0,1	–	0,1
Кукша	0,6	2,6	1,4	0,7	1	2,7	0,5	0,5	0,4	1,7	1,1
Черная ворона	–	0,01	ед.	–	ед.	–	0,03	–	ед.	ед.	0,002
Серая ворона	–	0,03	ед.	–	0,03	–	0,2	0,1	ед.	ед.	0,02

Таблица 11. (Продолжение.) Доля участия видов в населении птиц лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (%)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Оз. Аян	Оз. Кутарамакан	Оз. Кета	Оз. Собачье	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	Р. Котуй	В среднем
Ворон	0,1	0,03	0,03	0,05	0,02	0,01	0,02	0,1	0,001	0,004	0,02
Свиристель	2,5	0,6	0,9	0,2	1,4	3,6	2,5	0,6	0,03	0,8	1,2
Сибирская завирушка	2,6	2,3	1,6	3,6	3,5	2,2	2,6	4,5	1,4	0,5	2,6
Пятнистый сверчок	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	0,005
Камышевка-барсучок	–	–	ед.	–	–	–	0,1	–	–	0,03	0,01
Пеночка-весничка	6,6	1,9	1	1,8	6,7	3,3	1,8	2,3	1,1	1,6	2,8
Пеночка-теньковка	–	–	0,1	–	0,2	–	0,4	0,5	0,1	0,1	0,2
Пеночка-таловка	16,3	12,3	9,6	29,2	15,3	21,4	15,2	12,8	24,8	13,5	17,5
Пеночка-зарничка	11,2	9,7	8,2	11,2	9,8	12,1	12,5	19,1	15,7	11,5	12,6
Малая мухоловка	0,7	0,1	0,4	0,3	0,4	0,5	2,1	0,7	0,1	0,5	0,5
Серая мухоловка	–	–	–	–	–	–	–	ед.	0,1	–	0,01
Черноголовый чекан	0,2	–	–	–	–	–	–	–	0,03	0,1	0,02
Обыкновенная каменка	–	–	0,7	0,05	0,1	–	0,01	–	0,03	0,5	0,1
Соловей-красношейка	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,1	0,01
Варакушка	1,4	0,6	0,4	1,6	4,3	7,1	0,2	1,5	0,6	2,1	1,9
Соловей-свистун	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Синехвостка	0,2	–	–	–	0,2	–	1,3	1,7	–	1,1	0,5
Дрозд Науманна	–	–	0,1	–	0,2	0,1	ед.	2,8	0,03	–	0,4
Бурый дрозд	8,7	5,2	4,6	4,1	5,3	4,7	8,2	5,3	2,9	10,8	5,4
Рябинник	1,4	–	–	–	0,1	–	1	0,1	–	0,1	0,2
Белобровик	0,2	0,1	–	0,01	1,7	0,1	1,7	1,6	0,3	4,7	1,1
Сибирский дрозд	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	ед.
Сероголовая гаичка	0,6	1,3	0,1	0,7	0,3	0,5	0,2	0,1	0,4	0,2	0,4
Буроголовая гаичка	–	0,1	0,03	0,05	–	–	–	–	–	–	0,01
Полевой воробей	–	ед.	ед.	ед.	0,004	–	–	0,005	ед.	–	0,001
Домовой воробей	–	–	–	–	–	–	–	–	ед.	–	ед.
Вьюрок	6,8	9,7	7,2	3,7	11,9	1,6	24,8	7,5	12,9	6,7	9,4
Обыкновенная чечетка	5,3	10,3	18,9	11	9,6	12,1	21	10,8	16,2	14,7	12,8
Пепельная чечетка	–	0,4	1	–	–	–	0,1	0,03	0,2	–	0,1
Обыкновенная чечевица	0,2	–	–	0,4	0,8	–	0,6	1,1	0,7	0,1	0,5
Сибирская чечевица	–	–	–	–	–	–	–	0,02	0,1	–	0,02
Щур	–	0,003	0,03	0,5	0,2	0,2	0,02	0,1	ед.	–	0,1
Обыкновенный клест	–	–	0,1	–	–	–	–	–	–	–	0,004
Белокрылый клест	0,2	1,2	3,1	0,5	0,6	0,1	3,5	2,1	0,3	1,1	1,2
Обыкновенный снегирь	–	–	–	–	–	–	ед.	–	–	–	ед.
Полярная овсянка	0,4	0,3	–	0,7	0,2	–	0,003	0,7	0,6	–	0,3
Овсянка-ремез	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,04	0,002
Овсянка-крошка	24,4	35,6	31	20,7	18,2	13,7	19,7	12,6	15,7	19,4	19,4
Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**
Количество видов	**38**	**44**	**46**	**49**	**50**	**35**	**56**	**58**	**57**	**51**	**–**

