БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЛЕСОТУНДРЕ ЯМАЛА

СВЕРДЛОВСК · 1977

АКАДЕМИЯ НАУК СССР · УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ВЫП. 106 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ · 1977

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЛЕСОТУНДРЕ ЯМАЛА

СВЕРДЛОВСК

УДК 577.486+591.555

Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Сб. статей. Свердловск, 1977 (УНЦ АН СССР).

В сборнике обобщены результаты пятилетних исследований лаборатории энергетики биогеоценотических процессов по изучению роли животных в лесотундре. Даны материалы по продуктивности, пространственному распределению и сезонной динамике численности и биомассы, экологическим особенностям и биоценотическим связям беспозвоночных и позвоночных животных. Выявлена видовая структура и количественное соотношение видов и групп насекомых и птиц. Приведены количественные данные о воздействии разных групп животных на нижестоящие трофические уровни, о роли разных животных в вещественно-энергетическом обмене, оценена взаимосвязь наземных и водных экосистем. Сборник предназначен для зоологов и экологов, интересующихся проблемами биогеоценологии, для преподавателей и студентов биологических факультетов университетов и педагогических институтов.

Ответственный редактор Н. Н. Данилов.

© УНЦ АН СССР, 1977 Б $\frac{21008-755}{055(02)7}$ 16—1977

Н. Н. ДАНИЛОВ

РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ СУБАРКТИКИ

Изучение биогеоценотической роли животных в Субарктике по Международной биологической программе (МПБ) началось в Институте экологии растений и животных УНЦ АН СССР позднее ботанических, микробиологических и почвенных исследований. Это облегчало проведение зоологических работ, так как к этому времени было сделано геоботаническое описание, составлена геоботаническая карта и получены первые данные о продуктивности отдельных групп растительности основных ассоциаций. Поэтому проводя зоологические исследования, можно было на них основываться и сразу увязывать данные о первичной и вторичной продуктивности.

Исследования проводили на стационаре «Харп» в районе пос. Лабытнанги. Для сопоставления получаемых материалов был выбран второй стационар в районе фактории «Хадыта», расположенный на 180 *км* северо-восточнее «Харпа».

При организации работы возникла необходимость определить принципы и задачи исследования исходя из теоретических положений биогеоценологии.

Биогеоценология возникла в 40—50-х годах нашего века, были сформулированы ее основные идеи и принципы. Она выросла из развиваемых биоценологией (особенно геоботаникой) представлений о взаимосвязи и взаимозависимости живых организмов, населяющих однородные по физико-химическим свойствам участки биосферы. Другим источником формирования идей биогеоценологии была география с ее учением о ландшафтах и единстве процессов ландшафтообразования. И, наконец, большое влияние на биогеоценологию оказало учение В. И. Вернадского (1926, 1939) о биосфере и геохимической роли живых организмов.

Несмотря на то, что плодотворность интегрального подхода к явлениям природы была показана еще В. В. Докучаевым (1898) и Г. Ф. Морозовым (1920), ботанические, зоологические и почвенные исследования долго оставались обособленными друг от друга. Это можно объяснить рядом причин. Одна из них заключалась в том, что основное внимание концентрировалось

на связях между видами и группами организмов, в результате чего цельная картина взаимодействий в биоценозе не складывалась. Когда установили основные связи многих компонентов, например, трофические связи в виде системы цепей питания, получилась такая сложная система взаимоотношений видов, в которой трудно было разобраться и выявить наиболее существенные общие закономерности, так как внимание обычно фиксировалось на частных связях, а не на общих процессах.

Соединение всех знаний о компонентах биоценозов и связях между ними возможно лишь вокруг процессов, характеризующих всю систему в целом. Такими процессами могут быть функциональные свойства целой системы. При таком подходе отдельные компоненты, в соответствии со спецификой своих биоценотических связей, образуют систему, объединяясь свойственной им функциональной ролью в общем процессе. Основатель биогеоценологии В. Н. Сукачев (1965) в характеристику биогеоценоза, кроме однородности состава его компонентов и особой специфики взаимодействия между ними, включил определенный тип обмена веществом и энергией между компонентами. Это имеет принципиальное значение, так как именно участие в процессах превращения вещества и энергии функционально объединяет все компоненты и делает необходимым при изучении отдельных из них оценивать долю их участия в общем процессе.

Таким образом, биогеоценотический подход по своему содержанию отличается от биоценотического, хотя нельзя противопоставлять их друг другу по признаку неразрывного единства экотопа (абиотической среды) и биоценоза. В биоценологии этому единству тоже уделялось много внимания, и биоценотические отношения всегда рассматривались в связи с влиянием физико-химических условий. В центре внимания биогеоценологии стоит функциональная роль биогеоценоза, выражающаяся в его геохимической работе, создании биологической продукции и средообразующей деятельности в целом. Следовательно, биогеоценотический подход является более функциональным, а биоценотический — часто более структурным. Биогеоценология, включив как важнейшую составную часть биоценологию, более полно отразила единство структуры и функции природных систем.

Важным шагом на пути к системному исследованию биогеоценозов стал разработанный в гидробиологии энергетический способ выражения трофических связей (Lindemann, 1942; Odum, 1959; Винберг, 1962). Признанию и распространению его способствовало не только то, что он дал возможность выразить в общих единицах трофические связи между самыми разными организмами, но и то, что позволил связать их с потоком энергии, поступающим извне, а также количественно оценить роль разных организмов в этом потоке. Поток энергии выражается

в физических единицах работы (обычно в калориях) и действительно отражает работу, произведенную биогеоценозом и отдельными его компонентами. Зная калорийность различных групп живых организмов, в этих же единицах можно выразить и их биомассу, а зная калорийность накапливаемой в биогеоценозе органики — ее запас.

Оценивая значение энергетического подхода к биогеоценотическим процессам, не следует упускать из вида некоторую его ограниченность. Она заключается, во-первых, в том, что он отражает только трофические отношения и связанные с этим явления, но не может отразить способность живых организмов концентрировать рассеянные химические элементы, роль их в перераспределении этих веществ. Энергетическая оценка уравнивает все организмы по одному свойству — участию в обмене энергией и скрывает их химическую специфичность, так же, как особенности чисто биологических внутривидовых и межвидовых отношений, играющих большую роль в функционировании биогеоценозов. Во-вторых, ограниченность (хотя, скорее, это недостаток применения метода, а не его самого) состоит в том, что обычно оценивается суммарная энергетическая роль биогеоценоза или его компонентов, т. е. «валовая работа», и мало обращается внимания на динамику процесса. Из-за этого значение отдельных звеньев, например животных, может показаться менее значимым.

Для определения задач исследования важно, что влияние отдельных видов растений и животных зависит в первую очередь от их численности. В любом биогеоценозе основной облик его создается небольшим числом доминантных видов, они же определяют основные особенности обмена веществом и энергией, продуктивности и средообразующей роли. Значение этого для биогеоценологии было показано С. С. Шварцем (1971), подчеркнувшим, что в этом случае внимание и усилия можно сосредоточить на популяциях доминирующих видов.

Роль отдельных видов зависит от специфики их метаболических процессов. Рассматривая зависимость эволюции биосферы от эволюции живых организмов, С. С. Шварц (1973) отметил особенности интенсивности и эффективности метаболизма при разной высоте морфофизиологической организации и связал это со значением в биогеоценотических процессах. Физиологическими и эколого-физиологическими исследованиями было установлено, что на каждом уровне морфофизиологической организации, т. е. в каждом классе, подклассе и даже в некоторых отрядах, как у птиц и млекопитающих, имеется своя специфика обменных процессов. Она выражается в интенсивности метаболизма, способности усвоить из съеденного корма определенное количество питательных веществ, специфичности корма, в количестве энергии, расходуемой на поддержание жизнедеятельности организма и создание новой продукции (размно-

жение и рост), в степени использования имеющихся в природе ресурсов. Внутри каждой такой группы интенсивность метаболизма строго зависит от размеров (от массы или веса) организма. Обычно эта зависимость выражается уравнением $M=aW^k$. Масса W имеет степень $k=0{,}7—0{,}8$, а коэффициент a зависит от свойств каждой группы. Конкретные выражения формулы приведены в литературе (Винберг, 1956; Grodzinski, Gorecki, 1967; Дольник, 1968; Kendeigh, 1970; Гиляров и др., 1974).

Принципиальные вопросы определения потока энергии в популяциях рассмотрены в литературе (Ryszkowski, Petrusewicz, 1967; Milner, 1967; Buckner, 1967; Darevskij, Terentev, 1967; Macfadyen, 1967; Kaczmarek, 1967). Основанием для определения энергетики популяций служат данные об их численности. Поскольку, в отличие от растений, она может значительно изменяться даже на протяжении короткого времени, необходимы постоянные наблюдения за динамикой численности.

Чтобы связать все трофические звенья биогеоценоза и получить цельную картину обмена энергией, нужны количественные сведения о трофических связях. Методические приемы их изучения хорошо известны (Новиков, 1953). Очевидно, что учет численности и распределения животных составляет суть структурного изучения их, как компонентов биогеоценозов. Только на основании таких данных можно перейти к установлению функциональной роли животных. Численность популяций отдельных видов зависит от констелляции многих факторов: климатических, орографических, гидрологических условий, биоценотических отношений, популяционных процессов. Таким образом, биогеоценотический подход тесно переплетается с популяционной экологией.

Поскольку климатические условия, численность популяций и связанные с этим внутри- и межпопуляционные отношения различаются в разные годы, необходимо проведение многолетних стационарных исследований. Поэтому при планировании исследований на приобском севере были поставлены следующие задачи:

1) определение численности и биомассы животных, установление их сезонной динамики и изменений по годам; 2) определение годовой продукции, т. е. эффективности размножения; 3) установление трофических связей, в первую очередь доминирующих видов; 4) изучение энергетики доминирующих видов в естественных или близких к естественным условиям; 5) изучение воздействия групп животных на нижестоящие звенья трофических цепей; 6) установление количественной характеристики потока энергии в экосистемах и между экосистемами; 7) изучение роли климатических условий, межвидовых отношений и популяционных процессов в регулировании функционального значения животных.

