

УДК 598.2:502.7/237.31

## ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ И ГЕОМОРФОЛОГИЯ ВОДОЕМОВ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПАРАМЕТР СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ПТИЦ В УСЛОВИЯХ ГОРНОЙ СУБАРКТИКИ

*А.А. Романов, Е.В. Мелихова*

Проанализирована зависимость размещения гнезд и сроков гнездования птиц от динамики уровня воды в условиях горно-субарктических водоемов. Установлено, что гидрологический режим водоемов в ранне-весенний период лимитирует время пролета водно-околоводных птиц и численность их скоплений, а также определяет географию миграционных путей в пределах горного региона. Отмечено негативное влияние летних паводков на успех размножения околоводных видов. Выявлена зависимость распространения околоводных видов птиц от геоморфологических особенностей котловин горных озер Субарктики. Проанализированы нарушения высотно-поясных закономерностей формирования сообществ птиц в районах охлаждающего влияния крупных континентальных горно-субарктических водоемов.

**Ключевые слова:** авифауна, население птиц, плато Путорана, горы Азиатской Субарктики, распространение, численность, гнездование, высотный пояс.

Итоги представленных исследований лежат в сфере изучения пространственной организации фауны и населения птиц и направлены на оценку гидрологического режима водоемов как фактора формирования сообществ птиц горной Субарктики. Фауне и населению птиц Северной Евразии, в том числе и Субарктики, посвящен целый ряд исследований (Чернов, 1978; Кищинский, 1988; Лаппо и др., 2012).

При этом эколого-географические аспекты формирования фауны и населения птиц водно-околоводных местообитаний обсуждаемой области суши до сих пор изучены неудовлетворительно, что позволяет рассматривать их познание в ряду актуальных вопросов современной орнитологии.

Очевидным вкладом в решение данных вопросов может стать выявление значимости гидрологического фактора в формировании фауны и населения птиц озерно-речной системы гор Азиатской Субарктики на примере модельного региона – плато Путорана, что и предпринято в нашей работе.

### **Объекты, материалы и методы исследований**

Исследованиями, проводившимися в 1988–2013 гг. на плато Путорана (65°00′–71°00′ с.ш. и 90°00′–100°00′ в.д.), были охвачены северные, южные, центральные, западные и восточные части региона. В связи с распространением горного ландшафта здесь хорошо развита вертикальная поясность. При этом растительность принято подразделять на три горных пояса: северотаежный

(лесной), подгольцовый (горные редколесья и кустарники) и гольцовый (горнотундровый) (Куваев, 2006). В пределах плато Путорана выражены все основные особенности физико-географической среды, характерные для всех гор Азиатской Субарктики, что позволяет рассматривать его как модельный регион для выявления и познания общих закономерностей формирования фауны и населения птиц горно-субарктических экосистем. Объект исследований – водно-околоводные птицы, населяющие озерно-речную систему крупнейшего горного региона Северной Азии, лежащего в пределах Субарктики – плато Путорана. Понятие Субарктики принято в трактовке, широко распространенной у географов и биологов (Чернов, 1978; Голубчиков, 1996; Куваев, 2006) и определяемой как тип физико-географической среды, территориально соответствующий подзоне южных тундр, лесотундре и северным окраинам северотаежной подзоны. Сведения, приведенные в настоящем сообщении, получены на пеших учетных маршрутах (Равкин, 1967), суммарная протяженность которых составила 7441 км, из них 6616 км – в лесном поясе, 238 км – в подгольцовом поясе, 587 км – в гольцовом поясе. Численность водных и околоводных видов в местах концентрации на весеннем пролете мы определяли прямыми подсчетами птиц на акваториях и берегах водоемов на участках площадью до 2 км<sup>2</sup>. Максимальная высота, на которой проводились исследования, составляла 1450 м над ур. моря. Фауна гнездящихся птиц в районах, где имеет место высотная инверсия ландшафтов, связан-

ная с охлаждающим эффектом крупных водоемов, охарактеризована в свете представлений о географо-генетических группах птиц (Чернов, 1975, 1978; Кищинский, 1988). В номенклатуре птиц мы следовали Л.С. Степаняну (2003). Названия некоторых видов приняты по Списку птиц Российской Федерации (Коблик и др., 2006).

