

РЕГИОНАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 598.2.9591.553(571.56)

А.А. Романов¹**ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ
В ГОРНО-ТАЕЖНОМ ПОЯСЕ ПЛАТО ПУТОРАНА**

Проанализированы эколого-географические закономерности пространственной дифференциации населения птиц в пределах горно-северотаяжного высотного пояса плато Путорана. Исследования проведены в 1988–2018 гг. в северных, южных, западных и восточных частях региона. Обследование велось методом маршрутного учета на трансектах неограниченной ширины на высотах до 1412 м над уровнем моря. В пределах лесного пояса с максимальной плотностью птицами заселяются леса в устьях и поймах рек, в нижних частях горных склонов, и значительно слабее – леса на плоских приозерных и речных террасах. Плотность населения выше на горных склонах южной экспозиции, занятых высокоствольными лесами с густым подлеском. В угнетенных и разреженных лесах на склонах северной экспозиции плотность населения птиц резко сокращается. Мозаичное размещение многих видов птиц на плато Путорана поддерживается горно-котловинным характером местности и склономостью территориальных пар целого ряда неколонизальных видов формировать дисперсные моновидовые поселения. В три раза чаще образуются поливидовые территориальные поселения, состоящие из трех–пяти видов воробьеобразных, что, возможно, указывает на более активное освоение горно-субарктических ландшафтов целыми сообществами птиц, нежели отдельными видами. В нижней части горно-таежного пояса концентрируется около 90% особей всех птиц – обитателей лесного пояса. В случае высотной инверсии лесной растительности птицы распределяются значительно более равномерно. Виды, обычно гнездящиеся в нижней части лесного пояса, местами образуют второй эшелон расселения в верхней его части. Формирование этой полосы расселения обусловлено «опущенным эффектом», экологическими адаптациями видов, а также опытом «запечатления» молодыми птицами горных ландшафтов в период послегнездовых вертикальных кочевок.

Ключевые слова: распространение, гнездование, видовое разнообразие, лес, высотный пояс

Введение. Итоги представленных исследований лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку биоразнообразия плато Путорана. Несмотря на то что известны обобщающие работы по высотно-ландшафтному распределению птиц в горах Северной Азии [Кишинский, 1988; Романов, 1996, 2013; Романов и др., 2019], эколого-географические аспекты пространственной дифференциации населения птиц внутри каждого высотного пояса растительности до сих пор изучены неудовлетворительно. В подавляющем большинстве опубликованных орнитологических работ, посвященных горам Северной Азии, изучение закономерностей распределения птиц по различным местообитаниям, расположенным в пределах одного высотного пояса, не ставилось основной целью исследований. Поэтому в плане познания пространственной изменчивости населения птиц в условиях однородного ландшафта эти работы фрагментарны, а существующие обзорные работы [Блинова, Равкин, 2008, Вартапетов, Гермогенов, 2011; Равкин и др., 2014] весьма генерализованы по отношению к рассматриваемой проблематике.

Цель работы – выявление эколого-географических закономерностей дифференциации населения

птиц по основным местообитаниям в пределах горно-таежного пояса плато Путорана. В соответствии с этим решались пять основных задач: 1) определение показателей обилия видов и плотности населения в различных местообитаниях горно-таежного пояса; 2) выявление уровня мозаичности пространственного распределения птиц; 3) установление факторов внешней среды, определяющих пространственную дифференциацию населения птиц; 4) установление влияния моновидовых и поливидовых гнездовых поселений на пространственную дифференциацию населения птиц; 5) выявление основных закономерностей вертикального распределения птиц в пределах горно-таежного пояса.

Материалы и методы исследований. Исследования проводились с мая по август 1988–2018 гг. на плато Путорана – крайней северо-западной оконечности Средне-Сибирского плоскогорья. Район исследований расположен между 65°00'–71°00' с. ш. и 90°00'–100°00' в. д. Географическое положение упоминаемых в тексте обследованных пунктов плато Путорана: р. Аян (69°00'–69°20' с. ш., 93°30'–94°30' в. д.), оз. Кутарамакан (68°35'–68°50' с. ш., 91°30'–92°30' в. д.), оз. Някшингда (67°00' с. ш., 93°30' в. д.), р. Курейка (68°21' с. ш.; 94°00' в. д.),

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, кафедра биогеографии географического факультета, профессор, докт. биол. н.; e-mail: putorana05@mail.ru

оз. Агата Верхняя (66°58'–67°23' с. ш., 91°55'–93°00' в. д.). В соответствии с вертикальной дифференциацией растительности различают горно-таежный (лесной), подгольцовый (горные редколесья и кустарники) и гольцовый (горно-тундровый) высотнo-ландшафтнoе пояса [Норин, 1986; Карта «Зоны и типы...», 1999]. Основная лесoобразующая порода – лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). На западе также обычна лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). Оба вида формируют чистые древостои, а в западной части плато (до 90° в. д. на севере и до 94° в. д. на юге) с елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и березой извилистой (*Betula tortuosa* Ledeb.) формируют широко распространенные там елово-березово-лиственничные леса высотой до 25 м. Подлесок состоит из березы карликовой (*Betula nana* L.), ольхи кустарниковой (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar), различных видов ив: енисейской (*Salix jenisseensis* (F. Schmidt) Flod.), шерстистой (*S. lanata* L. s.l.), копьевидной (*S. Hastate* L.), сизой (*S. glauca* L.). Сомкнутость крон в пойменно-устьевых лесах и лесах нижних частей хорошо дренированных горных склонов южной экспозиции – 0,4–0,6. Сомкнутость крон в разреженных лесах на плоских приозерных и речных террасах, а также на склонах северной экспозиции – 0,2–0,3. Площадь арены исследований составила около 250 000 км². Суммарная протяженность пеших учетных маршрутов, проведенных на высотах до 1412 м над уровнем моря по методике Ю.С. Равкина [1967], составила 6921 км: 4063 км – в горно-таежном, 238 км – в подгольцовом, 1204 км – в гольцовом поясах. Доминантами считались виды, доля обилия которых составляет 10% и более от общей плотности населения; субдоминантами – виды, доля обилия которых составляет 1–10%. Лидирующими по обилию считались виды, занимающие в населении данного местообитания 1–5-е места по показателю обилия, фоновыми – все зарегистрированные виды, обилие которых не менее 1 ос./км². Весьма многочисленными считались виды с обилием более 100 ос./км², многочисленными – 10–99 ос./км², обычными – 1–9 ос./км², редкими – менее 0,9 ос./км². В номенклатуре и при составлении списков птиц мы следовали Е.А. Коблику, В.Ю. Архипову [2014] с некоторыми дополнениями.