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При выборе размеров стационарных участков для проведения работ ориентировались на группы животных, которые имели наибольшие территории обитания особей или пар. Такими животными были птицы. Естественно, что во внимание принимали наиболее массовых из них: воробьиных птиц и куликов. Участки выбирали таких размеров, чтобы получить репрезентативные данные о численности и распределении этих птиц. По данным предварительных учетов было выяснено, что для обычных видов воробьиных птиц участок должен быть не менее 50 *га*, куликов — не менее 200 *га*. Из многолетнего предшествующего опыта полевых орнитологических исследований было известно, что один человек может в лесной зоне и тундре провести все наблюдения за изменениями численности, разыскать большинство гнезд, проследить ход размножения и его эффективность на площади 70—100 *га*. Поэтому на стационаре «Харп» наблюдения вели на всей его площади, равной 380 *га* (из них 70 *га* занимали водоемы). В 1971 г. все исследования удалось провести только на 160 *га* суши, а в последующие годы — охватить всю площадь. На стационаре Хадыта вся территория участка составляла 200 *га*, но полные наблюдения над воробьиными птицами проводили на 77 *га*. Даже такие участки были меньше индивидуальных охотничьих территорий некоторых птиц, например хищных. Иногда часть их захватывала территорию участка, а другая часть располагалась вне его. В этом случае по крайним точкам встреч этих птиц определяли размеры их охотничьих территорий и в соответствии с этим вносили поправку при расчете численности, биомассы и количества потребляемого корма.

Применяли только методы абсолютного учета, т. е. те, которые дают данные о количестве животных, обитающих на определенной площади. Во избежание субъективности учет беспозвоночных проводили на линиях, беря пробы через установленный промежуток. Количество разовых проб зависело от варьирования данных, связанного с равномерностью распределения. Считали достаточным такое число проб, при котором ошибка среднего не превышала 25%, в редких случаях 30%. Основным способом был учет биоценометром. Беспозвоночных травяного яруса учитывали при помощи четырехугольного сачка, смонтированного на косе. При кошении им вся срезанная растительность попадала в мешочек сачка. Обитателей кустарникового яруса подсчитывали на площадках. Видоизмененные биоценометры (высотой до 70—100 *см*) использовали и для определения численности водных беспозвоночных.

Птиц в гнездовое время учитывали по гнездам, а когда гнезда не были найдены — по поведению, свидетельствовавшему о гнездовании. При регулярных обходах участков учи-

тывали также появление и длительность пребывания негнездящихся птиц. Во внегнездовое время регулярно проводили учеты на постоянных маршрутах, отмечали появление на участке крупных птиц и по данным этих учетов рассчитывали среднюю численность и биомассу за 10-дневный период.

Для учета мышевидных млекопитающих были непригодны методы, связанные с отловом зверьков, как дающие лишь относительные данные и вызывающие изменения в их населении. Поэтому численность их определяли, подсчитывая в середине июля число обитаемых нор на постоянном маршруте длиной 1 *км*. Места обитания хищных млекопитающих определяли при постоянных наблюдениях на участке.

Выясняя роль разных групп животных в биогеоценозе, стремились использовать параллельно несколько методов получения данных. Во-первых, количество потребляемого корма определяли по имеющимся в физиологии показателям интенсивности метаболизма или формулам зависимости ее от веса тела во взятой группе, принимая во внимание количество усваиваемой пищи.

Во-вторых, экспериментально в условиях стационара определяли энергетику доминирующих видов. Так, например, энергетический баланс листогрызущих насекомых И. А. Богачева определяла при выкармливании личинок пилильщиков и листоедов в садках и на ветках ивы, изолированных марлевым мешком, непосредственно на месте наблюдений. При этом регулярно взвешивали личинок, определяли количество съеденной массы листьев и количество выделенных экскрементов. Таким же путем (но в аквариумах) Н. В. Николаевой было установлено количество растительного материала, съедаемого личинками комаров. Энергетический баланс С. Н. Постников изучал у птиц, содержащихся в вольерах; автоматически регистрировалась их подвижность, подсчитывалось количество съеденного корма и выделенных экскрементов.

Был поставлен опыт по искусственному выкармливанию птенцов прямо в гнездах. Для этого половине из них заклеивали клюв липкой лентой и примерно с той же частотой, что и родители, кормили их. Остальных же птенцов в гнезде кормили родители. Количество и калорийность даваемого подопытным птенцам корма были известны, их регулировали, сопоставляя изменения в весе за сутки у «выкормышей» и их братьев и сестер, которых кормили родители.

В-третьих, определенное в эксперименте и теоретическое количество необходимого корма сопоставляли с данными полевых наблюдений. Так, для листогрызущих насекомых подсчитывали по площади количество съеденной на учетных площадках растительной массы (листьев). У птиц его сравнивали с установленным при перевязке пищевода птенцов весом приносимых родителями порций корма и количеством прилетов их в гнездо с кормом, зарегистрированных самописцами.

При изучении роли животных в биогеоценозе и влияния их на виды нижестоящего трофического уровня также старались использовать несколько методических приемов параллельно. Кроме теоретического вычисления количества потребленного в природе корма, непосредственно в природе устанавливали степень воздействия на виды, служившие кормом. Об учете повреждений листьев ивы листогрызущими насекомыми уже было сказано. Истребление птицами листогрызущих насекомых определяли сравнением изменений численности насекомых на открытых и изолированных от птиц сеткой площадках (Богачева, Рыжановский, 1974). О расходовании птицами ресурсов беспозвоночных животных судили по использованию ими территории для добывания корма. Для этого у части птиц при регулярных наблюдениях около гнезд определяли и наносили на план кормовые территории (самца и самки отдельно), места сбора корма. Кроме того, птиц помещали на закрытые сетью участки тундры и по изменению их веса следили за расходованием доступных для питания ресурсов, которые сопоставляли с результатами учета беспозвоночных и данными об энергетическом балансе птиц.

Воздействие хищников на птиц выясняли, контролируя гнезда. При регулярных наблюдениях удавалось устанавливать не только гибель яиц и птенцов, но и взрослых птиц. Проводились специальные исследования влияния грызунов на растительность. В. С. Смирнов и С. Г. Токмакова (1974) на огороженных площадках искусственно создавали разную плотность, определяли, как она влияет на продуктивность растений. Во время массового размножения леммингов в тундре был подсчитан ущерб, нанесенный растительности, и в последующие годы следили за ее восстановлением.

ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ СУБАРКТИКИ

До исследований по МПБ были получены данные о численности отдельных видов и групп животных. Естественно, в первую очередь они касались хозяйственно важных охотничье-промысловых животных и грызунов, которые привлекали внимание периодическими изменениями численности. Общей картины вторичной продуктивности Субарктики не было. Получение данных о продуктивности всех групп животных — очень трудоемкая работа, требующая участия многих специалистов. Поэтому во всех районах, где проводились такие исследования, группы изучены далеко не одинаково. По более полной программе велось изучение в советской Субарктике на Ямале (стационары «Харп» и «Хадыта») и Западном Таймыре (стационар «Тарейя»), а в зарубежной — на Аляске. На стационарах «Хадыта» и особенно «Харп» были получены исчерпывающие данные о продуктив-

Таблица 1

Численность и биомасса беспозвоночных в разных районах тундры

Группа животных	Район, местообитание	Численность, экз/м²	Биомасса, г/м²	Источник
Nematoda	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	1,3—3,5·10⁶	до 1,2	Кузьмин, 1973; Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	0,66·10⁶	0,78—2,70	Тот же
	полигональное болото	0,82·10⁶	—	Кузьмин, 1973
	луг	7—10·10⁶	4,2—7,7	Кузьмин, 1973; Чернов, 1973б
				Bunnel и др., 1975
	Аляска, Барроу:			
	среднее по разным участкам	0,8·10⁶	0,08 *	
Enchitreidae	Салехард:			
	кустарниковая тундра	110,8—265,5	—	Стебаев, 1959
	Ямал, «Хадыта»:			
	луг	130	2,386	
	ивняк	118	—	
	Ямал, Мыс Каменный:			
	мохово-лишайниковая тундра	69—90	0,367—0,510	
	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	550	1,0	Кузьмин, 1973, Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	800—1090	1,66—4,93	Тот же
	луг	12600—20500	13,90—25,69	Тот же
	Аляска, Барроу:			
	среднее по разным участкам	46100	2,119 *	Bunnel и др., 1975
Lumbricidae	Ямал, «Харп»:			
	тундровые сообщества	1—3	1,19	
	осоково-вейниковый луг	1—3	1,84	

	Ямал, «Хадыта»:			
	кустарниковая тундра	1—5	2,10	
	луг	20—23	6,0—11,2	
	ивняк	25—29	18,7—19,4	
	Ямал, Мыс Каменный:			
	тундровые сообщества	1—3	1,06—1,18	
	Салехард:			
	кустарниковая тундра	1—3	—	Стебаев, 1959
	Кольский полуостров	1—3	—	Стриганова, 1973
	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	7	2,0	Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	5—19	1,99—4,18	Тот же
	луг	30—150	26—60	Тот же
	Аляска, Иглу Саммит:			
	луг	40—173	—	Edwards, 1971
Oribatea	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	4500	0,10	Ананьева и др., 1973; Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	1320—4440	0,06—0,13	Тот же
	луг	1600—20000	0,10—0,20	Тот же
Gamasoidea	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	3000	0,09	Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	1320—3160	0,08—0,14	Тот же
	луг	4000—8000	—	Тот же
Acarina	Аляска, Барроу:			
	разные участки тундры	40500	0,124 *	Bunnel и др., 1975
Lithobiidae	Ямал, «Хадыта»:			
	кустарничковая тундра	1—12	0,005—0,064	
	ивняки	3	0,018	
	Салехард:			
	тундровые сообщества	1,2—7,0	—	Стебаев, 1959

Продолжение табл. 1

Группа животных	Район, местообитание	*Численность, экз/м²*	*Биомасса, г/м²*	Источник
Aranea	Ямал, «Харп»:			
	тундровые сообщества	7,5—52	0,047—0,172	
	луг	64—72	0,058—0,172	
	ивняк	23	0,083	
	Ямал, «Хадыта»:			
	тундровые сообщества	6—67	0,035—0,225	
	луг	17—37	0,093—0,179	
	ивняк	38—47	0,032—0,211	
	Ямал, Мыс Каменный:			
	тундровые сообщества	14—17	0,225—0,650	
Collembola	Ямал, «Харп»:			
	тундровые сообщества	10000—15000	1,0—1,5	
	Ямал, «Хадыта»:			
	луг	51000	3,0	
	ивняк	47000	2,82	
	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	22000	1,53	Ананьева, 1973; Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	19000—44000	0,35—1,86	Тот же
	луг	32000—143000	2,22—2,36	Тот же
	Аляска, Барроу:			
	среднее по разным участкам тундры	90700	0,454 *	Bunnel и др., 1975
Ortheziidae	Ямал, «Харп»:			
	тундровые сообщества	7,0—120,7	0,018—0,215	
	луг	13—119	0,037—0,221	
	ивняк	144,7	0,191	
	Ямал, «Хадыта»:			
	тундровые сообщества	72—173	0,170—0,443	
	ивняк	10—51	0,037—0,191	