### Основные результаты

#### *Влияние гидрологического режима водоемов на характер весенней миграции*

На плато Путорана, как и в других горах Азиатской Субарктики, сроки вскрытия льда на водоемах и продолжительность низкого уровня воды в ранне-весенний период лимитируют время пролета водных и околоводных птиц, а также численность скоплений мигрантов в районах их остановок.

В условиях сухого континентального климата русла некоторых рек гор Азиатской Субарктики, за зиму полностью иссушенные, заполняются водой лишь после начала интенсивного таяния снега в горах (Голубчиков, 1996). Это характерно 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, 2013). Выявленную закономерность подтверждают следующие данные. 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 районах Путорана уровень воды в реках в период весеннего пролета приближается к 50% от уровня летнего максимума. Здесь весной местами 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, 2013). К появлению первых из них (15–20 мая) снежный покров на плато Путорана обычно находится в полноценном зимнем состо-

янии, а единичные небольшие промоины в руслах и устьях рек только начинают образовываться. В это время, когда на плато Путорана еще обычны отрицательные температуры (до  $-10^{\circ}\text{C}$ ), на локальных полыньях в устьях рек и узких разводьях у берегов озер появляются первые малые лебеди (*Cygnus bewickii* Yarrell, 1830) и лебеди кликуны (*Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758)), гуменники (*Anser fabalis* (Latham, 1787)), пискульки (*Anser erythropus* (Linnaeus, 1758)), серебристые чайки (*Larus argentatus* Pontoppidan, 1763). 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 (до  $1\text{ км}^2$ ), 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 (*Anas crecca* Linnaeus, 1758), свиязей (*Anas penelope* Linnaeus, 1758), шилохвостей (*Anas acuta* Linnaeus, 1758), морянок (*Clangula hyemalis* (Linnaeus, 1758)), синьг (*Melanitta nigra* (Linnaeus, 1758)), галстучников (*Charadrius hiaticula* Linnaeus, 1758), куликов-воробьев (*Calidris minuta* (Leisler, 1812)), белохвостых песочников (*Calidris temminckii* (Leisler, 1812)), чернозобиков (*Calidris alpina* (Linnaeus, 1758)), плосконосых плавунчиков (*Phalaropus flicarius* (Linnaeus, 1758)). 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 не высок, мигранты имеют возможность в течение нескольких дней кормиться на вытаявших из-под 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 м, в процессе которого кормовые местообитания мигрантов на береговых отмелях и мелководьях оказываются полностью затопленными.

#### *Влияние гидрологического режима водоемов на характер гнездования птиц*

Динамика уровня воды также исключительно важна в гнездовой период. От уровня воды на гор-

ных водоемах зависит характер устройства гнезд, начало откладки яиц и успех размножения многих околводных видов птиц, например галстучника (Морозов, 1984; Романов, 1996, 2013). На крупных путоранских озерах галстучники начинают гнездиться только после того, как уровень весеннего подъема воды достигает максимума. Выявленные закономерности прослеживаются на графиках (рис. 1, 2).

Весенний подъем воды на оз. Някшингда в 1991 г. прекратился 18 июня, на оз. Агата Верх-