Результаты исследований. От подножия к вершинам плато Путорана происходит смена видового состава и сокращение общей плотности населения птиц: от 405 ос./км² в горно-таежном поясе до 164 ос./км² в подгольцовом и 62 ос./км² в гольцовом поясе. При этом выявлена пространственная изменчивость (дискретность) населения птиц в пределах горно-таежного высотнo-ландшафтнoе пояса, что предопределено мозаичностью растительного покрова, орографическими и геоморфологическими особенностями местности на разных участках, различной крутизной склонов и ориентацией их по отношению к сторонам горизонта, механическим составом и степенью дренажа грунтов.

На севере плато Путорана наиболее высокоствольные и густые лиственничные леса с обильным подлеском из ольхи кустарниковой и ивняка развиты в пойме р. Аян. Менее высокие лиственничники почти без подлеска, мозаично чередующиеся с угнетенными лиственничными рединами, приурочены к надпойменным террасам и коренным берегам. За исключением овсянки-крошки (*Ocyris pusillus* (Pallas)), территориальные пары которой распределены в долине р. Аян более или менее повсеместно во всех типах лиственничников, распределение по территории здесь всех остальных видов птиц типично дискретное: очаговое, островное или точечное, часто даже в пределах одного биотопа. Максимальна концентрация птиц в пойменных (1132 ос./км²) и устьевых лиственничниках (605 ос./км²). При этом на долю пойменно-устьевых лесов приходится не более 15% всей облесенной площади долины р. Аян, поэтому подобные участки, насыщенные птицами, редки. Плотность населения птиц меньше в лиственничниках нижней части склонов юго-восточной экспозиции (457 ос./км²) и на надпойменных террасах (236–260 ос./км²), а минимальна (89 ос./км²) в разреженных средневисотных лиственничниках на склонах северо-западной экспозиции (табл. 1).

Неравномерность размещения различных видов птиц в лесных местообитаниях долины р. Аян усиливается вполне определенной биотопической избирательностью многих из них. Например, 90% всех территориальных пар сибирской завирушки (*Prunella montanella* (Pallas)), таловки (*Phylloscopus borealis* (J.H. Blasius)), зарнички (*Phylloscopus inornatus* (Blyth)) и выюрка (*Fringilla montifringilla* (L.)) концентрируются в высокоствольных и густых лиственничных лесах склонов и пойм, где их обилие максимально (см. табл. 1). Даже в лиственничниках на надпойменных террасах они заселяют в первую очередь небольшие участки высокоствольного леса, обычно приуроченные к долинам мелких водотоков. Около 60% всех территориальных пар зарничек и выюрков в долине р. Аян гнездятся в подобных лесных участках, площадь которых относительно площади всей облесенной части долины не превышает 20%.

Плотность населения птиц в лиственничниках на надпойменных террасах р. Аян северо-западной экспозиции в целом не намного ниже (236 ос./км²), чем на террасах юго-восточной экспозиции (260 ос./км²). При этом обилие зарнички в лесах на берегу юго-восточной экспозиции в шесть раз больше, 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 временными и постоянными водотоками более интенсивно. Последние здесь не только более многочисленны, но и имеют более оформленные, разработанные долины, обильно зарастающие высокоствольным лиственничником и ольхой кустарниковой, что и привлекает сюда зарничек. Подобные процессы на противополо-

Таблица 1

Гнездовое население птиц лиственных лесов в долине р. Аян

Вид	Пойменный лес		Устьевой лес		Леса в нижней части склонов плато				Лес на надпойменных террасах			
					Северо-западная экспозиция		Юго-восточная экспозиция		Берег юго-восточной экспозиции		Берег северо-западной экспозиции	
	О	Д	О	Д	О	Д	О	Д	О	Д	О	Д
Тетеревятник	1,3	0,1	–	–	–	–	0,1	0,02	–	–	–	–
Зимняк	–	–	–	–	–	–	0,06	0,01	–	–	–	–
Орлан-белохвост	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Дербник	–	–	–	–	–	–	0,3	0,06	0,1	0,04	–	–
Белая куропатка	5,3	0,5	–	–	–	–	5,0	1,1	2,0	0,8	2,0	0,8
Фифи	9,3	0,8	7,2	1,2	–	–	1,2	0,3	1,8	0,7	8,8	3,6
Бекас	–	–	–	–	–	–	–	–	0,45	1,7	2,0	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	0,2	–	–	–	–
Воронок	–	–	1,8	0,3	–	–	–	–	–	–	–	–
Сибирский конек	–	–	–	–	–	–	–	–	4,0	1,5	—	—
Берингийская желтая трясогузка	–	–	–	–	–	–	5,0	1,1	5,8	2,2	–	–
Горная трясогузка	5,3	0,5	–	–	8,0	9,0	6,0	1,3	1,4	0,5	2,0	0,8
Белая трясогузка	14,8	1,3	12,6	2,1	–	–	6,0	1,3	3,2	1,2	2,0	0,8
Серый сорокопуд	–	–	–	–	–	–	–	–	0,4	0,1	–	–
Кукша	20	1,8	5,4	0,9	–	–	6	1,3	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	–	–	8,0	1,3	–	–	1,0	0,2	5,0	1,9	2,0	0,8
Сибирская завирушка	24,0	2,1	–	–	8,0	9,0	30,0	6,6	4,6	1,8	2,0	0,8
Весничка	9,3	0,8	–	–	–	–	2,0	0,4	3,6	1,4	6,0	2,5
Таловка	116,0	10,3	68,0	11,3	8,0	9,0	88,0	19,2	24,0	9,2	22,0	9,0
Зарничка	222,0	19,2	90,0	14,9	–	–	72,0	15,7	24,0	9,2	4,0	1,6
Малая мухоловка	–	–	–	–	–	–	2,0	0,4	–	–	–	–
Варакушка	–	–	3,6	0,6	–	–	12,0	2,6	3,6	1,4	4,0	1,6
Бурый дрозд	46,7	4,6	14,0	2,3	4,0	4,5	19,3	4,2	14,5	5,6	14,0	5,7
Белобровик	–	–	–	–	–	–	–	–	0,4	0,1	–	–
Буроголовая гаичка	–	–	3,6	0,6	–	–	–	–	–	–	–	–
Сероголовая гаичка	18,7	1,6	18,0	3,0	–	–	6,0	1,3	5,8	2,2	–	–
Вьюрок	174,0	15,5	58,6	9,6	–	–	36,0	7,9	10,0	3,8	8,4	3,4
Обыкновенная чечетка	200,0	17,4	88,0	14,6	25,0	28,0	18,0	3,9	34,0	12,1	19,0	7,8
Пепельная чечетка	–	–	36,0	6,0	–	–	–	–	–	–	–	–
Белокрылый клест	5,3	0,5	1,8	0,3	12,0	13,5	18,0	3,9	0,8	0,3	–	–
Полярная овсянка	–	–	–	–	–	–	–	–	2,0	0,8	–	–
Овсянка-крошка	260,0	23,0	188,0	31,0	24,0	27,0	122,0	27,0	102,0	38,2	128,0	55,9
Всего	1132	100	605	100	89	100	457	100	260	100	236	100

Примечание: О – обилие (ос./км²); Д – доля участия в населении (%); + – вид отмечен вне учетов.