Примечание: ед. – единичные встречи одиночных особей;
+ – вид отмечался, но его обилие (в ос/км^2) и доля участия (в %) не определялись.

Таблица 12. Население птиц водных местообитаний плато Путорана в гнездовой период (особей на 1 км береговой линии)

Виды / Высотный пояс	В среднем по гольцам	Доля участия (%)	В среднем по под-гольцам	Доля участия (%)	В среднем по лесному поясу	Доля участия (%)
Краснозобая гагара	–	–	–	–	0,15	2,5
Чернозобая гагара	0,2	3,7	0,2	1,9	0,28	4,7
Белоклювая гагара	–	–	–	–	0,002	0,03
Пискулька	–	–	–	–	0,03	0,5
Гуменник	–	–	0,15	1,4	0,09	1,5
Лебедь-кликун	–	–	–	–	0,005	0,08
Чирок-свистунок	–	–	0,6	5,8	0,2	3,3
Свиязь	0,07	1,3	–	–	0,14	2,3
Шилохвость	–	–	0,15	1,4	0,1	1,6
Широконоска	–	–	–	–	0,005	0,08
Красноголовая чернеть	–	–	–	–	0,005	0,08
Хохлатая чернеть	–	–	0,6	5,8	0,013	0,2
Морская чернеть	–	–	–	–	0,005	0,08
Морянка	0,3	5,5	1	9,7	0,24	4
Обыкновенный гоголь	–	–	0,2	1,9	0,33	5,5
Синьга	0,1	1,8	1	9,7	0,27	4,5
Обыкновенный турпан	0,15	2,8	1,1	10,7	0,03	0,5
Луток	–	–	–	–	0,005	0,08
Длинноносый крохаль	0,12	2,2	–	–	0,33	5,5
Большой крохаль	0,015	0,3	–	–	0,35	5,8
Галстучник	0,6	11,1	–	–	0,16	2,7
Фифи	–	–	1,2	11,6	0,07	1,1
Сибирский пепельный улит	0,5	9,2	1,7	16,5	0,43	7,2
Перевозчик	0,5	9,2	–	–	0,33	5,5
Мородунка	–	–	–	–	0,03	0,5
Круглоносый плавунчик	–	–	–	–	0,001	0,02
Турухтан	0,15	2,8	–	–	–	–
Кулик-воробей	0,45	8,3	–	–	–	–
Белохвостый песочник	0,45	8,3	0,1	1	0,05	0,8
Бекас	–	–	–	–	0,015	0,2
Азиатский бекас	–	–	–	–	0,01	0,2
Малая чайка	0,001	0,02	–	–	0,4	6,6
Серебристая чайка	0,18	3,3	0,15	1,4	0,45	7,5
Сизая чайка	0,32	5,9	0,5	4,8	0,23	3,8
Речная крачка	–	–	–	–	0,04	0,6
Полярная крачка	1,3	24	1,7	16,5	1,1	18,3
Итого	**5,4**	**100**	**10,3**	**100**	**6**	**100**
Количество видов	**17**	**–**	**14**	**–**	**36**	**–**