няя 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 гнез-

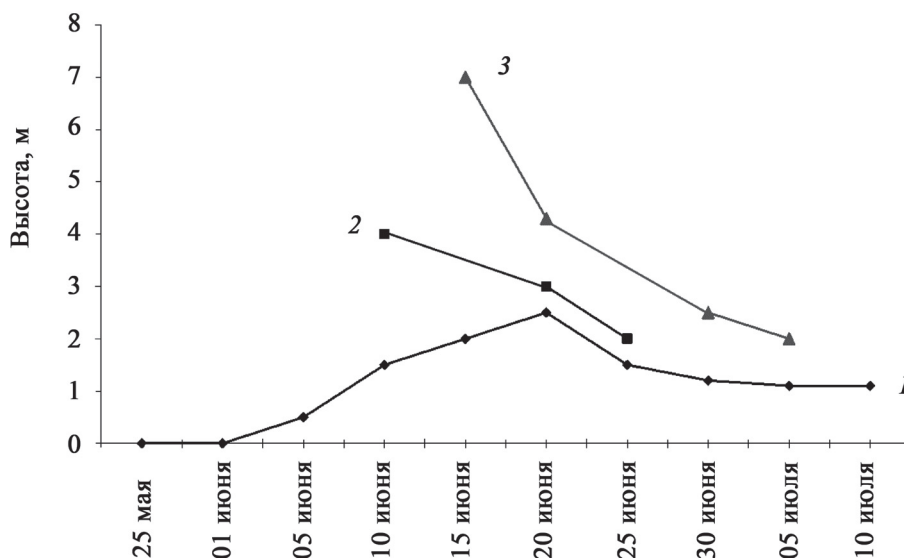


Рис. 1. Сроки откладки яиц в гнездах, устроенных на разной высоте (оз. Някшингда, 1991 г.): 1 – высота уровня воды в озере, м; 2 – начало откладки яиц в гнездах серебристой чайки ( $n = 4$ ); 3 – начало откладки яиц в гнездах галстучника ( $n = 8$ ). На вертикальной оси показана высота относительно уровня зимнего минимума воды в озере (м), принятого за 0

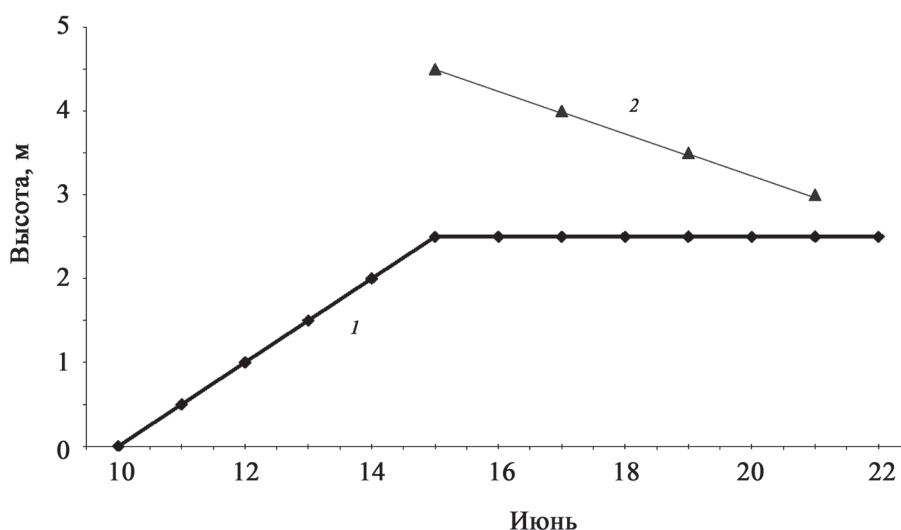


Рис. 2. Сроки откладки яиц в гнездах, устроенных на разной высоте (оз. Агата Верхняя, 2003 г.): 1 – высота уровня воды в озере, м; 2 – начало откладки яиц в гнездах галстучника ( $n = 4$ ). На вертикальной оси показана высота относительно уровня зимнего минимума воды в озере (м), принятого за 0

да на самых низких участках берега. Возможно, это объясняется тем, что пары, приступающие к гнездованию раньше (на самом последнем этапе подъема воды), «перестраховываются», занимая самые высокие участки берегов. Птицы, гнездящиеся позднее, имеют возможность «убедиться» 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 затопляются. Подходящих местообитаний с таким положением немного, но они охотно заселяются галстучником (Кречмар, 1966; Романов, 1996, 2013). 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. 1, 2). Например, в небольшой колонии, устроенной в 1991 г. на островке одного из путоранских озер, лишь одна пара загнездилась в разгар весеннего подъема воды – 10 июня (Романов, 1996). При этом она заняла самое высокое, а следовательно, и самое 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), когда песчаный береговой склон обсох после ухода паводковой воды.