ложном берегу менее интенсивны, вследствие чего заросли кустарников значительно более разрежены и занимают меньшую площадь, что и лимитирует обилие этого вида пеночек. 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./км²) и крайне бедным видовым составом ($n = 7$), при полном отсутствии таких фоновых видов как, например, зарничка и вьюрок (см. табл. 1). В лесах на склонах юго-восточной экспозиции значительно выше видовое богатство ($n = 38$) и плотность населения птиц (457 ос./км²), а обилие сибирской завирушки (30 ос./км²), таловки (88 ос./км²), зарнички (72 ос./км²), бурого дрозда (*Turdus eunomus* (Temminck)) (19 ос./км²), вьюрка (36 ос./км²) вполне сопоставимо с соответствующими показателями в пойменно-устьевых лесах (см. табл. 1).

В котловине оз. Някшингда на юге плато Путора-на выявлены различия между населением птиц относительно небольших равнинных межгорных котловин и населением подножий и склонов горных массивов.

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 елово-березово-лиственничные леса с обильным и густым подлеском из березы карликовой, ольхи кустарниковой, различных видов ив. Плотность населения птиц в склоновых высоких и густых лесах в 1,5 раза выше (794 ос./км²), чем в разреженных лесах равнинной южной части котловины (553 ос./км²). Вероятно, лесные местообитания на горных склонах оптимальны для горной трясогузки (*Motacilla cinerea* (Tunstall)), сибирской завирушки, таловки, зарнички и вьюрка, обилие которых здесь составляет 14, 14, 240, 124, 144 ос./км², тогда как в равнинной южной части котловины их обилие не превышает, соответственно, 8, 4, 4, 94, 88, 28 ос./км².

Обширные плоские приозерные и речные террасы широкой южной части котловины оз. Някшингда на 80% покрыты средневисотными (7–10 м) разреженными лиственничными лесами (обычно без подлеска), где плотность населения птиц минимальна (236 ос./км²) (табл. 2).

Относительно равномерно в подобных лиственничниках размещены 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 плотность населения максимальна (808–1324 ос./км²) в пойменно-устьевых елово-березово-лиственничных (или лиственничных) лесах, как правило высокоствольных, с обильным и густым подлеском. Эти биотопы занимают не более 20% площади в нижней полосе лесного пояса, но 70–90% территориальных пар большинства видов, населяющих его, концентрируется именно здесь. Среди этих видов вьюрок, таловка, зарничка, весничка (*Phylloscopus trochilus* (L.)), сибирская завирушка, желтоголовая трясогузка (*Motacilla citreola* (Pallas)), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pallas)) (см. табл. 2). Другие участки с повышенной плотностью населения (780 ос./км²) 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. Большая часть территориальных пар всех упомянутых видов населяет склоновые леса до высоты 250 м над уровнем моря. Выше этой отметки, вплоть до верхней границы леса, в меньшем числе и более эпизодически встречаются сибирская завирушка, таловка, малая мухоловка (*Ficedula parva* (Bechstein)), 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 в нижней полосе лесного пояса местами носит явно выраженный островной характер. Кроме этого, в сравнении с более гористой северной оконечностью озера здесь намного выше обилие азиатского черноголового чекана (*Saxicola maurus* (Pallas)), веснички, варакушки (*Luscinia svecica* (L.)), обыкновенной чечевицы, полярной овсянки (*Schoeniclus pallasi* (Cabanis)), т. е. видов опушечно-кустарникового комплекса, которые даже входили в число фоновых или лидирующих на открытых безлесных участках. Объясняется это тем, что существенная разреженность древостоя на плоских приозерных террасах в сочетании с широким распространением заболоченных кустарниковых пустошей создают оптимальные условия для формирования местообитаний, столь привлекательных для этих птиц.

Закономерность, в соответствии с которой плотность населения птиц и обилие многих видов достигают максимальных показателей в лесах на берегах (склонах) южной экспозиции и пойменно-устьевых лесах, выявлена также в долине р. Курейки и котловине оз. Агата Верхняя (табл. 3).

Таблица 2

Гнездовое население птиц лесов у южной оконечности оз. Някшингда

Вид	Елово-березово-лиственничные леса в пойме р. Амундыкан		Елово-березово-лиственничные леса в пойме р. Корито		Устьевые елово-березово-лиственничные леса		Лиственничники на склонах юго-западной экспозиции		Лиственничники на склонах восточной экспозиции		Лиственничники на плоских приозерных террасах	
	О	Д	О	Д	О	Д	О	Д	О	Д	О	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	8,0	1,0	5,5	0,5	—	—	—	—	—	—
Сибирский пепельный улит	—	—	4,0	0,5	1,8	0,1	—	—	—	—	—	—
Бекас	5,0	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Азиатский бекас	—	—	2,0	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	—	—	—	—	—	—
Берингийская желтая трясогузка	—	—	—	—	5,5	0,5	—	—	—	—	—	—
Желтоголовая трясогузка	32,3	2,4	16,0	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—
Горная трясогузка	—	—	16,0	2,0	21,5	1,8	16,0	2,0	12,4	3,4	—	—
Белая трясогузка	15,4	1,2	—	—	24,6	2,1	—	—	—	—	—	—
Серый сорокопуд	—	—	—	—	1,0	0,08	—	—	—	—	0,7	0,3
Кукша	—	—	—	—	2,7	0,2	—	—	6,0	1,7	—	—
Свиристель	8,0	0,6	—	—	—	—	—	—	—	—	1,7	0,7
Сибирская завирушка	—	—	—	—	24,6	2,1	40,0	5,2	—	—	—	—
Весничка	193,8	14,6	8,0	1,0	19,2	1,6	—	—	—	—	3,4	1,4
Таловка	258,3	19,6	168,0	20,9	266,0	22,5	260,0	33,4	73,6	20,5	19,2	8,1
Зарничка	275,4	20,8	224,0	27,7	223,0	19,4	110,0	14,1	100,0	27,7	22,6	9,6
Малая мухоловка	—	—	8,0	1,0	—	—	16,0	2,0	—	—	—	—
Серая мухоловка	—	—	—	—	2,8	0,2	—	—	—	—	—	—
Варакушка	32,3	2,4	8,0	1,0	8,3	0,7	—	—	—	—	—	—
Бурый дрозд	8,0	0,6	20,0	2,5	21,0	1,8	23,6	2,9	19,0	5,3	6,1	2,6
Белобровик	—	—	8,0	1,0	8,5	0,7	—	—	—	—	—	—
Сероголовая гаичка	—	—	8,0	1,0	—	—	8,0	1,0	—	—	1,4	0,6
Вьюрок	32,3	2,4	56,0	7,0	168,0	14,2	172,0	22,2	—	—	14,0	6,0
Обыкновенная чечетка	137,0	10,3	68,0	8,5	241,0	20,5	86,0	11,0	—	—	18,0	7,6
Обыкновенная чечевица	—	—	16,0	2,0	19,2	1,6	—	—	—	—	1,4	0,6
Сибирская чечевица	—	—	—	—	5,5	0,5	8,0	1,0	—	—	—	—
Белокрылый клест	—	—	—	—	2,7	0,2	8,0	1,0	—	—	—	—
Овсянка-крошка	243,0	18,4	168,0	20,9	93,8	8,0	32,0	4,1	150,0	41,4	145,6	61,8
Всего	1324	100	808	100	1177	100	780	100	361	100	236	100

Примечание: О – обилие (ос./км²); Д – доля участия в населении (%).