Таблица 13. Население птиц рек лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (особей на 1 км береговой линии)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Р. Курейка	Р. Северная	В среднем
Краснозобая гагара	0,02	–	0,2	0,2	0,1
Чернозобая гагара	–	0,14	0,1	0,4	0,16
Гуменник	–	0,07	0,3	0,001	0,09
Лебедь-кликун	–	–	0,001	0,001	0,001
Чирок-свистунок	0,04	0,17	1	0,03	0,3
Свиязь	0,03	0,001	0,6	0,14	0,2
Шилохвость	–	0,005	0,5	0,001	0,13
Широконоска	–	–	0,004	–	0,001
Хохлатая чернеть	0,01	0,005	0,004	0,01	0,007
Морская чернеть	0,003	–	0,001	0,001	0,001
Морянка	0,005	0,5	0,2	0,001	0,18
Обыкновенный гоголь	0,16	0,01	1,1	0,7	0,5
Синьга	0,002	0,17	0,2	0,6	0,24
Обыкновенный турпан	0,001	0,1	0,001	0,005	0,03
Луток	0,001	–	–	–	0,001
Длинноносый крохаль	0,2	0,07	0,3	0,7	0,3
Большой крохаль	0,19	0,7	1	0,01	0,5
Галстучник	0,16	0,1	0,002	0,3	0,14
Черныш	–	–	–	0,01	0,002
Фифи	0,02	0,05	0,002	0,3	0,09
Большой улит	–	–	–	0,005	0,001
Сибирский пепельный улит	0,53	1,1	0,9	0,07	0,6
Перевозчик	0,54	0,5	0,5	0,8	0,6
Мородунка	0,03	–	–	0,2	0,06
Белохвостый песочник	0,12	0,02	0,001	0,14	0,07
Бекас	0,002	–	0,001	0,001	0,001
Азиатский бекас	0,02	–	0,001	0,008	0,007
Малая чайка	0,02	–	0,005	2	0,5
Серебристая чайка	0,07	0,4	0,7	0,1	0,3
Сизая чайка	0,02	–	0,2	0,9	0,3
Речная крачка	–	–	–	0,001	0,001
Полярная крачка	0,48	1,4	1,1	2	1,2
Итого	**2,7**	**5,5**	**8,9**	**9,6**	**6,6**
Количество видов	**24**	**19**	**27**	**30**	**–**

Таблица 14. Доля участия в населении птиц рек лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (%)

Виды / Районы	Р. Микчангда	Р. Аян	Р. Курейка	Р. Северная	В среднем
Краснозобая гагара	0,7	–	2,2	2,1	1,5
Чернозобая гагара	–	2,5	1,1	4,2	2,4
Гуменник	–	1,3	3,4	0,01	1,4
Лебедь-кликун	–	–	0,01	0,01	0,01
Чирок-свистунок	1,5	3,1	11,2	0,3	4,5
Свиязь	1,1	0,02	6,7	1,4	3
Шилохвость	–	0,1	5,6	0,01	2
Широконоска	–	–	0,04	–	0,01
Хохлатая чернеть	0,4	0,1	0,04	0,1	0,1
Морская чернеть	0,1	–	0,01	0,01	0,01
Морянка	0,2	9,1	2,2	0,01	2,7
Обыкновенный гоголь	5,9	0,2	12,3	7,3	7,6
Синьга	0,1	3,1	2,2	6,2	3,6
Обыкновенный турпан	0,04	1,8	0,01	0,05	0,4
Луток	0,04	–	–	–	0,01
Длинноносый крохаль	7,4	1,3	3,4	7,3	4,5
Большой крохаль	7	12,7	11,2	0,1	7,6
Галстучник	5,9	1,8	0,02	3,1	2,1
Черныш	–	–	–	0,1	0,03
Фифи	0,7	0,9	0,02	3,1	1,4
Большой улит	–	–	–	0,05	0,01
Сибирский пепельный улит	19,6	20	10,1	0,7	9,1
Перевозчик	20	9,1	5,6	8,3	9,1
Мородунка	1,1	–	–	2,1	1
Белохвостый песочник	4,4	0,4	0,01	1,4	1,1
Бекас	0,1	–	0,01	0,01	0,01
Азиатский бекас	0,7	–	0,01	0,08	0,1
Малая чайка	0,7	–	0,06	20,8	7,6
Серебристая чайка	2,6	7,3	7,9	1	4,5
Сизая чайка	0,7	–	2,2	9,4	4,5
Речная крачка	–	–	–	0,01	0,01
Полярная крачка	17,8	25,4	12,3	20,8	18,2
Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Таблица 15. Население птиц озер лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (особей на 1 км береговой линии)