В некоторые годы поздняя и затяжная весна и обильные дожди в начале лета способствуют поддержанию очень высокого уровня воды в реках гор Азиатской Субарктики. В этом случае для размножения околводных птиц складываются крайне негативные экологические условия. 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 (*Sterna paradisaea* Pontoppidan, 1763) и галстучники лишились в 1989 г. доступа к своим (и без того немногочисленным) потенциальным гнездовым биотопам, а кладки многих пар перевозчиков (*Actitis hypoleucos* (Linnaeus, 1758)) и белых трясогузок (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758), 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. Поскольку подобные паводки не являются редкостью в горах Азиатской Субарктики (Голубчиков, 1996), они в значительной мере определяют успех размножения и лимитируют численность околводных птиц, гнездящихся на земле.

#### **Геоморфологические особенности водоемов и характер распространения птиц в гнездовой период**

Наши наблюдения на плато Путорана позволили установить, что распространение краснозобой (*Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763)) и чернозобой (*Gavia arctica* (Linnaeus, 1758)) гагара может быть в значительной мере предопределено геоморфологическими особенностями озерной системы крупного горно-субарктического региона. В условиях плато Путорана наиболее многочисленна чернозобая гагара, встречающаяся во всех районах плато. 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. Вероятно, это связано 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 позволило ей повсеместно расселиться в пределах Путорана.

Наши исследования также показали, что существенные качественные и количественные различия гидросети центральных и западных районов плато Путорана, лежащих на одной широте, в значительной мере определяют неоднородность гнез-

довой фауны гусеобразных этих районов. Видовой состав гусеобразных значительно обеднен во внутренних (в целом более горных) частях плато Путорана, где гнездятся всего 4 вида: чирок-свистун, морянка, длинноносый крохаль (*Mergus serrator* Linnaeus, 1758) и, вероятно, большой крохаль (*Mergus merganser* Linnaeus, 1758). 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 (Пармузин, 1975). 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 большая глубина при почти полном отсутствии прибрежных мелководий; прямолинейность, узость (от 1 до 3 м) и невыраженность зажатой между крутым береговым склоном и урезом воды береговой полосы, которая представляет собой завалы из базальтовых глыб и, реже, пляжи из грубообломочного материала; поздние сроки разрушения льда; 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 (*Anser albifrons* (Scopoli, 1769)), пискулька, гуменник, клоктун (*Anas formosa* Georgi, 1775), чирок-свистун, свиязь, шилохвость, широконоска (*Anas clypeata* Linnaeus, 1758), морская (*Aythya marila* (Linnaeus, 1761)), хохлатая (*Aythya fuligula* (Linnaeus, 1758)) и красноголовая (*Aythya ferina* (Linnaeus, 1758)) чернети, морянка, обыкновенный гоголь (*Bucephala clangula* (Linnaeus, 1758)), синьга, обыкновенный турпан (*Melanitta fusca* (Linnaeus, 1758)), луток (*Mergus albellus* Linnaeus, 1758), 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 с 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 высо-

кий общий уровень полноводности; 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; богатая кормовая база.

Внутрирегиональные отличия в фауне гусеобразных, связанные с пространственной неоднородностью местной гидросети, отмечены А.А. Кищинским (1968) на Колымском нагорье. Большинство видов гусеобразных придерживается узкой предгорной равнины, простирающейся между отрогами Колымского нагорья и Охотским морем. Внутрь самой горной страны проникают в очень небольшом количестве лишь немногие виды.

#### **Влияние охлаждающего эффекта крупных водоемов на распространение и экологические параметры гнездовых местобитаний птиц**

В горах Азиатской Субарктики широкое распространение получило явление охлаждающего эффекта крупных внутренних водоемов на формирование авифауны. Наиболее полно закономерности этого явления были выявлены нами на плато Путорана, где насчитывается более 25 000 озер. Озера – один из главных ландшафтообразующих компонентов этой горной страны (Пармузин, 1959а, 1964). Они занимают около 10% площади плато. 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<sup>2</sup> – 8, а озер с площадью менее 0,2 км<sup>2</sup> – 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). 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, 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 раститель-