Обсуждение результатов. Установлено, что большинство видов птиц (как дендрофилов, так и кустарниково-опушечных) находят оптимальные условия обитания в устьевых и пойменных лесах, заселяемых наиболее плотно. Большая численность характерна также для высоких и средневысотных лесов с густым подлеском, широко представленных в нижних частях хорошо дренированных гор-

ных 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.

На распределение птиц в горных условиях плато Путорана непосредственно влияют экспозиция и

Таблица 3

Гнездовое население птиц лесов в долине р. Курейки и котловине оз. Агата Верхняя

Вид	Долина р. Курейки						Котловина оз. Агата Верхняя			
	Пойменно-устьевые лиственничники		Лиственничники на склонах южной экспозиции		В целом по лесному поясу		Елово-березово-лиственничные леса на берегу южной экспозиции		Лиственничники на берегу северной экспозиции	
	О	Д	О	Д	О	Д	О	Д	О	Д
Тетеревятник	—	—	—	—	—	—	0,2	0,03	—	—
Перепелятник	—	—	—	—	0,1	0,02	—	—	—	—
Зимняк	—	—	—	—	0,05	0,01	0,02	0,003	—	—
Орлан-белохвост	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Дербник	—	—	—	—	0,07	0,02	0,3	0,05	—	—
Белая куропатка	—	—	—	—	—	—	5,0	0,8	—	—
Каменный глухарь	0,5	0,05	—	—	0,1	0,02	1,1	0,2	1,0	0,4
Рябчик	—	—	—	—	—	—	2,0	0,3	—	—
Черныш	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Фифи	1,0	0,1	—	—	0,1	0,02	1,7	0,3	2,0	0,9
Сибирский пепельный улит	1,5	0,2	—	—	0,1	0,02	1,3	0,2	+	—
Азиатский бекас	7,5	0,8	—	—	1,0	0,3	0,1	0,01	1,8	0,8
Средний кроншнеп	—	—	—	—	0,02	0,005	+	—	—	—
Обыкновенная кукушка	0,5	0,05	—	—	0,01	0,002	0,2	0,03	0,1	0,04
Глухая кукушка	0,25	0,03	0,07	0,01	0,1	0,02	2,0	0,3	0,3	0,1
Болотная сова	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Ястребиная сова	1,5	0,2	0,1	0,02	0,4	0,1	—	—	1,0	0,4
Вертишейка	—	—	—	—	0,1	0,02	0,2	0,03	—	—
Желна	1,0	0,1	—	—	0,3	0,08	—	—	—	—
Трехпалый дятел	2,0	0,2	+	—	0,3	0,08	3,0	0,5	—	—
Воронок	—	—	—	—	0,6	0,15	1,3	0,2	—	—
Лесной конек	+	—	—	—	0,4	0,1	—	—	—	—
Берингийская желтая трясогузка	1,0	0,1	—	—	0,2	0,05	0,3	0,05	—	—
Желтоголовая трясогузка	2,0	0,2	—	—	0,3	0,08	0,3	0,05	—	—
Горная трясогузка	5,0	0,5	—	—	1,8	0,5	6,0	0,9	—	—
Белая трясогузка	4,0	0,4	—	—	1,0	0,3	7,0	1,1	1,0	0,4
Сибирский жулан	—	—	—	—	—	—	0,3	0,05	—	—
Серый сорокопут	—	—	—	—	—	—	—	—	1,8	0,8
Кукша	2,5	0,3	0,7	0,1	1,4	0,4	1,2	0,2	1,8	0,8
Черная ворона	+	—	—	—	0,1	0,02	—	—	—	—
Серая ворона	1,0	0,1	0,5	0,09	0,1	0,02	0,1	0,01	—	—
Ворон	2,5	0,3	—	—	0,03	0,01	+	—	—	—
Свиристель	15,0	1,6	4,5	0,8	4,4	1,1	2,0	0,3	1,8	0,8
Сибирская завирушка	39,0	4,1	6,9	1,2	9,0	2,3	30,0	4,6	4,4	1,9
Камышевка-барсучок	2,0	0,2	—	—	0,6	0,15	—	—	—	—
Весничка	11,0	1,1	—	—	2,0	0,5	14,0	2,2	2,0	0,9
Теньковка	5,5	0,6	+	—	1,4	0,4	3,0	0,5	—	—
Таловка	94,0	9,8	92,0	16,2	60,2	15,5	159,0	24,5	67,0	29,6
Зарничка	124,0	13,0	22,0	3,9	24,5	6,3	177,0	27,3	51,0	22,6
Малая мухоловка	16,0	1,7	7,0	1,2	4,6	1,2	9,0	1,4	—	—
Обыкновенная каменка	+	—	0,7	0,1	0,1	0,02	—	—	—	—
Варакушка	3,0	0,3	—	—	0,4	0,1	5,2	0,8	—	—
Синехвостка	4,0	0,4	5,5	1,0	2,3	0,6	28,0	4,3	—	—
Оливковый дрозд	—	—	—	—	—	—	0,3	0,05	—	—
Дрозд Науманна	—	—	—	—	—	—	12,0	1,8	10,0	4,4
Бурый дрозд	46,0	4,8	31,0	5,4	23,7	6,1	20,0	3,1	14,0	6,2
Рябинник	5,0	0,5	—	—	1,0	0,3	0,1	0,01	—	—
Белобровик	30,0	3,1	0,7	0,1	5,7	1,5	5,2	0,8	7,0	3,1
Сибирский дрозд	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Сероголовая гаичка	—	—	—	—	0,2	0,05	3,0	0,5	—	—
Полевой воробей	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Вьюрок	222,0	23,2	173,0	30,4	101,0	26,0	60,0	9,2	15,0	6,6
Обыкновенная чечетка	149,0	15,6	108,0	19,0	73,0	18,8	20,0	3,1	13,0	5,7
Обыкновенная чечевица	4,0	0,4	0,7	0,1	2,3	0,6	6,0	0,9	1,0	0,4
Сибирская чечевица	—	—	—	—	—	—	0,6	0,1	—	—
Белокрылый клест	41,0	4,3	26,0	4,6	12,7	3,3	9,0	1,4	—	—
Полярная овсянка	—	—	—	—	—	—	0,5	0,08	—	—
Овсянка-крошка	111,0	11,6	90,0	15,8	50,6	13,0	50,0	7,7	29,0	12,8
Всего	955	100	569	100	388	100	649	100	226	100

Примечание: О – обилие (ос./км²); Д – доля участия в населении (%); + – вид отмечен вне учетов.