Виды / Районы	Оз. Аян	Оз. Накомякен	Оз. Собачье	Оз. Кета	Оз. Кутарамакан	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Северное	Оз. Агата Нижняя	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	В среднем
Краснозобая гагара	–	0,1	0,01	0,01	0,01	0,3	0,25	0,3	0,3	0,2	0,2
Чернозобая гагара	0,5	0,6	0,24	0,05	0,5	0,3	1,1	0,5	0,3	0,3	0,4
Белоклювая гагара	0,03	–	–	0,01	0,01	–	–	–	–	–	0,005
Пискулька	–	0,01	0,01	0,05	0,1	0,2	0,07	0,14	–	–	0,06
Гуменник	–	0,01	0,01	0,15	–	0,07	0,5	0,02	0,03	0,1	0,09
Лебедь-кликун	–	0,01	0,01	0,01	0,01	0,03	–	0,01	0,01	–	0,01
Чирок-свистунок	0,1	0,25	0,04	0,1	0,4	0,04	0,01	0,15	0,4	0,2	0,17
Свиязь	0,01	–	0,04	0,35	0,05	0,15	0,01	0,01	0,2	0,05	0,08
Шилохвость	0,1	–	0,02	–	0,14	–	–	0,01	0,1	0,2	0,06
Широконоска	–	0,01	–	–	0,25	–	–	–	–	–	0,03
Красноголовая чернеть	–	0,2	0,01	–	0,04	0,01	–	–	–	–	0,03
Хохлатая чернеть	–	–	–	0,01	0,16	0,02	0,06	–	–	0,1	0,02
Морская чернеть	–	0,01	–	–	0,05	–	0,03	–	–	0,01	0,01
Морянка	0,4	0,01	0,07	1,6	0,8	0,01	0,01	0,01	0,1	0,04	0,3
Обыкновенный гоголь	0,03	0,14	0,16	0,25	0,04	0,16	0,2	0,3	0,2	0,2	0,17
Синьга	0,07	0,7	0,09	0,6	0,9	0,1	0,3	0,1	0,05	0,2	0,3
Обыкновенный турпан	0,04	0,18	0,02	0,01	0,1	–	–	–	–	–	0,03
Луток	0,02	–	–	–	–	–	–	–	0,01	0,1	0,01
Длинноносый крохаль	0,3	0,3	0,17	0,3	0,15	0,3	0,6	0,6	0,5	0,4	0,36
Большой крохаль	0,2	0,15	0,03	0,04	0,07	0,07	–	0,8	0,4	0,13	0,2
Галстучник	0,5	0,03	0,3	0,15	0,1	0,3	–	0,01	0,1	0,3	0,18
Фифи	–	0,04	–	–	0,09	0,08	0,01	0,07	0,1	0,17	0,06
Сибирский пепельный улит	0,6	0,15	0,1	0,3	0,4	0,04	0,2	0,15	0,4	0,3	0,26
Перевозчик	0,2	0,02	–	0,03	0,02	0,17	0,1	0,04	0,1	0,04	0,07
Мородунка	–	0,04	–	0,01	–	–	–	–	0,1	–	0,01
Круглоносый плавунчик	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	0,003
Белохвостый песочник	0,05	–	–	–	–	0,2	–	–	0,03	0,01	0,03
Бекас	0,1	–	–	–	0,02	–	–	–	0,2	–	0,03
Азиатский бекас	–	–	–	–	0,02	0,01	–	–	–	–	0,003
Малая чайка	–	0,4	0,1	–	0,03	0,2	1	–	–	1,2	0,3
Серебристая чайка	0,7	1	0,5	0,6	0,3	0,5	0,8	1	0,3	0,6	0,6
Сизая чайка	–	0,02	0,1	–	–	0,2	0,2	0,1	0,7	0,3	0,16
Речная крачка	–	0,03	–	–	–	–	0,06	0,2	0,2	0,4	0,09
Полярная крачка	1,1	1	0,7	0,6	0,8	1,1	1,6	1,2	1,4	1,4	1,1
Итого	**5,0**	**5,4**	**2,7**	**5,2**	**5,6**	**5,1**	**7,1**	**5,9**	**6,3**	**6,9**	**5,4**
Количество видов	**19**	**25**	**20**	**22**	**27**	**24**	**20**	**21**	**25**	**24**	**–**