Coleoptera, всего	Ямал, «Харп»:			
	тундровые сообщества	10—27	0,053—0,212	
	Ямал, «Хадыта»:			
	тундровые сообщества	4—18	0,015—0,042	
	Салехард:			
	тундровые сообщества	25,6—68,0	—	Стебаев, 1959
Carabidae	Ямал, «Харп»:			
	тундровые сообщества	3,0—7,3	0,046—0,143	
	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	4,0	—	Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	6—39	—	Тот же
	Салехард:			
	тундровые сообщества	5—29	—	Стебаев, 1959
	Аляска, Барроу:			
	тундра	8	—	MacLean, 1971
Staphylinidae	Ямал, «Харп»:			
	тундровые сообщества	7—14	0,006—0,024	
	луг	19—42	0,050—0,071	
	ивняк	17	0,025	
	Салехард:			
	кустарничковые тундры	7—21	—	Стебаев, 1959
	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	3	—	Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	3—16	—	Тот же
	Ямал, «Хадыта»:			
	кустарничково-моховая тундра	2—16	0,0016—0,0176	
	ивняк	3—23	0,005—0,034	
Lepidoptera (гусениц и куколок)	Ямал, «Харп»:			
	кустарничковая тундра (почва)	0,7—7,3	0,069—0,109	
	то же (растения)	1—2	0,009—0,051	
	луг	1—3	0,009—0,024	
Lepidoptera (бабочек)	среднее по всем участкам	0,16	0,008	

Окончание табл. 1

Группа животных	Район, местообитание	Численность, экз/м²	Биомасса, г/м²	Источник
Lepidoptera (гусениц и куколок)	Ямал, «Хадыта»:			
	кустарничковая тундра	1—3	0,009—0,253	
Lepidoptera (бабочек)	то же	0,07	0,004	
Tipulidae	Ямал, «Харп»:			
larv.		1,7—4,7	0,127—0,165	
im.	кустарничковая тундра	1	0,032—0,036	
larv.		1,3—5,3	0,096—0,255	
im.	луг	8	0,070	
larv.	ивняк	4,3	0,211	
im.	то же	1	0,015—0,020	
	Ямал, «Хадыта»:			
larv.	кустарничковая тундра	2	0,092—0,181	
im.	то же	1—3	0,008—0,046	
larv.	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	2	0,300	Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	2—20	0,400—1,200	Тот же
	луг	29—50	3,830—4,600	Тот же
larv.	Аляска, Барроу:			
	осоково-моховая тундра	60—129	0,121—0,540	MacLean, 1971
Личинки прочих *Diptera* (в подстилке)	Ямал, «Хадыта»:			
	кустарничково-моховая тундра	3—4	0,237—0,289	
	луг	14	0,284	
	ивняк	43	0,647	
	Таймыр, «Тарейя»:			
	дриадово-осоково-моховая тундра	6	—	Чернов, 1973б
	пятнистая тундра	19—30	—	Тот же
	луг	29—70	—	Тот же

Brachycera, im.	Ямал, «Харп»:		
	кустарничковая тундра	8—55	0,031—0,157
	луг	5—95	0,029—0,122
	ивняк	32—40	0,138—0,194
Chironomidae	Ямал, «Харп» (июль):		
	кустарничковая тундра	10—135	0,028—0,314
	ивняк	50—72	0,151—0,211
	Ямал, «Хадыта» (июль):		
	кустарничковая тундра	13—15	0,028—0,035
Всех *Diptera* (larv., im)	Ямал, «Харп»:		
	кустарничковая тундра	25—200	0,218—0,672
Trichoptera	Ямал, «Харп»:		
	кустарничковая тундра	2—3	0,016—0,026
	луг	2—17	0,074—0,140
	ивняк	2—3	0,030—0,035
Tenthredinidae, larv.	Ямал, «Харп»:		
	кустарничковая тундра	4—11	0,120—0,150
	ивняк	15—30	0,311—0,655
Chrysomelidae	Ямал, «Харп»:		
	кустарничковая тундра	2—11	0,003—0,090
	ивняк	16—20	0,178—0,307

* Сухой вес.

ности беспозвоночных подстилки, поверхности почвы, травяного и кустарникового ярусов, птиц и млекопитающих, на таймырском стационаре «Тарейя» — беспозвоночных почвы.

Ю. И. Черновым (1973б) было выяснено, что основная масса почвенных беспозвоночных животных сосредоточена в верхнем пятисантиметровом слое, а глубже 10 *см* они встречаются в ничтожном количестве. Беря пробы на глубине до 5 *см*, мы полагали, что данные о мезофауне соответствуют истинным.

Почвенные простейшие тундры почти не изучены. В канадском секторе Арктики на о-ве Девон их годичная продукция составляла 1,5 *г/м*^{2} (Bliss и др., 1973), на Аляске у Барроу в сантиметровом слое почвы 0,05—0,15 *г/м*^{2} (Bunnel и др., 1975). Сведения о численности и биомассе прочих групп беспозвоночных приведены в табл. 1. Данные о численности нематод на Таймыре (Кузьмин, 1973; Чернов, 1973б) и на Аляске (Bunnel и др., 1975) близки, но по биомассе есть различия. Поэтому можно считать, что в тундре их около 1 *г/м*^{2}. Результаты учетов Enchitreidae отличаются в разных местах. Около Салехарда, на «Хадыте» и Мысе Каменном численность была примерно одинаковой. Количество и биомасса дождевых червей всюду в сходных биотопах были близкими. По литературным данным, численность гамазовых и панцирных клещей в разных секторах Субарктики мало различалась. Мы специальных учетов не проводили. При извлечении обитателей подстилки в термоэлекторе на «Хадыте» их соотношение с коллемболами было 1 : 10. Многоножки Lithobiidae встречались в тундре неповсеместно: на «Харпе» только в редколесье, на «Хадыте» и в тундровых сообществах. Пауки были заметной и влиятельной группой членистоногих тундры. Географические различия в количестве и биомассе в пределах обследованной зоны отсутствовали. Низших насекомых, представленных почти исключительно ногохвостками *Collembola*, на Ямале было меньше, чем в прочих районах Субарктики. Характерными и многочисленными обитателями мохового яруса были кокциды или червецы. Одними из самых многочисленных и значимых по биомассе насекомых были двукрылые. Исключая Choaboridae и Culicidae, их было 0,3—0,8 *г/м*^{2}. Комары Choaboridae короткое время после вылета встречались около водоемов в огромном количестве, достигая биомассы 4 *г/м*^{2}; Culicidae, несмотря на субъективное представление об их неисчислимости, по данным Н. В. Николаевой, в среднем было в тундре не более 1 экз. на 1 *м*^{2}, если исключалось привлечение их человеком и животными. Правда, эти данные относятся к 1974 г., когда на Ямале стояла необычайно жаркая сухая погода, тундра высохла и исчезли небольшие водоемы. Из растительноядных насекомых в южной тундре заметную роль играли пилильщики, меньше — листоеды. Растительноядные клопы в ивняках встречались в количестве 5—12 экз. на 1 *м*^{2} с биомассой 0,029—0,068 *г/м*^{2}. В кустарниковой тундре их находили не еже-

Таблица 2

Биомасса членистоногих основных типов растительности, *мг/м²*

Тип растительности	Конец июня	Середина июля	Начало августа
«Харп»			
Моховые и кустарничковые тундры	745—920	500—750	700—1000
Ерниковая тундра	795—940	1050—1100	—
Ивняки	750	1500—1900	—
Луга	750—830	750—1050	1020—1110
«Хадыта»			
Моховые и кустарничковые тундры	640—800	820—1110	—
Ивняки	—	810—1560	—
Мыс Каменный			
Моховые и кустарничковые тундры	—	640—1100	—
Ерниковая тундра	—	1450—1700	—
Ивняки	—	1300—1700	—

годно. В годы, когда они были, численность составляла 6—16 экз. на 1 *м²* и биомасса 0,030—0,082 *г/м²*.

Заключая рассмотрение основных групп беспозвоночных, следует упомянуть о насекомых — опылителях растений. На лугах, где рос дягиль, цветы которого привлекали этих насекомых (см. статью В. Н. Ольшванга в настоящем сборнике), количество их равнялось 166—208 экз. на 1 *м²* и биомасса 0,069—0,072 *г/м²*.

Как показано В. Н. Ольшвангом, численность и биомасса членистоногих мезофауны подстилки и поверхности почвы были больше весной и в начале осени, меньше — в середине лета. Биомасса же обитателей травяного и кустарникового ярусов формировалась с началом вегетации, становилась наибольшей во второй половине июля и постепенно уменьшалась в августе. Сезонные изменения мезофауны членистоногих во всех ярусах основных типов растительных ассоциаций показаны в табл. 2. По биомассе членистоногих не было значимых различий между сходными ассоциациями, расположенными в разных географических районах Ямала. Наиболее богатыми были ивняки, где за счет обитателей кустарникового яруса биомасса была примерно в полтора раза выше, чем в тундре. Площадь, занимаемая ими, за исключением долин сравнительно крупных рек, невелика. Например, на стационаре «Харп» они занимали 4,6% территории.

Богаче других была ерниковая тундра. На «Харпе» все типы тундр занимали 50,8% площади суши, а одна ерниковая

тундра — половину. К северу площадь ее уменьшалась. Обилие членистоногих в лиственничных редколесьях зависело от характера нижнего яруса и было одинаковым с тундрами, имевшими такой же тип травянисто-кустарничковой растительности. На «Харпе», где редколесья составляли 16,4% площади, биомасса членистоногих была примерно такой же, как в ерниковой тундре.