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. Эти закономерности выявлены во всех обследованных пунктах плато Путорана и других горных регионах Северной Азии [Романов, 2013; Романов и др. 2019].

Неравномерный, мозаичный, а порой и буквально точечный характер размещения многих видов птиц на плато Путорана поддерживается горно-котловинным характером местности, мозаичным чередованием участков оптимальных биотопов, субоптимальных и непригодных для обитания. Эффект подобного размещения усиливается также склонностью целого ряда неколонизальных видов образовывать гнездовые агрегации, когда их территориальные пары селятся недалеко друг от друга. При этом обширное пространство аналогичного местообитания вокруг такого поселения, биотопически ничем не отличающееся от заселенного участка, остается абсолютно незаселенным. 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, вероятно, нормальна для птиц при сравнительно низкой общей численности [Кишинский, 1988].

В Арктике и Субарктике у многих видов пригодные местообитания заселены лишь частично и далеки от потенциально возможного «наполнения». В этих условиях стремление к агрегативности неколонизальных видов птиц заметно отчетливее, чем на сплошном ареале в более южных регионах [Кишинский, 1988; Рябицев, 1993]. В пределах горно-таежного пояса плато Путорана такую агрегативность проявляют пискунья (*Anser erythropus* (L.)), галстучник (*Charadrius hiaticula* (L.)), средний кроншнеп (*Numenius phaeopus* (L.)), кроншнеп-малютка (*Numenius minutus* (Gould)), береговая ласточка (*Riparia riparia* (L.)), воронка (*Delichon urbicum* (L.)), рябинник (*Turdus pilaris* (L.)), зарничка. Гнездовые участки каждого из этих видов обычно располагаются достаточно компактно, образуя дисперсные моновидовые поселения.

В Арктике и Субарктике также широко распространены поливидовые 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

(*Falco peregrinus* (Tunstall)) пользуются краснозобые казарки (*Branta ruficollis* (Pallas)) [Кречмар, 1966; Зырянов, 1989; Рябицев, 1993; Харитонов и др., 2007]. Под защитой белой совы (*Nyctea scandiaca* (L.)) гнездятся гуси (*Anser*), казарки (*Branta*), гаги (*Somateria*) [Summer et al., 1994; Харитонов и др., 2009]. Рядом с гнездами зимняков (*Buteo lagopus* (Pontoppidan)) на Ямале находили гнездящихся белошеких казарок (*Branta leucopsis* (Bechstein)), гуменников (*Anser fabalis* (Latham)), пискунь [Калякин, 1989], а в горных условиях плато Путорана – скопления гнезд воронков [Романов, 2013]. У гнезд полярных крачек (*Sterna paradisaea* (Pontoppidan)) на плато Путорана гнездятся морянки (*Clangula hyemalis* (L.)) и галстучники [Романов, 2013], на Ямале – морянки и круглоносые плавунчики (*Phalaropus lobatus* (L.)) [Рябицев, 1993]. В горно-таежном поясе плато Путорана в качестве вида покровителя для обыкновенных чечеток (*Acanthis flammea* (L.)) выступает бурый дрозд, защищающий свои гнезда от кукушек (*Perisoreus infaustus* (L.)) и других разорителей. В 1988–2018 гг. мы ежегодно находили здесь два-три таких «совместных поселения» [Романов, 2013]. Аналогичным образом, под защитой рябинников чечетки гнездятся на севере Европы [Slagsvold, 1982] и на Ямале [Рябицев, 1993], а вьюрки – на севере Скандинавии [Slagsvold, 1982].

По итогам наших исследований 1988–2018 гг. выявлен еще один малоизвестный тип поливидовых ассоциаций, который, как оказалось, весьма широко распространен в горно-субарктических условиях плато Путорана. Поливидовые ассоциации образуют одну-две территориальные пары трех-пяти видов воробьеобразных (Passeriformes) на одном небольшом участке, вокруг которого на значительном расстоянии (0,3–20 км) в пределах абсолютно идентичных условий этих видов нет. Эти ассоциации образуют мелкие виды воробьеобразных, 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. Установлено, что на плато Путорана подобного рода поливидовые ассоциации ($n = 447$) встречаются более чем в три раза чаще, чем моновидовые ($n = 131$). Разница в пользу поливидовых ассоциаций высоко достоверна ($P = 0,0001$). В лесном поясе поливидовые ассоциации обычно образуют сибирская завирушка, бурый дрозд, таловка, зарничка и вьюрок, в подгольцовом и гольцовом поясах – весничка, варакушка и полярная овсянка [Романов, 2003; 2006; 2015; Романов и др., 2007]. Возможно, причина преимущественного формирования поливидовых ассоциаций заключается в существовании определенной самоорганизации сообществ птиц – тенденции поддерживать экологически, а затем, видимо, эволюционно закрепленную плотность населения, определенное сочетание и интенсивность взаимодействия между разными вида-

ми даже при минимальном количестве особей в условиях «недонаселенности» горно-субарктических ландшафтов. В условиях 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. Это согласуется со взглядами на сообщества как целостные самоорганизующиеся живые системы, способные эволюционировать [Шварц, 1973; Северцов, 1990; Чернов, 2008].

Размещение птиц по высотному профилю в пределах горно-таежного пояса плато Путорана подчиняется одной главной закономерности: повышенной их концентрации в нижних частях пояса. Именно этим определяется вертикальное изменение обилия различных видов. На юге 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 указанные виды птиц (как и большинство остальных) заселяют леса наиболее плотно обычно до высот 150 м над уровнем моря. В данной полосе максимального заселения отмечается около 90% особей всех птиц – обитателей лесного пояса. На севере плато 95% особей всех территориальных птиц, обитающих в горно-таежном поясе, также осваивают его нижнюю часть до высоты 200 м над уровнем моря. Выше, как правило, проникают лишь единичные сибирские завирушки, таловки, бурые дрозды, обыкновенные чечетки, овсянки-крошки [Романов, 2013].