Таблица 16. Доля участия видов в населении птиц озер лесного пояса плато Путорана в гнездовой период (%)

Виды / Районы	Оз. Аян	Оз. Накомякен	Оз. Собачье	Оз. Кета	Оз. Кутарамакан	Оз. Дюпкун Курейский	Оз. Северное	Оз. Агата Нижняя	Оз. Агата Верхняя	Оз. Някшингда	В среднем
Краснозобая гагара	–	1,8	0,4	0,2	0,2	5,9	3,5	5,1	4,8	2,9	3,7
Чернозобая гагара	10	11,1	8,9	1	8,9	5,9	15,5	8,5	4,8	4,3	7,4
Белоклювая гагара	0,6	–	–	0,2	0,2	–	–	–	–	–	0,1
Пискулька	–	0,2	0,4	1	1,8	3,9	1	2,4	–	–	1,1
Гуменник	–	0,2	0,4	2,9	–	1,3	7	0,3	0,5	1,4	1,7
Лебедь-кликун	–	0,2	0,4	0,2	0,2	0,6	–	0,2	0,2	–	0,2
Чирок-свистунок	2	4,6	1,5	1,9	7,1	0,8	0,1	2,5	6,3	2,9	3,1
Свиязь	0,2	–	1,5	6,7	0,9	2,9	0,1	0,2	3,2	0,7	1,5
Шилохвость	2	–	0,7	–	2,5	–	–	0,2	1,6	2,9	1,1
Широконоска	–	0,2	–	–	4,5	–	–	–	–	–	0,5
Красноголовая чернеть	–	3,7	0,4	–	0,7	0,2	–	–	–	–	0,5
Хохлатая чернеть	–	–	–	0,2	2,8	0,4	0,8	–	–	1,4	0,4
Морская чернеть	–	0,2	–	–	0,9	–	0,4	–	–	0,1	0,2
Морянка	8	0,2	2,6	30,7	14,3	0,2	0,1	0,2	1,6	0,6	5,5
Обыкновенный гоголь	0,6	2,6	5,9	4,8	0,7	3,1	2,8	5,1	3,2	2,9	3,1
Синьга	1,4	13	3,3	11,5	16,1	2	4,2	1,7	0,8	2,9	5,5
Обыкновенный турпан	0,8	3,3	0,7	0,2	1,8	–	–	–	–	–	0,5
Луток	0,4	–	–	–	–	–	–	–	0,2	1,4	0,2
Длинноносый крохаль	6	5,5	6,3	5,8	2,7	5,9	8,4	10,2	7,9	5,8	6,7
Большой крохаль	4	2,8	1,1	0,8	1,2	1,4	–	13,5	6,3	1,9	3,7
Галстучник	10	0,5	11,1	2,9	1,8	5,9	–	0,2	1,6	4,3	3,3
Фифи	–	0,7	–	–	1,6	1,6	0,1	1,2	1,6	2,5	1,1
Сибирский пепельный улит	12	2,8	3,7	5,8	7,1	0,8	2,8	2,5	6,3	4,3	4,8
Перевозчик	4	0,4	–	0,6	0,3	3,3	1,4	0,7	1,6	0,6	1,3
Мородунка	–	0,7	–	0,2	–	–	–	–	1,6	–	0,2
Круглоносый плавунчик	–	–	–	–	–	–	–	–	0,5	–	0,05
Белохвостый песочник	1	–	–	–	–	3,9	–	–	0,5	0,1	0,5
Бекас	2	–	–	–	0,3	–	–	–	3,2	–	0,5
Азиатский бекас	–	–	–	–	0,3	0,2	–	–	–	–	0,05
Малая чайка	–	7,4	3,7	–	0,5	3,9	14,1	–	–	17,4	5,5
Серебристая чайка	14	18,5	18,5	11,5	5,3	9,8	11,3	16,9	4,8	8,7	11,1
Сизая чайка	–	0,4	3,7	–	–	3,9	2,8	1,7	11,1	4,3	3
Речная крачка	–	0,5	–	–	–	–	0,8	3,4	3,2	5,8	1,7
Полярная крачка	22	18,5	25,9	11,5	14,3	21,6	22,5	20,3	22,2	20,3	20,4
Итого	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**	**100**