Отмечены изменения численности членистоногих по годам: уменьшение количества и биомассы от 1970 к 1974 г. Оно касалось в основном обитающих в подстилке и верхнем горизонте почвы животных. Это было обусловлено небольшим количеством осадков, выпадавших во время вегетации в 1973 и 1974 гг., и подсыханием верхних слоев почвы и подстилки. В 1974 г. это усугубила необычайно высокая температура июля. Засуха отразилась и на членистоногих, развивающихся в небольших водоемах. Так, в этом году была самая низкая за все годы наблюдения численность комаров.

Рассмотрев обилие отдельных групп беспозвоночных животных, можно оценить их общую биомассу. В тундровых сообществах она без *Protozoa* составляла 4,2—6,8 *г/м*^{2}, на лугах — 8,5—25,7 *г/м*^{2}, в ивняках по берегам водоемов — 20,8—33,3 *г/м*^{2}.

Определить годовую продукцию биомассы трудно, так как для этого надо знать плодовитость всех или, по крайней мере, доминирующих видов и смертность на каждой стадии развития. Проделанные И. А. Богачевой исследования листогрызущих насекомых показали, что продукция превышает наибольшую биомассу, регистрируемую при учетах личинок пилильщиков. Годовая продукция листогрызущих насекомых в тундре достигала 0,3 *г/м*^{2}, в среднем за все годы — 0,06 *г/м*^{2}, в ивняках — в среднем 1,8 *г/м*^{2}. Можно ориентировочно оценить годичную продукцию беспозвоночных животных по энергетическим показателям, поскольку у исследованных видов установлено, что на создание новой продукции расходуется 4—16% энергии, потребляемой популяцией за год (Slobodkin, 1960; Engelmann, 1961; Wiegert, 1965).

У отдельных особей на создание новой биомассы идет большое количество потребленной с кормом энергии (см. статью И. А. Богачевой в настоящем сборнике), в среднем около 20%. Если, основываясь на этом, рассчитать продукцию, то для тундровых сообществ «Харпа» она составит 4,5—6,0 *г/м*^{2}, в ивняках — 9,5—16,5 *г/м*^{2}, на лугах — 8,5—18,5 *г/м*^{2}. Годовая продукция членистоногих и нематод на о-ве Девон в арктической Канаде на лугах составляла 3,3 *г/м*^{2} (Bliss и др., 1973).

Водные экосистемы в Субарктике неразрывно связаны с наземными и не могут рассматриваться отдельно. Они объединены уже тем, что в водоемы, при преобладании в Субарктике поверхностного стока вод, сносятся растворимые органические вещества. Это способствует плодотворному развитию жизни в

водоемах и продуцированию биомассы животных, превосходящих продукцию наземных экосистем.

В небольших тундровых водоемах, образующихся в понижениях рельефа за счет наполнения талыми и дождевыми водами, биомасса личинок насекомых составляла в среднем 6,6 *г/м²*. На «Хадыте» они были беднее, среди обитателей более заметную роль играли личинки комаров (0,6—0,7 *г/м²*). В таких же небольших водоемах, расположенных обычно среди зарослей ивы в пойме реки, личинки комаров составляли подавляющую часть беспозвоночных животных и их биомасса была, по данным Н. В. Николаевой, от 2,3 до 8,3, в среднем 4,3 *г/м²*. В небольших речках, текущих из тундровых озер, обилие членистоногих было того же порядка, например, в р. Тау-Пугол на «Харпе» биомасса составила 6,6 *г/м²*. Здесь доминировали личинки ручейников. В центральных частях тундровых озер фауна была бедной, в отличие от прибрежной полосы, которая прогревается и куда поступают органические вещества с суши. В разных озерах стационара «Харп» биомасса водных насекомых, в основном личинок Chironomidae и ручейников, колебалась от 0,6 до 8,8, в среднем 3,7—4,5, а в конце — июля — начале августа — 6,5 *г/м²*. Щитней, ракушковых рачков и бокоплавов обитало от 3,0 до 17,0 *г/м²*. Общая биомасса мезофауны

Таблица 3

Численность и биомасса гнездящихся и молодых птиц на Ямале *

Место	Год	Гнездящиеся	Молодые
«Наземные птицы»			
«Харп»	1970	1,77 ** / 51,3	3,20 / 105,7
	1971	1,72 / 56,0	3,62 / 101,4
	1972	1,65 / 52,0	3,49 / 103,6
	1973	1,33 / 53,6	2,44 / 91,5
«Хадыта»	1970	1,11 / 70,3	2,02 / 171,2
	1971	1,55 / 68,4	2,91 / 160,0
	1972	1,94 / 92,3	4,19 / 227,0
	1973	1,95 / 148,5	3,70 / 332,1
Мыс Каменный	1974	3,55 / 222,5	
Водные птицы			
«Харп»	1971	1,60 / 616,5	1,95 / 864,8
	1972	2,86 / 960,7	4,46 / 2037,5
	1973	—	1,84 / 888,7

* Приведенные в таблице цифры немного отличаются от помещенных в более ранних публикациях в результате уточнения площади, на которой был проведен учет, и получения новых, более полных данных о весе некоторых птиц.

** В числителе — численность, экз. на 1 *га*, в знаменателе — биомасса, *г/га*.

членистоногих на стационаре составляла 4,8—25,8, в среднем 12,5 *г/м*².

Рассматривая численность птиц, разделяем их на наземных и водных. В основу разделения положены трофические связи, хотя в Субарктике многие типично наземные птицы кормятся по берегам водоемов, добывая насекомых непосредственно из воды и вылетевших из нее. Мы неоднократно наблюдали, как коньки и другие воробьиные птицы собирали по берегам высыхающих водоемов и на мелководье водных личинок насекомых. Иногда они при этом забредали в воду по самое брюшко. К группе водных птиц мы относили гагар, крохалей, уток, плосконосых и круглоносых плавунчиков, полярных крачек. Численность их соотносили с площадью водоемов.

Численность всех наземных птиц на стационаре «Харп», как видно из табл. 3, изменялась сравнительно мало — в 1,3 раза. На «Хадыте» она была примерно такой же (в 1,8 раза). Для сравнения можно указать, что на «Тарейе» в разные годы гнездилось от 170 до 370 особей на 1 *км*² (Vinokurov и др., 1972), на востоке Большеземельской тундры в разных местообитаниях было учтено 260—1000 особей на 1 *км*² (Успенский, 1960), в ерниковой тундре п-ва Канин — 542 экз. на 1 *км* (Зубцовский, Рябицев, 1973), в горных тундрах южной Норвегии — 61—203 особи на 1 *км*² (Lien и др., 1974), в тундре Канады — от 71 до 216 особей на 1 *км*² (Savile, цит. по Bliss и др., 1973). На Ямале биомасса, как видно из табл. 3, увеличивалась к северу от 51,3 до 56,0 *г/га* на «Харпе», от 68,4 до 148,5 *г/га* на «Хадыте», до 222,5 *г/га* в районе мыса Каменного за счет увеличения количества гнездящихся куликов. На «Тарейе» биомасса гнездящихся птиц была 133—288 *г/га* (Винокуров, 1970). На двух участках близкого к нашему района, расположенного на р. Щучьей, по данным В. В. Кучерука, Ю. В. Ковалевского и А. Г. Сурбаноса (1975), в 1973 г. гнездились 98,9 и 386 пар на 1 *км*².

Состав орнитофауны во время весеннего пролета был иной, чем летом: больше куликов, более обычны были поморники и хищные птицы. В некоторые дни, когда шел особенно интенсивный пролет, численность птиц заметно увеличивалась, но в среднем за весь предгнездовой сезон она была примерно такой же, как летом, или меньше, хотя биомасса за счет увеличения количества более крупных птиц была несколько больше:

	1970 г.	1971 г.	1972 г.
Средняя численность, экз. на 1 *га*	1,7	0,4	1,7
Биомасса: *г/га*			
поморники и хищные птицы	30	8	4
кулики	93,4	83,1	59,1

Появлявшиеся на короткое время негнездящиеся птицы заметно не влияли на общую численность и биомассу птиц наземных экосистем, хотя на отдельных участках они усиливали смертность животных, служащих им кормом, и интенсифицировали обмен веществом и энергией. На «Харпе», например, летом задерживались на несколько дней небольшие группы негнездящихся золотистых ржанок, средних кроншнепов, в 1971 г. до конца июля держалась холостая самка белой совы.

В конце гнездового периода численность и биомасса (продукция) оставивших гнезда молодых в годы, когда не наблюдалось массового размножения леммингов, были примерно вдвое больше, чем взрослых размножавшихся птиц: на «Харпе» численность составила 181—212, биомасса — 182—206, на «Хадыте» — 182—216 и 229—246% от общего количества птиц.

Численность гнездящихся водных птиц в расчете на площадь водоемов была на «Харпе» 1,60—1,86 экз. на 1 *га*, а биомасса, естественно, много больше, чем в тундре,— 616—961 *г/га*. Количество птиц весной увеличивалось к вскрытию водоемов, когда заканчивалось формирование состава гнездящихся птиц. Пролетные утки, реже гуси и лебеди, останавливались для отдыха и кормежки на неглубоких озерах Утином и Лебяжьем, раньше освобождавшихся ото льда. В пересчете на все водоемы количество птиц в среднем за предгнездовой период было не больше, чем в гнездовой.

В начале июля численность местных птиц уменьшалась за счет отлета большинства селезней на линьку. С конца июня до конца июля на озерах останавливались группы и стайки летящих на линьку уток, появлялись лебеди, чайки и крачки, прилетали кормиться гагары, гнездившиеся на озерах вне пределов стационара. В 1971 г. таких птиц в среднем было 610 *г/га*, т. е. примерно столько же, сколько гнездящихся. Численность молодых к началу августа составляла от 1,84 до 4,46 экз. на 1 *га*, а их биомасса — от 865 до 2037 *г/га*, т. е. 122—156% по количеству и 140—212% по биомассе от гнездившихся птиц.