В некоторых котловинах крупных горных озер плато Путорана выражена высотная инверсия лесной растительности [Пармузин, 1959]. Например, в котловине оз. Кутарамакан на западе плато Путорана полноценная лесная растительность в силу инверсии поднимается по склону до 450–500 м над уровнем моря. Здесь, в верхней части лесного пояса, растут более крупные деревья, значительно обильнее густой и плотный подлесок. В этих экологических условиях основная масса птиц не концентрируется в нижней части лесного пояса и распределена более или менее равномерно по всем его уровням. Полоса максимального расселения птиц становится намного шире, ее верхняя граница поднимается значительно выше, чем в районах без проявления высотной инверсии, а обилие горной трясогузки, сибирской завирушки, таловки, бурого дрозда, вьюрка, щура (*Pinicola enucleator* (L.)) достигает максимальных значений в верхней части лесного пояса [Романов, 1996].

Ряд видов, характерных для лесных ландшафтов плато Путорана и обычно гнездящихся в самой нижней части лесного пояса, местами образуют второй «верхний эшелон» расселения в более высоко расположенных уровнях высотного профиля: верхней части лесного и нижней части подгольцового

поясов. Как, например, показали исследования в бассейне р. Курейка (центр плато Путорана), наиболее многочисленно население птиц самой нижней части лесного пояса, охватывающей пойму реки, нижнюю надпойменную террасу и подножие склонов плато (см. табл. 3). Для пойменных лесных опушек и прибрежных зарослей кустарников характерны камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus* (L.)), весничка, теньковка (*Phylloscopus collybita* (Vieillot)), варакушка, обыкновенная чечевица. В пойменных, высокоствольных, густых лесах с обильным подлеском держатся сибирская завирушка, зарничка, малая мухоловка, синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pallas)). На опушках этих высокоствольных лесов, особенно тех их участках, где распространены заросли высоких древовидных ивняков, обычны белобровик (*Turdus iliacus* (L.)) 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 демонстрируют таловка и вьюрок. Они распространены в лесах на склонах плато более или менее повсеместно, а показатели их обилия в склоновых лесах лишь ненамного меньше, чем 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. Возможно, формирование второй верхней полосы расселения у сибирской завирушки, таловки, варакушки и вьюрка обусловлено так называемым «опушечным эффектом». В более общей трактовке – эффектом повышения биологического разнообразия экотона на границе двух различных природно-территориальных комплексов [Чернов, 2008]. Кроме этого, «диапоясное» размещение некоторых видов птиц обусловлено экологически тесными связями с зарослями кустарников, которые обычно максимально широко распространены в нижней и верхней частях горно-таежного пояса плато Путорана. Аналогичная закономерность выявлена также в Корякском и Колымском нагорьях [Кишинский, 1968; 1980] и в горах Камчатки [Лобков, 1986].

Повышенное обилие некоторых воробьеобразных, ежегодно успешно гнездящихся не только в нижней, но и в верхней части лесного пояса, может объясняться также опытом «запечатления» ими этих

горных ландшафтов в период послегнездовых кочевок первого года жизни. Дело в том, что на плато Путорана молодые птицы ежегодно в поисках корма совершают послегнездовые кочевки из нижних высотно-ландшафтных поясов в верхние. Именно в этот период годового жизненного цикла у них определяется выбор района будущего гнездования. Происходит «запечатление и образование связи» с территорией будущего гнездования [Рыжановский, 1997]. Массовый и очень быстрый подъем выводков вверх по горным склонам позволяет многим молодым птицам успешно «запечатлеть» ландшафт верхней части лесного пояса или даже подгольцов как образ потенциально возможного места гнездования. Вероятно, в том числе и этим обстоятельством объясняется формирование второй верхней полосы расселения у сибирской завирушки, таловки, варакушки и выюрка, а также повсеместное гнездование (хотя и в небольшом количестве) в верхней части лесного пояса бурого дрозда, обыкновенной чечетки и овсянки-крошки.

Выводы:

– в пределах горно-таежного высотно-ландшафтного пояса плато Путорана выявлено островное пространственное распространение птиц, что предопределено мозаичностью растительного покрова, орографическими и геоморфологическими особенностями местности, различной крутизной склонов и ориентацией их по отношению к сторонам горизонта, механическим составом и степенью дренажа грунтов;

– установлено, что большинство видов птиц (как лесных, так и кустарниково-опушечных) находят оптимальные условия обитания в пойменно-устьевых лесах, заселяемых наиболее плотно. Высокая 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;

– наиболее богатые сообщества птиц с повышенной плотностью населения в пределах лесного пояса формируются на горных склонах южной экспозиции, занятых высокоствольными лесами с густым подлеском. В угнетенных и разреженных ле-

сах на склонах северной экспозиции, где сокращается теплообеспеченность и увеличивается продолжительность залегания снега, плотность населения птиц заметно сокращается;

– мозаичное размещение многих видов птиц на плато Путорана поддерживается горно-котловинным характером местности, чередованием участков оптимальных биотопов и непригодных для обитания. Эффект такого размещения усиливается склонностью территориальных пар ряда неколонизальных видов селиться недалеко друг от друга. Это связано с особенностями популяционной организации – тенденции поддерживать эволюционно закрепленное оптимальное обилие и частоту контактов при любом количестве особей;

– установлено, что в условиях плато Путорана поливидовые ассоциации встречаются более чем в три раза чаще, чем моновидовые. В условиях 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;

– почти на всей территории плато Путорана наблюдается повышенная концентрация птиц в нижних частях горно-таежного пояса. В гнездовой период здесь держится около 90% особей всех птиц – обитателей лесного пояса. Там, где выражена высотная инверсия лесной растительности, основная масса птиц распределена более или менее равномерно по всем высотным уровням. Полоса максимального расселения птиц становится намного шире, ее верхняя граница поднимается значительно выше;

– ряд видов, характерных для лесных ландшафтов плато Путорана и обычно гнездящихся в самой нижней части лесного пояса, местами образуют второй «верхний эшелон» расселения в вышерасположенных уровнях высотного профиля: верхней части лесного и нижней части подгольцового поясов. Формирование второй верхней полосы расселения обусловлено «опушечным эффектом» повышения биологического разнообразия на границе двух природно-территориальных комплексов, экологическими адаптациями видов к освоению кустарниковых местообитаний, а также опытом «запечатления» молодыми птицами горных ландшафтов в период послегнездовых вертикальных кочевок из нижних высотно-ландшафтных поясов в верхние.