Таблица 17. Локально повышенные плотности населения на некоторых участках озерно-речной системы плато Путорана в гнездовой период

Виды / Районы	Р. Някшингда		Р. Орон		Р. Эпекли-Сен		Р. Северная	
	К	Д	К	Д	К	Д	К	Д
Краснозобая гагара	–	–	1,6	3,6	–	–	0,2	1,9
Чернозобая гагара	–	–	3,3	7,4	0,7	1	0,4	3,8
Чирок-свистунок	0,2	2,3	–	–	–	–	0,03	0,3
Свиязь	–	–	–	–	5	7	0,14	1,3
Шилохвость	–	–	–	–	0,1	0,1	–	–
Хохлатая чернеть	1,3	15,1	0,6	1,3	0,8	1,1	0,01	0,1
Морянка	–	–	–	–	0,3	0,4	–	–
Обыкновенный гоголь	–	–	3,3	7,4	–	–	0,7	6,7
Синьга	–	–	0,3	0,7	0,6	0,8	0,6	5,7
Обыкновенный турпан	–	–	–	–	1,2	1,7	0,005	0,05
Длинноносый крохаль	–	–	7	15,6	3	4,2	0,7	6,7
Большой крохаль	0,4	4,6	1	2,2	–	–	0,01	0,1
Золотистая ржанка	–	–	–	–	–	–	0,01	0,1
Галстучник	–	–	–	–	0,2	0,3	0,3	2,9
Черныш	–	–	–	–	–	–	0,01	0,1
Фифи	4	46,6	–	–	1	1,4	0,3	2,9
Большой улит	–	–	–	–	–	–	0,005	0,05
Сибирский пепельный улит	–	–	0,5	1,1	–	–	0,07	0,7
Перевозчик	1,3	15,1	–	–	–	–	0,8	7,6
Мородунка	–	–	–	–	1,2	1,7	0,2	1,9
Турухтан	–	–	–	–	–	–	0,005	0,05
Кулик воробей	–	–	–	–	–	–	0,01	0,1
Белохвостый песочник	–	–	–	–	0,2	0,3	0,14	1,3
Бекас	–	–	–	–	0,3	0,4	–	–
Азиатский бекас	–	–	–	–	–	–	0,008	0,08
Средний кроншнеп	–	–	–	–	0,5	0,7	0,01	0,1
Малая чайка	–	–	–	–	25	35	2	19,2
Серебристая чайка	–	–	1,6	3,6	8,7	12,2	0,1	0,9
Сизая чайка	–	–	1,6	3,6	0,2	0,3	0,9	8,6
Речная крачка	–	–	–	–	0,5	0,7	–	–
Полярная крачка	1,4	16,3	4	8,9	10	14	2	19,2
Береговая ласточка	–	–	10	22,3	12	16,7	0,6	5,7
Воронок	–	–	10	22,3	–	–	0,2	1,9
Итого	**8,6**	**100**	**44,8**	**100**	**71,5**	**100**	**10,5**	**100**