Эффективность размножения птиц уменьшалась после массового размножения леммингов в результате увеличения количества хищников и массового уничтожения ими гнезд. При этом основное значение имели хищные млекопитающие, поскольку хищные птицы и поморники в такие годы обычно не гнездились и перемещались в другие районы, где были грызуны. Эта связь динамики численности леммингов, хищников и птиц известна давно (Elton, 1924; Формозов, 1935; Сдобников, 1959, и др.). В 1973 г., когда на Южном Ямале была высокая численность леммингов, молодых вывелось столько же, как в предыдущие годы, хотя встречалось больше хищных млекопитающих и птиц. В 1974 г. грызуны практически отсутствовали, во всяком случае следов их пребывания не было найдено. В этом году почти

отсутствовали хищные птицы и поморники, но хищные млекопитающие были многочисленны. Бродячие песцы встречались довольно часто: на «Харпе», например, все лето держались два песца. На «Харпе» и «Хадыте» были замечены лисицы. По данным В. К. Рябицева и В. Н. Рыжановского, в этот год в районе Мыса Каменного хищниками были уничтожены 94% гнезд куликов, все гнезда и выводки уток и белых куропаток; у воробьиных птиц благополучно оставили гнезда только 21% птенцов от числа отложенных яиц. На «Харпе» птенцы вывелись у 40%, на «Хадыте» — около 35% от таковых в предыдущие годы. Во всех районах редко встречались выводки уток, куликов и белых куропаток.

Млекопитающих на «Харпе» обнаружено 17 видов: арктическая бурозубка из насекомоядных, девять видов грызунов, беляк из зайцеобразных, северный олень и лось из копытных, песец, лисица, горностай и ласка из хищных. Беляк сравнительно регулярно встречался только зимой, лоси заходили на несколько дней на территорию стационара летом 1971 г. Домашние северные олени проходили через стационар ранней весной и поздней осенью, но, несмотря на краткое пребывание, заметно повреждали немногочисленные поросли ягеля. Из хищных млекопитающих летом 1971 г. держались пять горностаев, которые жили в норах грызунов по берегам водоемов. В 1972 г. обитали четыре горностая. Кроме того, с зимы остался и жил до конца первой декады июля холостой песец. В 1973 г. были установлены участки обитания двух горностаев и четырех ласок. В 1974 г. учет их не проводили, но, судя по встречам, куньих было не меньше, чем в предыдущие годы. Численность хищников в разные годы летом была 0,013—0,023 экз. на 1 *га* и биомасса — 2,67—10,50 *г/га*.

В 1970 г. грызуны были малочисленны, и на маршрутах не обнаружено жилых нор. В 1971 г. количество их увеличилось, наряду с полевками встречались лемминги. Среднее количество грызунов в июле было 10 экз. на 1 *га*. В июле 1972 г. численность равнялась 30—50 экз. на 1 *га*, преобладали лемминги. Весной 1973 г. лемминги были очень многочисленны (на «Харпе» преобладали сибирские, а на «Хадыте» — копытные), количество их было в среднем от 200 до 300 экз. на 1 *га*, хотя на отдельных небольших участках скапливалось больше. После таяния снега начался массовый падеж, трупы их находили повсеместно в норах и на поверхности. В результате к середине июля численность сократилась до 5—6 экз. на 1 *га*. Биомасса грызунов при вспышке численности достигала в среднем 12 *кг/га*, а на отдельных небольших участках 30 и даже 40 *кг/га*. Эпизоотия захватила и других грызунов, в частности встречавщихся в большом числе по берегам рек полевок-экономок. Отмечена и гибель зайцев-беляков, хотя не массовая. В районе мыса Каменного и северной половины Ямала, по наблюдениям

В. К. Рябицева и В. Н. Рыжановского, гибель, очевидно, происходила позднее, а у Харасавея — ранней весной 1974 г. На р. Щучьей, по данным Н. В. Тупиковой и Л. Е. Емельяновой (1975), падеж леммингов от туляремии был заметен в течение всего лета 1973 г., но численность оставалась до осени высокой, на разных участках составляя от 72 до 324 экз. на 1 *га*. По многолетним наблюдениям Пителки (Pitelka, 1972), на мысе Барроу в Аляске при вспышках размножения количество леммингов составляло в среднем 125—250 экз. на 1 *га*, при депрессиях — 1 экз. на 4 *га*, наибольшая гибель, как и в наших районах, происходила весной и в начале лета. Для «Тарейи» А. А. Винокуров, В. А. Орлов, Ю. В. Охотский (Vinokurov и др., 1972) приводили такие данные о количестве леммингов: в 1967 г.— 117, в 1968 г.— 0, в 1969 г.— 214 и в 1970 г.— 596 экз. на 1 *га*. Данных о создаваемой за год продукции биомассы нет, хотя они крайне нужны. Количество сибирских леммингов от весны к осени в тундрах Якутии увеличивается примерно в 6—7 раз («Млекопитающие Якутии», 1971), и если бы не высокая смертность молодых, могло бы быть в 2—3 раза больше.

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ И РОЛЬ В ЭНЕРГЕТИЧЕСКОМ ОБМЕНЕ

Для установления роли животных в таких фундаментальных биогеоценотических процессах, как обмен веществом и энергией, необходимо знать структуру трофических отношений видов биогеоценоза. Выяснение всех трофических связей — очень трудоемкая работа, в случае большого числа беспозвоночных животных требующая применения радиоактивных меток и иммунологических методов. Кроме того, каждый вид, как правило, связан трофическими отношениями с значительным количеством других видов. Трудности усугубляются еще тем, что если бы и удалось определить все или почти все, трофические связи, то полученная картина взаимосвязей была бы настолько сложна, что скрывала бы направления потока вещества и энергии. Поэтому при изучении трофических связей приходится выделять основные звенья или группы, вокруг которых концентрируются эти связи. В геоботанике было выработано соответствующее этому принципу понятие консорции (Раменский, 1952; Мазинг, 1966; Работнов, 1969) как структурно-функциональной единицы биоценозов. Но такие виды или группы имеются не только среди растений, но и животных, хотя связи в этом случае определяются почти исключительно трофическими отношениями, т. е. имеют более узкий характер.

В Субарктике основными группами растений, с которыми трофическими отношениями связаны большинство растительноядных животных, служат осоки, пушицы и в кустарниковой

и кустарничковой тундре — ивы. Осоки и пушицы — основной корм тундровых грызунов в течение всего года, гусей от прилета до отлета, северных оленей весь вегетационный сезон (Тихомиров, 1959, и др.). К ивам приурочен почти весь комплекс листогрызущих насекомых, зимой они составляют основу питания белых куропаток и зайцев-беляков. Из беспозвоночных животных «узловыми» группами являются двукрылые, ногохвостки и, в несколько меньшей степени, пауки. Из двукрылых особое значение имеют хирономиды и долгоножки, поедаемые в большом количестве на личиночных стадиях развития и во взрослом состоянии. Они играют большую роль в питании водных и наземных насекомоядных птиц. Личинками долгоножек питаются почти все кулики, добывают их и воробьиные птицы, вылетевшими взрослыми формами — насекомоядные птицы и крупные пауки, личинками хирономид — кулики, утки, взрослыми — насекомоядные птицы и крупные пауки. Ногохвостки — основной корм почти всех хищных членистоногих (стафилин, жужелиц, пауков и др.), крупные виды поедаются и насекомоядными птицами. Наконец, пауки постоянно встречались в пище всех насекомоядных птиц, и с большей частотой, чем была их доля в учетах. В кустарниковой и кустарничковой тундре заметное место в питании птиц занимали личинки пилильщиков, обитающих на ивах. Для плотоядных птиц (хищников, сов, поморников) и млекопитающих основным кормом служили грызуны, в первую очередь лемминги.

Перенос внимания только на основные или узловые пищевые связи, хотя и упрощает общую их картину, но выражает степень взаимного влияния отдельных компонентов разных трофических уровней, отдельные звенья материально-энергетического обмена. Поэтому приходится идти на еще большие упрощения, представляя трофические отношения как ряд последовательных ступеней редукции вещества от органических соединений, продуцируемых растениями, до неорганических. А при недостаточной изученности особенностей питания многих жи-

Таблица 4

Биомасса и потребление корма (средневзвешенные) животными основных трофических групп за два летних месяца

Трофические группы	Биомасса		Потребление корма	
	мг/м²	%	*кал/м²*	%
Хищные млекопитающие	0,27—1,05	0,004—0,014	7,3—13,1	0,007—0,010
Хищные птицы	0,17—0,44	0,003—0,006	2,1—4,5	0,002—0,003
Насекомоядные птицы .	7,6—8,1	0,11—0,12	440—580	0,3—0,6
Хищные беспозвоночные	184—319	2,8—4,2	6984—9431	4,8—9,4
Грызуны	0 (?)—600	?—7,8	0 (?)—86400	?—43,7
Растительноядные беспозвоночные . .	286—433	4,3—5,6	8519—13237	6,7—11,4
сапрофаги	6108—6294	82,2—92,7	58634—87904	44,5—78,6

вотных и многообразии их пищевых связей, о чем писал, например, Ю. И. Чернов (1973 а), это сделать нелегко.

Соотношение животных основных трофических уровней, выраженное в средней биомассе за два летних месяца (с 15 июня по 15 августа), было рассчитано для стационара «Харп» (табл. 4). При этом были взяты средневзвешенные показатели, т. е. в условную площадь, на которую производился расчет, включались основные биотопы в той же пропорции, какую они занимали на стационаре, и соответственно, в той же пропорции бралась биомасса обитателей этих биотипов и суммировалась. Водоемы были исключены из этого расчета.

Хищные млекопитающие и птицы играли неодинаковую роль на стационаре, хотя питание их во многом сходно. Во-первых, млекопитающих было больше, чем птиц, и биомасса их значительно увеличивалась в годы отсутствия или низкой численности леммингов за счет появления неразмножающихся песцов. Они, кроме песцов и лисицы, имели небольшой охотничий участок по сравнению с птицами и оказывали на нем большое влияние на грызунов и птиц. Наконец, хищные млекопитающие, в первую очередь горностаи, обитают на стационаре круглый год. При низкой численности грызунов эффективность их истребления может быть очень высокой (Mahler, 1968; Pitelka, 1972). При отсутствии или низкой численности грызунов, как было ранее показано на примере 1974 г., хищные млекопитающие уничтожают подавляющее большинство гнезд, птенцов и птиц. Характер воздействия хищных птиц существенно иной из-за меньшей привязанности к району гнездования — они в годы отсутствия леммингов не гнездятся и покидают этот район. На стационаре «Харп» или поблизости от него они гнездились только в 1972 и 1973 гг. Зато во время весеннего пролета хищные птицы, особенно поморники, «прочесывают» всю территорию и в это время их биомасса не уступает хищным млекопитающим. Таким образом, птицы могут существенно влиять на численность грызунов только весной, а в гнездовое время они концентрируются там, где много грызунов, совершая при этом значительные перемещения по тундре.