ность прибрежных пространств (приозерий) на расстоянии до 1–1,5 км (Водопьянова, 1976). В приозерьях, расположенных в пределах нижней части лесного пояса, получают широкое распространение открытые «тундроподобные» ландшафты, в основном представленные гипновыми или сфагновыми болотами. Наиболее обширные их участки сосредоточены в лесном поясе западных и южных районов Путорана (Водопьянова, 1976). 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. Закономерности формирования авифауны подобных гипновых или сфагновых болот приозерий 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 особей/км<sup>2</sup>). При этом сообщества птиц, формирующиеся в специфических экологических условиях приозерий, в целом имеют хорошо выраженный гипоарктический облик. Благодаря микроклиматическому и ландшафтному 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 (*Tringa erythropus* (Pallas, 1764)), белохвостого песочника, среднего кроншнепа (*Numenius phaeopus* (Linnaeus, 1758)), краснозобого конька (*Anthus cervinus* (Pallas, 1811)), полярную овсянку (*Emberiza pallasi* (Cabanis, 1851)), гемиарктов – морянку и малого веретенника (*Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758)), бореало-гипоарктов – золотистую ржанку (*Pluvialis apricaria* (Linnaeus, 1758)), мородунку (*Xenus cinereus* (Guldenstadt, 1775)), турухтана (*Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758)), гаршнепа (*Limnocyptes minimus* (Brunnich, 1764)), желтоголовую трясогузку (*Motacilla citreola* Pallas, 1776).

Типичными обитателями описанных выше ландшафтов являются средний кроншнеп, желтая

(*Motacilla flava* Linnaeus, 1758) и желтоголовая трясогузка. 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 особей/км<sup>2</sup> соответственно), а средний кроншнеп, обилие которого здесь достигает 6 особей/км<sup>2</sup>, очень редко встречается за их пределами (Романов, 1996). Заросли кустарников и куртинки чахлых лиственниц среди болот населяют весничка (*Phylloscopus trochilus* (Linnaeus, 1758)), таловка (*Phylloscopus borealis* (Blasius, 1858)), черноголовый чекан (*Saxicola torquata* (Linnaeus, 1766)), варакушка (*Luscinia svecica* (Linnaeus, 1758)), обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770)), полярная овсянка, овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* Pallas, 1776). Достаточно обычны на болотах краснозобая и чернозобая гагары, чирок-свистун, синьга, морянка, фифи (*Tringa glareola* Linnaeus, 1758), белохвостый песочник, бекас (*Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758)) и азиатский бекас (*Gallinago stenura* (Bonaparte, 1830)), полярная крачка. В местах с зарослями ивняка и ольховника изредка встречается белая куропатка (*Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758)), а на торфяных обрывчиках – обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* (Linnaeus, 1758)). На открытых болотистых участках периодически охотятся полевой лунь (*Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766)), зимняк (*Buteo lagopus* (Pontoppidan, 1763)), дербник (*Falco columbarius* Linnaeus, 1758), болотная сова (*Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763)). 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 серого журавля (*Grus grus* (Linnaeus, 1758)), единичную особь которого зарегистрировали в 1991 г. поблизости от тех мест, на оз. Някшингда (Романов, 1996). Несомненно, что это предположение 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 оставляет у нас сомнений в возможности подобных явлений.

В целом, в пределах лесного пояса гор Азиатской Субарктики почти все гнездящиеся птицы концентрируются в нижних его частях (Романов, 2013). Таловка, зарничка (*Phylloscopus inornatus*

(Blyth, 1842)), вьюрок (*Fringilla montifringilla* Linnaeus, 1758), бурый дрозд (*Turdus eunomus* Temminck, 1831), сибирская завирушка (*Prunella montanella* (Pallas, 1776)), овсянка-крошка (как и большинство остальных видов) заселяют леса наиболее плотно до высот 100–150 м над ур. моря, где отмечается до 90–95% особей всех птиц – обитателей лесного пояса. Выше, как правило, проникают лишь единичные сибирские завирушки, обыкновенные чечетки (*Acanthis flammea* (Linnaeus, 1758)), таловки, бурые дрозды, овсянки-крошки.