Примечание: **К** *– число особей на 1 км береговой линии;* **Д** *– доля участия в населении (%);* **Орон** *и* **Эпекли-Сен** *– полноводные реки-протоки, соединяющие крупные озера*

Таблица 18. Неравномерность размещения птиц на оз.Дюпкун Курейский в гнездовой период

Виды / Районы	На оз. Дюпкун в среднем				В дельтах рек, впадающих в оз. Дюпкун			
	А		В		А		В	
	К	Д	К	Д	К	Д	К	Д
Краснозобая гагара	0,11	3,1	0,11	2,8	0,42	3,4	0,4	2,6
Чернозобая гагара	0,3	8,6	0,3	7,7	1	8	1	6,2
Пискулька	0,18	5,1	0,43	11	0,83	6,7	2,7	17
Лебедь кликун	0,03	0,9	0,03	0,8	0,42	3,4	0,4	2,6
Чирок-свистунок	0,06	1,7	0,06	1,5	0,53	4,3	0,5	3,3
Свиязь	0,12	3,4	0,15	3,8	1,3	10,5	1,7	10,6
Чирок-трескунок	0,01	0,3	0,01	0,3	0,12	1	0,1	0,7
Красноголовая чернеть	0,01	0,3	0,01	0,3	–	–	–	–
Обыкновенный гоголь	0,16	4,6	0,25	6,4	0,25	2	1,3	8,1
Синьга	0,11	3,1	0,11	2,8	–	–	–	–
Длинноносый крохаль	0,14	4	0,14	3,6	0,46	3,7	0,5	2,9
Большой крохаль	0,03	0,9	0,03	0,7	–	–	–	–
Галстучник	0,07	2	0,08	2	0,5	4	0,7	4,4
Сибирский пепельный улит	0,03	0,9	0,03	0,7	0,03	0,2	0,3	0,2
Перевозчик	0,17	4,9	0,17	4,4	0,7	5,6	0,7	4,4
Малая чайка	0,25	7,1	0,25	6,4	0,3	2,4	0,3	1,9
Серебристая чайка	0,5	14,5	0,5	13	0,7	5,6	0,7	4,4
Сизая чайка	0,09	2,6	0,09	2,3	–	–	–	–
Полярная крачка	1,1	32	1,1	30	4,8	39	4,8	30,7
Итого	**3,5**	**100**	**3,8**	**100**	**12,4**	**100**	**16**	**100**

Примечание:

А – *обилие исключительно взрослых особей;*

В – *суммарное обилие взрослых особей и появившихся молодых;*

К – *количество особей на 1 км береговой линии;*

Д – *доля участия в населении (%).*

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 7

Глава 1. **Районы и методы исследований, объем выполненных работ** 21

1.1. Районы и сроки полевых исследований 21
1.2. Методы исследований, объем и количественные показатели выполненных работ 24
1.3. Основные понятия и термины 28

Глава 2. **Краткая история исследований авифауны гор Азиатской Субарктики** 31

2.1. Краткая история исследований авифауны Полярного и Приполярного Урала 31
2.2. Краткая история исследований авифауны плато Путорана 32
2.3. Краткая история исследований авифауны Анабарского плато 34
2.4. Краткая история исследований авифауны гор Якутии (хребты Верхоянский, Черского, Кулар, Полоусный) 34
2.5. Краткая история исследований авифауны Колымского нагорья 36
2.6. Краткая история исследований авифауны Корякского нагорья 36
2.7. Общее состояние изученности авифауны гор Азиатской Субарктики . . . 37