Хищные млекопитающие и птицы вместе составляли 0,01—0,02% от общей биомассы животных стационара, а их доля в общем энергообмене была того же порядка.

Биомасса насекомоядных птиц была в 6—15 раз больше, чем хищных птиц и млекопитающих вместе взятых, но от всех животных она составляла всего около одной тысячной. Потребление же животных нижестоящих трофических уровней из-за небольших размеров было больше в 30—40 раз, хотя в общем потоке энергии составляло только 0,3—0,6%. Весной и в начале лета они поедали в день 0,5—0,6% запаса беспозвоночных, в середине лета — 1,5—1,7%, в конце лета, после приобретения птенцами самостоятельности, откочевки части птиц и переме-

щения большинства оставшихся на берега водоемов, до 0,4—0,7%. Однако это не должно создавать впечатления, что птицы не играют роли в снижении численности насекомых и мало влияют на продуктивность тех групп, которыми питаются, и через них на другие компоненты биогеоценозов, вплоть до растительности. Специальными опытами, о которых говорилось раньше, И. А. Богачевой и В. Н. Рыжановским было установлено, что они уничтожают за сравнительно короткий промежуток времени в тундре 38—44% личинок пилильщиков, а в прибрежных ивняках, где личинок много больше,— 28—30%. Запас имеющегося корма без учета его доступности не характеризует полностью воздействие птиц на насекомых. Опытами С. Н. Постникова по содержанию птиц в вольере, установленном в тундре, было выяснено, что краснозобым и луговым конькам на одни сутки достаточно доступного корма на площади 50 *м*², иначе 1 *м*² тундры имеет доступного корма достаточно для того, чтобы в течение одних суток обеспечить им 440 *мг* биомассы воробьиных птиц, т. е. в 55 раз больше общего количества насекомоядных птиц.

Хищные беспозвоночные животные по своей биомассе и потреблению корма имели большее значение, чем насекомоядные птицы, превосходя их по биомассе примерно в 25—40 раз, а по потреблению корма в 16—17 раз. Их участие в общем энергообмене всего населения животных было уже значимым (4,8—9,4%). Поедали они, в отличие от насекомоядных птиц, преимущественно других беспозвоночных, кроме двукрылых. Если условно учесть, что основной массе хищников кормом служили ногохвостки, то в сутки они могли съесть около 5% имеющегося количества жертв.

Исключительное положение по своей биоценотической значимости занимали грызуны. Их изменения численности от почти полного отсутствия до такого увеличения количества, когда их биомасса составляла 7,8% от всех животных, сказывались на продуктивности всех звеньев биогеоценоза. В первую очередь, они повреждали растительность. По оценке Б. А. Тихомирова (1959), лемминги уничтожали на Западном Таймыре 90—95% пушиц и осок. Учет повреждений, произведенный Н. В. Пешковой на «Хадыте», показал, что пушицы были погрызены на 70%, а осоки — на 44%. Это произошло при начавшемся с весны падении численности, в результате чего в этом районе численность к середине июля сократилась до 5—6 зверьков на 1 *га*. К осени фитомасса растений частично восстановилась и равнялась у пушиц 90% от потенциально возможной, а у осок — 46%. В 1974 г. к концу вегетации пушицы восстановились полностью, а осоки — на 86%. В других районах падение численности леммингов было не столь стремительным и повреждение было значительнее. При потреблении на «Харпе» 86400 *кал/м*² это соответствует 21,6 *г* сухого веса растительной массы. Общий же

запас надземной травянистой растительности, по Г. В. Троценко (1972), составляет 17—34 *г/м*², по А. Ф. Гашевой (1974) — 29—78 *г/м*². Для оценки деятельности леммингов в тундре важно, что они обитают здесь круглый год, хотя зимой их меньше.

Кроме того, Б. А. Тихомиров (1959) отмечал, что при сильном повреждении растений они не цветут, а размножаются вегетативным путем, связывал с леммингами образование мелкокочкарного микрорельефа и допускал их влияние на образование торфяного слоя. В связи с уменьшением количества птиц и ранним исчезновением из тундры особей, потерявших гнезда, можно предполагать уменьшение их воздействия на отдельные группы беспозвоночных животных. Но для оценки этого нужны дополнительные специальные исследования.

Доля грызунов в общем энергообмене достигала при массовом размножении почти 44%.

Количество и биомасса растительноядных беспозвоночных, по сравнению с грызунами, изменялась мало (от 4,3 до 5,6% биомассы всех животных), а участие в энергообмене — от 6,7 до 11,4%. Большая часть их была трофически связана с ивами. Видимо, насекомые оказывают на растительность большее влияние как опылители.

Группа сапрофагов была самой многочисленной (89,2—92,7% от общей биомассы). Доля их в энергообмене при исключении грызунов равнялась 78,6—79,1%. Ориентировочный расчет показывает, что сапрофаги за два летних месяца могут переработать 15—22 *г/м*² (в сухом весе) опада. Для сравнения можно указать, что К. Н. Манаков (1972) величину опада без стволов и корней оценивал в основных ассоциациях кольской лесотундры в 31,3—161,2 *г/м*².

Рассматривая роль животных в биогеоценозах, рассчитывали и удобрение ими почвы, когда с экскрементами не только вносятся частично разложившиеся или измельченные органические вещества, но и в значительной мере стимулируется деятельность микроорганизмов. Всеми животными без грызунов выделяется с экскрементами 37300—55600 *кал/м*², что приближенно соответствует 9,5—14 *г* (в сухом весе). С грызунами при высокой их численности количество вносимого вещества достигает 25 *г/м*².

Наземные биогеоценозы Субарктики связаны многочисленными вещественно-энергетическими отношениями с водными экологическими системами. Водоемы в районе работ на Ямале занимали около 20% площади. С суши при преобладании поверхностного стока вод в них сносился органический материал и растворимые вещества. Оценить размеры этого сноса пока нет возможности, хотя они очень важны. За счет сноса в мелких, хорошо прогреваемых водоемах, особенно в прибрежной части, развивается богатая жизнь. В приведенных ранее материалах показаны результаты учета членистоногих, которые по

биомассе в несколько раз превосходят биомассу таковых на суше. Многие из них участвуют в редукции органических веществ. Так, например, исследованиями Н. В. Николаевой в районе «Хадыты» было установлено, что в водоемах поймы реки в 1972 г. обитало от 2,3 до 8,3 *г/м*^{2} личинок комаров, в среднем по всем типам водоемов — 4,3 *г/м*^{2}, в 1973 г.— 1,7 *г/м*^{2}. Опытами по поеданию ими отмершей растительности она установила, что в 1972 г. они переработали 13 *г/м*^{2} (в сухом весе), в 1973 г.— около 4 *г/м*^{2}.

Но, пожалуй, большее значение для тундровых биогеоценозов имеет обратный поток вещества — вынос его на сушу вылетающими насекомыми после завершения личиночного развития в воде и извлечение птицами. Водные членистоногие поедаются почти всеми птицами, а не только водными и прибрежными. Значение их в питании увеличивается весной и в конце лета. Было ориентировочно подсчитано, что на стационаре «Харп» в пересчете на всю площадь суши выносится вылетающими насекомыми 150 *мг/м*^{2} (в сыром весе) и птицами извлекается около 250 *мг/м*^{2}, т. е. общее количество поступающего из воды вещества составляет 400 *мг/м*^{2}, или 7—10% от биомассы всех наземных и почвенных животных.

Проведенные исследования свидетельствуют о большом значении животных в функционировании тундровых биогеоценозов и дают возможность количественно оценить эту роль.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьева С. И. Ногохвостки (*Collembola*) Западного Таймыра.— Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып. 2. Л., «Наука», 1973.

Ананьева С. И., Криволуцкий Д. А., Чернов Ю. И. Панцирные клещи (*Oribatei*) подзоны типичных тундр Западного Таймыра.— Там же.

Богачева И. А., Рыжановский В. Н. Воздействие воробьиных птиц на личинок пилильщиков в тундре.— Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 1. М., Изд-во МГУ, 1974.

Вернадский В. И. Биосфера. Л., Госхимиздат, 1926.

Вернадский В. И. Проблемы биогеохимии, ч. 2. Л., Изд-во АН СССР, 1939.

Винберг Г. Г. О зависимости интенсивности обмена у членистоногих от величины тела.— Уч. зап. Белорусск. ун-та, 1956, вып. 26.

Винберг Г. Г. Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивность экологических систем.— Зоол. ж., 1962, т. 41, вып. 11.

Винокуров А. А. К изучению роли позвоночных животных в биогеоценозах тундр Западного Таймыра (Тарейский стационар).— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1970.

Гашева А. Ф. Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара «Харп».— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1974, вып. 88.

Гиляров М. С., Перель Т. С., Бызова Ю. Б. Изучение беспозво-

ночных животных как компонента биогеоценоза.— Программа и методика биогеоценотических исследований. М., «Наука», 1974.
Докучаев В. В. Учение о зонах природы. СПб., 1898.
Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных.— Успехи современной биологии, 1968, т. 66, № 2(5).
Зубцовский Н. Е., Рябицев В. К. К количественной оценке птиц полуострова Канина.— Экология, 1973, № 2.
Кузьмин Л. Л. Фауна свободноживущих нематод Западного Таймыра.— Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып. 2. Л., «Наука», 1973.
Кучерук В. В., Ковалевский Ю. В., Сурбанос А. Г. Изменения населения и фауны птиц Южного Ямала за последние 100 лет.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 1.
Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов.— Труды МОИП, 1966, т. 27.
Манаков К. Н. Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах. Л., «Наука», 1972.
Млекопитающие Якутии. М., «Наука», 1971.
Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Пг., 1920.
Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., «Советская наука», 1953.
Работнов Т. А. О консорциях.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1969, т. 74, вып. 4.
Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники.— Бот. ж., 1952, т. 37, № 2.
Сдобников В. М. Динамика численности популяций млекопитающих и птиц на северном Таймыре в 1943—1950 гг.— Зоол. ж., 1959, т. 38, вып. 11.
Смирнов В. С., Токмакова С. Г. Изучение продуктивности тундровых фитоценозов под влиянием консументов.— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1974, вып. 88.
Стебаев И. В. Почвенные беспозвоночные Салехардских тундр и изменение их группировок под влиянием земледелия.— Зоол. ж., 1959, т. 38, вып. 10.
Стриганова Б. Р. Почвенная фауна северного побережья Кольского полуострова.— Экология почвенных беспозвоночных. М., «Наука», 1973.
Сукачев В. Н. Основные современные проблемы биогеоценологии.— Ж. общ. биол., 1965, т. 16, № 3.
Тихомиров Б. А. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1959.
Троценко Г. В. Запасы фитомассы в некоторых тундрах Приобского Севера.— Экология, 1972, № 5.
Тупикова Н. В., Емельянова Л. Е. К методике учета леммингов на неогороженных площадках.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, вып. 1.
Успенский С. М. Количественный учет птиц в тундре.— Орнитология, вып. 3. М., Изд-во МГУ, 1960.
Формозов А. Н. Колебания численности промысловых животных. М., КОИЗ, 1935.
Чернов Ю. И. Краткий обзор трофических групп беспозвоночных подзоны типичных тундр Западного Таймыра.— Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, вып. 2. Л., «Наука», 1973а.
Чернов Ю. И. Геозоологическая характеристика территории Таймырского биогеоценологического стационара.— Там же, 1973б.
Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1971, № 4.
Шварц С. С. Эволюция и биосфера.— Проблемы биогеоценологии. М., «Наука», 1973.