В таких горно-субарктических регионах, как плато Путорана, где в котловинах некоторых крупных озер проявляется высотная инверсия лесной растительности под воздействием охлаждающего эффекта крупных водоемов, отчетливо выраженной концентрации птиц в нижних частях лесного пояса не наблюдается. В котловинах многих путоранских озер, где данное явление имеет место (Пармузин, 1959б), основная часть особей большинства видов птиц распределена по всему лесному поясу довольно равномерно. Более того, полоса максимального расселения многих видов, тяготеющих к полноценным лесным формациям, располагается в верхней части лесного пояса, а ее верхняя граница поднимается значительно выше, чем в районах без проявления высотной инверсии. При этом локальное обилие ряда птиц (синехвостка, сибирская завирушка, таловка, бурый дрозд, вьюрок, щур (*Pinicola enucleator* (Linnaeus, 1758))) достигает на некоторых участках наиболее высоких значений в верхней части лесного пояса.

Охлаждающий эффект крупных континентальных водоемов, обуславливающий локальное формирование сообществ птиц более северных типов, известен также и в Арктике. Например, оз. Таймыр – самое крупное в тундровой зоне России (площадь 4560 км<sup>2</sup>). Оно покрыто льдом около 10 месяцев в году, что оказывает сильный охлаждающий эффект (Грезе, 1957). У его северных берегов сформировался очаг зоарктической фауны. Там в небольшом количестве гнездятся птицы, характерные для арктического побережья Таймырского полуострова: черная казарка (*Branta bernicla* (Linnaeus, 1758)), сибирская гага (*Polysticta stelleri* (Pallas, 1769)), морской песочник (*Calidris maritima* (Brunnich, 1764)), исландский песочник (*Calidris canutus* (Linnaeus, 1758)), песчанка (*Calidris alba* (Pallas, 1764)) (Лаппо, 1996). Предполагается, что такой очаг зоарктической авифауны образовался благодаря микроклиматическому и ландшафтному сходству берегов оз. Таймыр с морскими побережьями Северного

Ледовитого океана – обычными местообитаниями этих видов.

Более глобальные последствия рассматриваемых явлений наблюдаются на северо-востоке Азии. 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» с севера на юг. 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 (Кищинский, 1988). Узкая полоса североохотской прибрежной лесотундры служит путем проникновения далеко к юго-западу таких северных видов, как белоклювая гагара (*Gavia adamsii* (G.R. Gray, 1859)), морянка, зимняк, чернозобик, белохвостый песочник, круглоносый плавунчик, лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* (Linnaeus, 1758)), 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), в частности Колымского нагорья, (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.

### Заключение

В горах Азиатской Субарктики ведущим фактором пространственной динамики населения птиц наряду с уровнем континентальности климата, ги-

дрологическим режимом водоемов и господствующим типом растительности является также геоморфологическая специфика озерных котловин.

Наиболее существенными гидрологическими факторами, определяющими закономерности формирования населения птиц в условиях горной Субарктики, являются сроки вскрытия водоемов, динамика уровня воды, степень развития и характер гидросети, охлаждающий эффект крупных водоемов.

Уровень воды в ранне-весенний период, во многом зависящий от континентальности климата, в немалой степени определяет географию миграционных путей птиц в пределах обширных горных стран Азиатской Субарктики. Так, основной пролет водных и околородных птиц на плато Путорана идет вдоль наиболее полноводных рек запада региона. Сроки вскрытия льда на водоемах и продолжительность низкого уровня воды в ранне-весенний период лимитируют время пролета водных и околородных птиц и численность скоплений мигрантов в районах их остановок.

Динамика уровня воды в гнездовой период определяет в условиях горной Субарктики характер устройства гнезд, начало откладки яиц и успех размножения многих околородных видов птиц. Откладка яиц начинается после прекращения подъема уровня воды в озерах, в период его стабилизации и дальнейшего плавного понижения. Чем раньше пара начинает гнездование, тем выше место для гнезда она выбирает.

В горно-субарктических условиях некоторых районов Путорана население птиц формируется в условиях охлаждающего эффекта крупных внутренних водоемов, в результате чего возникают стабильные гипоарктические сообщества птиц в пределах северотаежных ландшафтов. Местную фауну птиц отличает бедный видовой состав, а население – низкие показатели суммарного обилия. При этом такие виды, как средний кроншнеп, желтая и желтоголовая трясогузки, находят здесь оптимальные условия, что подтверждается повышенными показателями их обилия.