Глава 3. **Особенности среды обитания и специфика формирования пространственной дифференциации фауны и населения птиц гор Азиатской Субарктики** 39

3.1. Общие физико-географические особенности гор Азиатской Субарктики как среды обитания птиц 39
3.2. Формирование авифауны в ледниковых ландшафтах гольцов 49
3.3. Формирование сообществ птиц в районах образования долинных наледей 58
3.4. Гидрологические факторы, определяющие формирование авифауны 65

Глава 4. **Общие закономерности высотно-ландшафтной дифференциации авифауны гор Азиатской Субарктики** 73

4.1. Структура гольцовой авифауны гор Азиатской Субарктики 73
4.2. Структура подгольцовой авифауны гор Азиатской Субарктики 89
4.3. Структура авифауны лесного пояса гор Азиатской Субарктики 109

Глава 5. **Закономерности формирования и динамики пространственно-временной структуры населения птиц гор Азиатской Субарктики . . . 131**

5.1. Общие закономерности формирования структуры гнездового населения птиц в условиях высотной поясности гор Азиатской Субарктики . . . 131
5.2. Внутрирегиональная изменчивость плотности и структуры гнездового населения птиц в пределах отдельно взятой горной страны . . . 137
5.3. Закономерности пространственной изменчивости гнездового населения птиц гор Азиатской Субарктики в пределах о днородного ландшафта . . . 152
5.4. Закономерности вертикальной изменчивости гнездового населения птиц гор Азиатской Субарктики в пределах однородного ландшафта . . . 164
5.5. Общие закономерности формирования гнездового населения птиц озерно-речной системы гор Азиатской Субарктики . . . 169
5.6. Закономерности сезонной динамики населения птиц в горах Азиатской Субарктики . . . 176

Глава 6. **Современное состояние авифауны гор Азиатской Субарктики как отражение закономерностей ее формирования и динамики . . . 188**

6.1. Таксономическая структура авифауны гор Азиатской Субарктики; региональные фаунистические различия . . . 188
6.2. Широтная и меридиональная дифференциация авифауны гор Азиатской Субарктики . . . 194
6.3. Особенности формирования вертикальной неоднородности авифауны гор Азиатской Субарктики . . . 210
6.4. Автономность формирования орнитокомплексов различных высотных поясов гор Азиатской Субарктики . . . 215
6.5. Общность происхождения и формирования авифауны гор и равнин Севера Азии . . . 220
6.6. Фаунистическая и географо-генетическая структура авифауны гор Азиатской Субарктики. Территориальная удаленность как фактор различий региональных авифаун . . . 237
6.7. Расширение ареалов как закономерный компонент формирования и динамики авифауны гор Азиатской Субарктики . . . 250
6.8. Вертикальная составляющая ареала и изменение высотного распределения видов с широтой и долготой . . . 263

Выводы . . . 268
Summary . . . 271
Список литературы . . . 291
Приложение . . . 319

Романов Алексей Анатольевич

Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики

научное издание

Рецензенты:
доктор биологических наук, профессор Э.В. Рогачева
доктор биологических наук П.С. Томкович

Ответственный редактор:
доктор биологических наук, профессор В.М. Галушин

Оригинал-макет и дизайн Л.Езеровой
Перевод на английский язык А.Поповкиной
Корректор Л. Великанова
Фото на обложке А.Романова
Фотографии: С.Голубева, А.Романова, С.Рупасова, З.Янченко

Утверждено к печати Научно-техническим советом ФГБУ «Заповедники Таймыра»

Объем издания 360 с.
Подписано в печать: 22.11.2013. Гарнитура Ньютон.
Обрезной формат 162х235 мм
Формат 62х94, 1/8. Бумага мелованная
Усл. печ. л. 45. Тираж 1500 экз.

Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира

Москва • 2013