Bliss L. C., Courtin G. M., Pattie D. L., Riewe R. R., Whitfield D. W. A., Widden P. Arctic Tundra Ecosystems. — Ann. Review Ecol. Systematics, 1973, vol. 4.
Buckner C. H. The estimation of energy flow through the populations of birds. — Second. Product. Terrest. Ecosystems, Warszawa — Krakow., 1967.
Bunnel F. L., MacLean S. F. Ir., Brown J. Barrow. Alaska, USA, Structure and Function of Tundra Ecosystems. — Ecol. Bull, Stockholm, 1975, vol. 20.
Darevskij I. S., Terentev P. V. Estimation of energy flow through amphibian and reptile populations. — Second. Product. Terrest. Ecosystems, Warszawa — Krakow, 1967.
Edwards J. S. Abundance of soil arthropods. — The Structure and Function of the Tundra Ecosystems, Progress Report, 1971.
Elton Ch. S. Periodic fluctuation in the numbers of animals: their causes and effects. — Brit. J. Exper. Biol., 1924, N 2.
Engelmann M. D. The role of soil arthropods in the energetics of an old field community.— Ecol. Monogr., 1961, vol. 31.
Grodzinski W., Gorecki A. Daily energy budgets of small rodents. — Second. Product. Terrest. Ecosystems, Warszawa — Krakov, 1967.
Healey I. N. The energy flow through populations of soil Collembola. — Там же.
Kaczmarek W. Methods of production estimation in various types of animal population. — Там же.
Kendeigh S. C. Enrgy requirements for existence in relation to size of birds, — Condor, 1970, vol. 72, N 1.
Lien L., Ostbye E., Haande K. M., Haande P. S., Hagen A., Skar H. J., Skartveit A., Svalastog D. Bird surveys in high mountain habitats (Finse and Stigstuv, Hardanfervidda, South Norvay, 1967—1972). — Norv. J. Zool., 1974, vol. 22.
Lindemann R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology. — Ecology, 1942, N 23.
Macfadyen A. Methods of investigation of productivity of invertebrates in terrestrial ecosystems.— Second. Product. Terrest. Ecosystems. Warszawa — Krakow, 1967.
MacLean S. F. Population ecology and energetics of tundra soil arthropods. — The Structure and Function of the Tundra Ecosystems. Progress Report, 1971.
Mahler W. J. Prydation of weasels on a winter population of lemmings Bank Island, Northwest Territories — Canadian Field Nat., 1968, vol. 81.
Milner C. The estimation of energy flow through populations of large herbivorous mammals. — Second Product. Terrest. Ecosystems, Warszawa — Krakow, 1967.
Odum E. P. Fundamentals of ecology, 2-th Ed. Philadelphia, 1959.
Petrusewicz K. Concepts in studies on the secondary productivity of terrestrial ecosystems. — Second. Product. Terrest. Ecosystems, Warszawa — Krakow, 1967.
Pitelka F. A. Cycle pattern in lemming populations near Barrow, Alaska.— Proceed, 1972 US Tundra Biome Sympos., 1972.
Ryszkowski L., Petrusewicz K. Estimation of energy flow through small rodent populations. — Second Product. Terrest. Ecosystems, Warszawa — Krakow, 1967.
Slobodkin L. B. Ecological energy relation ships at the population level. — Amer. Natur., 1960, vol. 94.
Vinokurov A. A., Orlov V. A., Okhotsky Yu V. Population and faunal dynamics of vertebrates in tundra biocenosis (Taimyr) — Tundra Biome— Proc. IV Int. Meeting Biol. Product. Tundra, 1971. Stockholm, 1972.
Wiegert R. G. Energy dynamics of the grasshopper populations on old field and alfalfa ecosystems. — Oikos, 1965, vol. 16.

В. Н. ОЛЬШВАНГ

БИОМАССА И ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ МЕЗОФАУНЫ В ПРИОБСКОЙ ЛЕСОТУНДРЕ

При изучении биологической продуктивности биогеоценозов большое значение приобретают эколого-фаунистические и биогеоценотические исследования беспозвоночных. Данных, характеризующих состав, численность и биомассу различных групп этих животных и служащих основой таких исследований, еще мало.

Тундровая зона благоприятна для комплексных биоценотических исследований, так как относительная качественная и количественная бедность растительного покрова и животного населения облегчает проведение работ с охватом всех основных звеньев биоценоза.

Фауне членистоногих Субарктики посвящено много работ, но не все группы и таксоны изучены подробно, хотя беспозвоночные, и главным образом насекомые, составляют более 90% видового состава животных.

В работах по изучению вторичной продуктивности биогеоценозов южной тундры и лесотундры, проводимых Институтом экологии растений и животных Уральского научного центра по Международной биологической программе (МБП) в Приобской лесотундре на стационаре «Харп» в течение трех весенне-летних сезонов с 1970 по 1972 гг., исследовалась структура мезофауны членистоногих (см. приложение). В задачу исследования входило установление видового состава высших насекомых и пауков, выявление фоновых, доминирующих видов, определение сезонной и многолетней динамики их численности и биомассы.

По литературным данным, общая зоомасса в тундровой зоне составляет в среднем 90 *кг/га* в сыром весе (Чернов и др. 1967). Из них беспозвоночные составляют примерно 95%, т. е. около 85 *кг/га*, или 8,5 *г/м*^{2}. По данным Ю. И. Чернова (1962, 1965 и др.), биомасса беспозвоночных составляет от 5 до 40 *г/м*^{2} (иногда 200 *г/м*^{2}). Количество биомассы зависит от широты, а в большей степени — от условий растительности и гидротермического режима. 70—80% биомассы беспозвоночных тундро-

вой зоны составляют дождевые черви и энхитреиды. На долю членистоногих приходится примерно 1—3 *г/м*^{2} биомассы. Некоторые авторы (Dajoz, 1970, и др.) для почвенных беспозвоночных тундровой зоны указывают биомассу 30 *кг/га*. Биомасса насекомых в арктических тундрах (мыс Барроу, Аляска) по Мак Лину (Mc Lean, Pitelka, 1971) 1 *г/м*^{2}.

Количественное изучение водных беспозвоночных в тундре проводилось в водоемах (обычно в крупных озерах и реках): И. И. Грезе (1957) — на оз. Таймыр, Н. В. Логашевым (1940), Ф. И. Белых (1940) — около г. Норильска, Е. В. Бурмакиным (1940) — на Гыданском п-ве, Н. М. Шалаевой (1972, а, б) — в водоемах стационара «Агапа» на Таймыре. Общая биомасса насекомых бентоса, по данным этих работ, составляла 0,4—9,1 *г/м*^{2}.

При сравнении продуктивности беспозвоночных тундровой зоны с другими зонами обнаруживается, что биомассы в зональных и в горных тундрах более южных широт сходны, но в 5—10 раз ниже биомассы беспозвоночных в умеренных широтах. Так, в горных тундрах южной Норвегии биомасса насекомых 66—157 *мг/м*^{2} (Haagvar, Ostbye, 1972), в горных тундрах Алтая общая биомасса беспозвоночных равна 5—8 *г/м*^{2}, из которой на долю членистоногих приходится 1—1,5 *г/м*^{2} (Берман, 1967). В северной тайге, по данным Л. С. Козловской (1957), биомасса беспозвоночных составляет 100—150 *кг/га* (10—15 *г/м*^{2}). Ю. И. Чернов, К. С. Ходашева и Р. И. Злотин (1967) приводят следующие данные по биомассе в некоторых более южных районах: в ельнике-зеленомошнике (в Подмосковье) наземная зоомасса 350 *кг/га* (членистоногих примерно 60 *кг/га*). В плакорной дубраве зоомасса равна соответственно 1000 и 200, в луговой степи 250 и 50, в сухих степях Тувы 16 *кг/га* (преобладают жуки-чернотелки), в глинистой пустыне — 4 *кг/га*.

На территории стационара «Харп» изучение беспозвоночных как кормовой базы воробьиных птиц началось с 1968 г. (Рыжановский, 1969; Сосин и др., 1970; Новоженов, 1971). Общие количественные исследования проводились с 1970 г. (Ольшванг, 1972а, б, 1973, 1974а, 1974б, 1974в).

Для определения биомассы и численности членистоногих мезофауны проводились сборы насекомых и пауков различными методами учета. Изучение ногохвосток и клещей не входило в задачи исследования, несмотря на их важность в биоценозах (Чернов, 1962, 1964, 1965, 1972; Ананьева, 1970, 1971). Нами проводился лишь ориентировочный учет ногохвосток с помощью биоценометра, представляющего металлическую рамку 10×10 *см*. Насекомых и пауков, обитающих в моховой дернине, учитывали с помощью биоценометра 25×25 *см* на глубине 5 *см*. Пробы дернины и подстилки такого размера брались на линейных маршрутах в пределах одного типа растительности на расстоянии 10 *м* одна от другой.

На нескольких участках — в кустарничковой и ерниковой тундрах, на вейнико-осоковом лугу, в редколесье и в зарослях ивняков — исследовалась сезонная динамика биомассы и обилия. Для этого три раза в сезон брались серии проб: первая — с 20 по 30 июня, вторая — с 10 по 20 июля, последняя — с 1 до 10 августа.