Благодарности. Подготовка публикации финансирована грантом МГУ имени М.В. Ломоносова для поддержки ведущих научных школ МГУ «Депозитарий живых систем Московского университета» в рамках Программы развития МГУ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блинова Т.К., Равкин Ю.С. Орнитофаунистическое районирование Северной Евразии // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15. № 1. С. 101–121.
- Вартапетов Л.Г., Гермогенов Н.И. Орнитофаунистическое районирование Средней и Восточной Сибири // Птицы Сибири: структура и динамика фауны, населения и популяций. Труды Института систематики и экологии животных СО РАН. Вып. 47. М., 2011. С. 7–28.
- Зырянов А.А. Размножение краснозобых казарок под покровительством различных видов птиц // Взаимодействие организмов в тундровых экосистемах. Сыктывкар, 1989. С. 124–125.
- Калякин В.Н. Хищные птицы в экосистемах Крайнего Севера // Птицы в сообществах тундровой зоны. М.: Наука, 1989. С. 51–112.
- Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий». Масштаб 1: 8 000 000 / гл. ред. Г.Н. Огуреева; пояснительный текст и легенда к карте. М.: ЭКОР, 1999. 2 с.
- Кищинский А.А. Птицы Колымского нагорья. М.: Наука, 1968. 184 с.
- Кищинский А.А. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука, 1980. 336 с.
- Кищинский А.А. Орнитофауна северо-востока Азии. М.: Наука, 1988. 288 с.
- Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: списки видов // Зоологические исследования. № 14. М.: Товарищество научных изданий ММК, 2014. 171 с.
- Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.; Л., 1966. С. 185–312.
- Лобков Г.Е. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 291 с.
- Норин Б.Н. Общая характеристика растительности // Горные фитоценологические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. С. 164–168.
- Пармузин Ю.П. Инверсия лесной растительности в горах Путорана // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 9. С. 1303–1307.
- Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
- Равкин Ю.С., Богомолова Е.Н., Николаева О.Н., Железнова Т.К. Районирование Северной Евразии по фауне наземных позвоночных и классификация их по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. 2014. № 2. С. 163–181.
- Романов А.А. Птицы плато Путорана. М.: Россельхозакадемия, 1996. 297 с.
- Романов А.А. Орнитофауна озерных котловин запада плато Путорана. М., 2003. 144 с.
- Романов А.А. Видовой состав, численность и ландшафтно-биотопическое размещение птиц в бассейне р. Северной // Изучение и охрана животных сообществ плато Путорана: сб. науч. тр. М., 2006. С. 9–70.
- Романов А.А. Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики / Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. М., 2013. 360 с.
- Романов А.А. Авифауна плато Путорана / Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. М., 2015. 196 с.
- Романов А.А., Рупасов С.В., Журавлев Е.А., Голубев С.В. Птицы бассейна р. Курейки // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий: сб. науч. тр. М., 2007. С. 7–70.
- Романов А.А., Мелихова Е.В., Зарубина М.А. Птицы гор Северной Азии: итоги исследований 2010–2018 гг. / Русское общество сохранения и изучения птиц им. М.А. Мензбира. М., 2019. 240 с.
- Рыжановский В.Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 1997. 288 с.
- Рябцев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург, 1993. 296 с.
- Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
- Харитонов С.П., Егорова Н.А., Коркина С.А. Птицы и млекопитающие долины реки Агапа, Центральный Таймыр // Биоразнообразие экосистем плато Путорана и сопредельных территорий: сб. науч. тр. М., 2007. С. 91–113.
- 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. 2009. № 6. С. 755–759.
- Чернов Ю.И. Экология и биогеография: избр. тр. М.: Товарищество научных изданий ММК, 2008. 580 с.
- Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоэкологии. М.: Наука, 1973. С. 213–228.
- Summer R.W., Underhill L.G., Syroechovski E.E., 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.
- Slagsvold T. Clutch size variations in passerine birds: the nest predation hypothesis, *Oecologia*, 1982, vol. 54, no. 2, p. 159–169.

Поступила в редакцию 12.10.2020

После доработки 30.10.2020

Принята к публикации 06.11.2020

A.A. Romanov¹LANDSCAPE-ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF BIRD POPULATION
IN THE MOUNTAIN-TAIGA BELT OF THE PUTORANA PLATEAU

The ecological-geographical regularities of the spatial differentiation of bird population within the mountain-taiga altitudinal belt of the Putorana plateau are analyzed. The studies were carried out in 1988–2018 in the northern, southern, western and eastern parts of the region. The survey was carried out as route accounting on transects of unlimited width at the elevations up to 1412 m above sea level. m. The maximum density of bird populations within the forest belt is in estuaries and floodplains of rivers and in the lower

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography, Professor, D.Sc. in Biology; e-mail: putorana05@mail.ru

parts of mountain slopes; the forests on flat lakeside and river terraces are much sparsely populated. The population density is higher in the forests on the mountain slopes of southern exposure, covered with high-stemmed forests with dense undergrowth. The bird population density is sharply lower in the suppressed and thinned forests on the slopes of northern exposure. The mosaic distribution of many bird species within the Putorana plateau is supported by the mountain-and-basin topography of the area and the tendency of territorial pairs of a number of non-colonial species to form dispersed monospecific settlements. Poly-species territorial settlements consisting of 3 to 5 species of passerines are formed 3 times more often, which probably indicates more active colonization of mountain-subarctic landscapes by the whole communities of birds than by individual species. About 90% of all birds of the forest belt are concentrated in the lower part of the mountain-northern taiga belt. The altitudinal inversion of forest vegetation results in much more even distribution of birds. A number of species, usually nesting in the lower part of the forest belt, sometime form a second "upper echelon" of settlement in its upper part. The formation of the upper zone of settlement is due to the "forest edge effect" and the ecological adaptations of species, as well as the experience of "imprinting" mountain landscapes by young birds during the period of post-nesting vertical migrations.

Key words: distribution, nesting, species diversity, forest, altitudinal belt

Acknowledgements. Preparation of the article was financially supported by the Lomonosov MSU grant for the leading scientific schools of the MSU "Depository of living systems of the Moscow University" under the MSU Development Program.