Публикация подготовлена при поддержке гранта РНФ № 14-50-00029.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Водопьянова Н.С.* О влиянии озер Путорана на прибрежную растительность // Природно-ландшафтные основы озер Путорана. Тр. Лимнологич. ин-та СО АН СССР. Т. 22 (42). Новосибирск, 1976. С. 86–92.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И.* Физическая география СССР. Ч. 2. М., 1987. 310 с.
- Голубчиков Ю.Н.* География горных и полярных стран. М., 1996. 304 с.
- Грезе В.Н.* Основные черты гидробиологии озера Таймыр // Тр. ВГБО. Т. 8. 1957. С. 183–218.
- Кицинский А.А.* Птицы Колымского нагорья. М., 1968. 184 с.
- Кицинский А.А.* Орнитофауна северо-востока Азии. М., 1988. 288 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипова В.Ю.* Список птиц Российской Федерации. М., 2006. 256 с.
- Кречмар А.В.* Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. М.:Л., 1966. С. 185–312.
- Кречмар А.В.* О сезонных явлениях в жизни птиц района Норильских озер // Орнитология. Вып. 9. 1968. С. 37–48.
- Куваев В.Б.* Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М., 2006. 568 с.
- Лаппо Е.Г.* Пространственная дифференциация фауны и населения птиц Таймыра. Автореф. канд. дис. М., 1996. 30 с.
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е.-мл.* Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. М., 2012. 448 с.
- Лобков Е.Г.* Птицы Камчатки (география, экология, стратегия охраны). Автореф. докт. дис. М., 2003. 60 с.
- Морозов В.В.* Орнитофауна окрестностей оз. Капчук, плато Путорана // Орнитология. Вып. 19. 1984. С. 30–40.
- Пармузин Ю.П.* Горы Путорана (заметки в результате посещения в 1954 г.) // Вопросы физ. географии СССР. М., 1959а. С. 39–79.
- Пармузин Ю.П.* Инверсия лесной растительности в горах Путорана // Бот. журн. Т. 44. № 9. 1959б. С. 1303–1307.
- Пармузин Ю.П.* Средняя Сибирь. М., 1964. 310 с.
- Пармузин Ю.П.* Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин // Путоранская озерная провинция. Новосибирск, 1975. С. 64–97.
- Пармузин Ю.П.* Геологическое строение и история плато Путорана. // История больших озер центральной Субарктики. Новосибирск, 1981. С. 4–8.
- Равкин Ю.С.* К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
- Раковская Э.М., Давыдова М.И.* Физическая география России. Ч. 1–2. М., 2001. 324 с.
- Романов А.А.* Птицы плато Путорана. М., 1996. 297 с.
- Романов А.А.* Авифауна гор Азиатской Субарктики: закономерности формирования и динамики // Русское общество сохранения и изучения птиц имени М.А. Мензбира. М., 2013. 360 с.
- Степанян Л.С.* Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий. М., 2003. 727 с.
- Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И.* Структура животного населения Субарктики. М., 1978. 167 с.



**HYDROLOGICAL CONDITIONS AND WATER RESERVOIRS  
GEOMORPHOLOGY AS ECOLOGICAL FACTOR OF WATERBIRDS  
HABITAT IN MOUNTAIN SUBARCTIC**

*A.A. Romanov, E.V. Melikhova*

The dependence of waterbirds breeding period and nests distribution on the water level dynamics was analyzed for the mountain subarctic water reservoirs. Hydrological conditions in the early spring limit the period of waterbirds migration and their numerosity. It is also defines the geography of their migration paths in the mountainous region. Summer floods have negative effect on the breeding success of waterbirds. In Subarctic region waterbirds radiation depends on geomorphological characteristics of mountain lakes basins. In the areas with freezing influence of large continental mountain water reservoirs there is breaking of altitudinal pattern of birds communities forming.

**Key words:** avifauna, population of birds, Putorana Plateau, subarctic mountains of Asia, distribution, numerosity, nesting, altitudinal belt.

**Сведения об авторах:** *Романов Алексей Анатольевич* – профессор кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (putorana05@mail.ru); *Мелихова Евгения Владимировна* – аспирант кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (max-kun@yandex.ru).