REFERENCES

- Blinova T.K., Ravkin Yu.S. Ornitofaunisticheskoe rajonirovanie Severnoj Evrazii [Avifaunistic zoning of Northern Eurasia], *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 15, no. 1, p. 101–121. (In Russian)
- Chernov Yu.I. *Ekologiya i biogeografiya. Izbrannye trudy* [Ecology and biogeography. Selected Works.], Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2008, 580 p. (In Russian)
- Haritonov S.P., Egorova N.A., Korkina S.A. [Birds and mammals of the Agapa river valley, Central Taimyr], *Bioraznoolozhieskie ekosistemy plato Putorana i sopredel'nykh territorij* [Ecosystem biodiversity of the Putorana Plateau and adjacent territories], *Sbornik nauchnykh trudov*, Moscow, 2007, p. 91–113. (In Russian)
- Haritonov S.P., Novak D.E., Novak A.I., Egorova N.A., Korkina S.A., Osipov D.V., Natal'skaya O.V. Gnezhdovanie belolobykh gusej i gumennikov vozle belyh sov, sapsanov i zimnyakov na Tajmyre [Nesting of White-fronted Geese and Bean Goose near Snowy Owls, Peregrine Falcons and Rough-legged Buzzards in Taimyr], *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*, 2009, no. 6, p. 755–759. (In Russian)
- Kalyakin V.N. [Birds of prey in the ecosystems of the Far North], *Pticy v soobshchestvakh tundrovoy zony* [Birds in the tundra zone cenoses], Moscow, Nauka Publ., 1989, p. 51–112. (In Russian)
- Karta "Zony i tipy poyasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territorij". Masshtab 1:8 000 000 [Map "Zones and types of vegetation belts of Russia and adjacent territories" scale 1:8 000 000], G.N. Ogureeva (ch. ed.), explanatory text and legend for the map, Moscow, EKOR Publ., 1999. (In Russian)
- Kishchinskii A.A. *Ornitofauna severo-vostoka Azii* [Bird fauna of north-east Asia], Moscow, Nauka Publ., 1988, 288 p. (In Russian)
- Kishchinskii A.A. *Pticy Kolym'skogo nagorya* [Birds of the Kolyma Upland], Moscow, Nauka Publ., 1968, 184 p. (In Russian)
- Kishchinskii A.A. *Pticy Koryak'skogo nagorya* [Birds of the Koryak Upland], Moscow, Nauka Publ., 1980, 336 p. (In Russian)
- Koblik E.A., Arkhipov V.Yu. *Fauna ptits stran Severnoj Evrazii v granitsakh byvshego SSSR: spiski vidov* [The avifauna of the countries of Northern Eurasia within the borders of the former USSR: lists of species.], Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2014, 171 p. (In Russian)
- Krechmar A.V. [Birds of Western Taimyr] *Biologiya ptic* [Biology of birds], Moscow, Leningrad, 1966, p. 185–312. (In Russian)
- Lobkov G.E. *Gnezdyashchiesya pticy Kamchatki* [Nesting birds of Kamchatka], Vladivostok, DVNC AN SSSR Publ., 1986, 291 p. (In Russian)
- Norin B.N. [General characteristics of vegetation], *Gornye fitocenologicheskie sistemy Subarktiki* [Mountain phytocenologic systems of Sub-Arctic], Leningrad, Nauka Publ., 1986, p. 164–168. (In Russian)
- Parmuzin Yu.P. Inversiya lesnoj rastitel'nosti v gorah Putorana [Inversion of forest vegetation in the Putorana Mountains], *Botanicheskij zhurnal*, 1959, vol. 44, no. 9, p. 1303–1307. (In Russian)
- Ravkin Yu.S. [For the method of birds survey in forest landscapes], *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae* [The nature of the centers of tick-borne encephalitis in the Altai Mountains], Novosibirsk, 1967, p. 66–75. (In Russian)
- Ravkin Yu.S., Bogomolova E.N., Nikolaeva O.N., Zheleznova T.K. Rajonirovanie Severnoj Evrazii po faune nazemnykh pozvonochnykh i klassifikaciya ih po skhodstvu raspredeleniya [Regionalization of Northern Eurasia by the fauna of terrestrial vertebrates and their classification by the similarity of distribution], *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, 2014, no. 2, p. 163–181. (In Russian)
- Romanov A.A. *Avifauna gor Aziatskoi Subarktiki: zakonovernosti formirovaniya i dinamiki* [Bird fauna of the mountains of the Asian Subarctic: principles of evolution and dynamics], Moscow, Russian Society for the Conservation and Study of Birds named after M.A. Menzbir Publ., 2013, 360 p. (In Russian)
- Romanov A.A. *Avifauna plato Putorana* [Avifauna of the Putorana plateau], *Russkoe obshchestvo sohraneniya i izucheniya ptic imeni M.A. Menzbira*, Moscow, 2015, 196 p. (In Russian)
- Romanov A.A. *Ornitofauna ozernykh kotlovin zapada plato Putorana* [The avifauna of the lake depressions in the west of the Putorana Plateau], Moscow, 2003, 144 p. (In Russian)
- Romanov A.A. *Pticy plato Putorana* [Birds of the Putorana Plateau], Moscow, Tip. Rossel'hozakademii Publ., 1996, 297 p. (In Russian)
- Romanov A.A. [Species composition, abundance and landscape-biotope distribution of birds within the Severnaya River basin], *Izuchenie i ohrana zhivotnykh soobshchestv plato Putorana* [Investigation and protection of animal cenoses of the Putorana Plateau], *Sbornik nauchnykh trudov*, Moscow, 2006, p. 9–70. (In Russian)

Romanov A.A., Melikhova E.V., Zarubina M.A. *Ptitsy gor Severnoi Azii: itogi issledovaniy 2010–2018 gg.* [Northern Asia Mountain Birds: 2010–2018 Research Results], Moscow, Russian Society for the Conservation and Study of Birds named after M.A. Menzbir Publ., 2019, 240 p. (In Russian)

Romanov A.A., Rupasov S.V., Zhuravlev E.A., Golubev S.V. [Birds of the Kureyka River basin], *Bioraznoobrazie ekosistem plato Putorana i sopredel'nyh territorij* [Ecosystem biodiversity of the Putorana Plateau and adjacent territories], *Sbornik nauchnykh trudov*, Moscow, 2007, p. 7–70. (In Russian)

Ryabicev V.K. *Territorial'nye otnosheniya i dinamika soobshchestv ptic v Subarktike* [Territorial relations and dynamics of bird communities in the Subarctic], Ekaterinburg, 1993, 296 p. (In Russian)

Ryzhanovskij V.N. *Ekologiya poslegnezhdovogo perioda zhizni vorob'inyh ptic Subarktiki* [Ecology of the post-nesting period of life of passerines in the Subarctic], Ekaterinburg, Izd-vo Ural. un-ta, 1997, 288 p. (In Russian)

Severtsov A.C. *Napravlennost' evolyucii* [Direction of evolution], Moscow, Izd-vo. MGU, 1990, 272 p. (In Russian)

Shvarc S.S. [Evolution and the biosphere] *Problemy biogeocenologii* [Issues of biogeocenology], Moscow, Nauka Publ., 1973, p. 213–228. (In Russian)

Slagsvold T. Clutch size variations in passerine birds: the nest predation hypothesis, *Oecologia*, 1982, vol. 54, no. 2, p. 159–169.

Summer R.W., Underhill L.G., Syroechovski E.E., 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.

Vartapetov L.G., Germogenov N.I. [Ornithofaunistic zoning of Central and Eastern Siberia], *Pticy Sibiri: struktura i dinamika fauny, naseleniya i populyacij* [Birds of Siberia: structure and dynamics of species, bird individuals and ornitho-populations], *Trudy Instituta sistematiki i ekologii zhivotnykh SO RAN*, iss. 47, Moscow, 2011, p. 7–28. (In Russian)

Zyryanov A.A. [Reproduction of red-breasted geese under the protection of various bird species], *Vzaimodejstvie organizmov v tundrovyyh ekosistemah* [Interaction of organisms in tundra ecosystems], Syktyvkar, 1989, p. 124–125. (In Russian)

Received 12.10.2020

Revised 30.10.2020

Accepted 06.11.2020