Ошибка учета в серии из 32 проб не превышала 25%. Учет насекомых в травостое, в кустарниковом ярусе и на цветах производился с помощью косы-сачка по методике А. В. Рязанцева (1959). Данные по кошению на кустарниках проверялись визуальными подсчетами на отдельных ветвях и побегах. Ошибка учета в серии из 10 проб не превышала 30—32%. Некоторые крупные насекомые (шмели, бабочки) учитывались визуальным подсчетом на маршрутах. Учет насекомых в мелких водоемах и речке, где глубина не превышала 70 *см*, проводился с помощью биоценометра размером 25×25×70 *см*. Он ставился в водоем и вдавливался в грунт, таким образом отсекался столб воды площадью $^1/_{16}$ $м^2$. Попавшие насекомые вычерпывались небольшим сачком. В более глубоких местах учеты проводились с помощью драги.

Содержимое проб в основном разбирали вручную, кроме того, для выгонки насекомых и пауков из моховой дернины использовался электрический термоэклектор. Собранных членистоногих подсчитывали и взвешивали на торзионных весах, определяя сырой вес. Кроме количественных учетов, для фаунистических целей собирали насекомых сачком на маршрутах по всей территории стационара.

Собранный материал был обработан в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде, в Зоологическом музее МГУ, в Институте эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцева в Москве, в Институте зоологии УССР в Киеве и в Биологическом институте СО АН СССР в Новосибирске.

В результате исследования обнаружено более 600 видов насекомых, относящихся к 14 отрядам и 104 семействам, около 50 видов пауков, принадлежащих к 10 семействам, один вид сенокосцев и один многоножек. Мухи *Spilogona aestuarium*, *Nowickia* sp. и наездник *Mesoclistis cushmani* Tavn. для фауны СССР указывается впервые. Наездник *Delomerista mandibularis* Kasp sp. n. был описан как новый для науки вид (Каспарян, 1973).

По характеру географического распространения насекомых исследуемой территории 22% — широкораспространенные голарктические виды, 26% — циркумполярные, 17 — северные палеарктические и аркто-альпийские, 19 — лесные евразийские, 11 — транспалеаркты и 5% — виды, встречающиеся в европейской части Палеарктики. Настоящие северные тундровые элементы составляют 43%, остальные распространены шире.

Биомасса и обилие насекомых и пауков в некоторых типах

Группы членистоногих	Щебнистая тундра, 1971 г., VII	Мелкокочкарная, мохово-осоково-багульниковая						
		1970 г.			1971 г.			
		19.VI	13.VII	2.VIII	15.VI	16.VII	6.VIII	30.VI
Пауки	48*/14	174/20	132/24	70/36	88/24	61/21	66/26	71/11
Жужелицы	128/16	181/13	238/3	11/2	98/4	103/2	27/3	71/3
Стафилиниды	—	9/8	8/9	8/7	16/9	12/14	8/3	3/3
Личинки двукрылых	—	185/4	46/2	242/3	322/2	67/2	106/3	159/3
Личинки мягкотелок	12/1	—	—	—	—	—	—	—
Червецы	62/51	54/44	35/53	54/26	9/6	29/9	17/6	36/14
Личинки пилильщиков и листоедов	—	—	10/1	13/1	5/1	4/1	56/4	—
Гусеницы	—	—	—	—	59/2	4/1	127/2	—
Прочие насекомые	16/2	141/22	91/20	210/10	37/35	9/5	224/9	420/147
Всего	266/84	744/111	560/112	609/85	634/83	289/55	631/56	760/181

Группы членистоногих	Болото		Ерниковая тундра					
	1970 г.	1971 г.	1970 г.			1971 г.		
	VII		22.VI	14.VII	3.VIII	26.VI	18.VII	31.VII
Пауки	32/29	40/19	259/78	203/93	56/7	154/58	35/37	79/19
Жужелицы	—	10/1	69/4	115/6	82/4	90/6	75/8	30/3
Стафилиниды	8/6	—	31/24	27/13	10/6	35/22	40/16	26/11
Личинки двукрылых	48/3	32/2	225/6	107/4	120/4	168/2	105/1	124/2
Червецы	—	—	102/99	54/48	25/17	242/168	74/42	11/6
Личинки мягкотелок	22/15	6/5	—	—	—	—	—	—

* В числителе — обилие, экз. на 1 $м^2$, в знаменателе — биомасса, $мг/м^2$, *l.* — личинки.

Таблица 1

растительности (подстилка и мохово-лишайниковый ярус)

тундра		Крупнобугристая, багульниково-ерниковая тундра								
1972 г.		1970 г.			1971 г.			1972 г.		
21.VII	9.VIII	20.VI	12.VII	3.VIII	24.VI	17.VII	6.VIII	29.VI	18.VII	8.VIII
123/4	—	50/26	62/38	176/45	32/24	42/14	104/19	31/12	50/14	115/37
21/6	—	189/14	43/5	16/3	104/6	34/2	61/7	142/10	2/2	69/4
8/6	—	11/5	26/19	19/10	10/9	8/8	31/3	10/8	4/4	28/14
22/3	—	229/6	98/3	112/5	342/2	219/2	309/2	311/6	172/1	149/4
—	—	117/13	16/2	2/2	50/4	8/1	4/1	2/1	—	—
3/1	—	284/170	200/104	160/88	153/46	47/42	135/76	28/14	10/5	196/178
—	—	—	21/2	134/6	—	—	80/5	—	—	173/8
—	—	—	—	—	88/1	—	187/1	—	—	—
69/2	—	42/35	84/43	141/21	16/44	37/12	6/19	82/22	112/32	97/82
246/22	501/76	922/269	550/216	760/181	795/136	395/81	917/133	606/72	350/58	827/327

Заросли ивы			Вейниково-осоковый луг									Редколесье		
1971 г.			1970 г.			1971 г.			1972 г.			1970 г.		
30.VI	17.VII	4.VIII	18.VI	11.VII	4.VIII	27.VI	18.VII	7.VIII	1.VII	16.VII	9.VIII	21.VI	9.VI	4.VIII
53/24	135/32	60/13	182/57	178/54	219/104	209/111	99/115	158/37	52/44	48/36	75/127	173/45	54/30	64/38
58/15	14/2	19/5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	539/37	91/9	45/5
38/24	27/18	10/10	84/40	93/56	35/29	70/37	51/39	29/18	52/24	112/44	40/20	30/21	16/13	24/22
23/8	43/5	—	132/10	87/3	70/3	204/1	188/1	74/2	370/2	304/4	92/4	218/11	140/5	274/6
344/306	18/10	210/117	291/136	179/90	192/90	198/136	174/84	43/18	30/12	16/4	66/23	114/102	66/42	83/50
2/1 *l.*	20/2 *l.*	14/1 *im.*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	132/13 *l.*	83/6 *l.*	5/3 *l.*

im. — имаго.

Группы членистоногих	Болото		Ерниковая тундра					
	1970 г.	1971 г.	1970 г.			1971 г.		
	VII		22.VI	14.VII	3.VIII	26.VI	18.VII	31.VII
Личинки пилильщиков и листоедов	—	—	12/1	—	35/1	—	—	142/9
Гусеницы	—	—	149/1	—	179/2	10/1	—	20/1
Прочие насекомые . .	—	—	84/18	20/20	118/31	95/11	35/14	108/18
Всего	110/53	88/27	941/232	526/183	625/72	794/268	364/118	853/91

У многих из них северная граница ареала проходит по лесотундре, чем и объясняется большой процент нетундровых элементов.

Из обнаруженных видов обычными, фоновыми, были 130—150 видов насекомых и пауков, которых, принимая формулировку Г. Я. Бей-Биенко (1961), мы делили на доминантов (с обилием более 1 экз. на 1 $м^2$) и константные виды (характерные, часто встречающиеся в данном сообществе, но с меньшим обилием). Остальные виды встречались редко.

Каждый тип растительности характеризуется определенным комплексом членистоногих.

Щебнистые тундры. Занимают вершины моренных гряд возвышенной части стационара. Растительность здесь сохраняется по склонам и ложбинам, на вершинах бугров она местами стерта движением снега, где образовались пятна голого грунта. Обнаружено 58 видов насекомых и пауков (четыре вида — доминанты). Характерны сирфиды *Melanostoma dubium.*, бабочки *Erebia rossi* и *Oeneis bore*, пилильщики *Pontania* sp., образующие красные галлы на листьях монетовидной ивы. Из жуков обычны жужелицы *Pterostichus brevicornis*, мягкотелки *Podabrus lapponicus.*, местами встречаются червецы *Arctorthezia cataphracta.* Из пауков обыкновенны мелкие линифииды, отмечены также многоножки *Lithobius* sp.

Общая биомасса указанных членистоногих в щебнистых тундрах составляет в среднем около 100—200 *мг/м*^{2}. В местах с голым грунтом высших насекомых почти не было, а на участках пятнистых тундр их биомасса местами достигала 500—800 *мг/м*^{2}. Средние данные по биомассе и обилию отдельных групп членистоногих указаны в табл. 1.

Мохово-лишайниково-кустарничковые тундры. Располагаются на склонах моренных гряд. Кустарниковый ярус редок, про-

Окончание табл. 1

Заросли ивы			Вейниково-осоковый луг									Редколесье		
1971 г.			1970 г.			1971 г.			1972 г.			1970 г.		
30. VI	17. VII	4. VIII	18. VI	11. VII	4. VIII	27. VI	18. VII	7. VIII	1. VII	16. VII	9. VIII	21. VI	9. VI	4. VIII
86/2	—	276/8	—	—	149/3	29/1	8/1	148/7	—	—	159/6	43/2	—	65/5
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	145/2
16/2	3/5	33/20	135/9	3/7	170/49	42/11	31/9	232/115	328/110	40/4	97/49	61/4	123/21	357/58
742/390	260/74	914/190	824/252	540/210	835/278	752/297	551/249	678/197	832/192	520/92	529/229	1310/235	573/129	1062/189

ективное покрытие от 10 до 15%, в основном состоит из ивы *Salix nummularia*, карликовой березки и багульника. В травянисто-кустарничковом ярусе доминируют голубика, толокнянка, брусника, водяника, диапенсия, осока *Carex hyperborea*. Мохово-лишайниковый ярус представлен мхами *Polytrichum*, *Aulocomlium*, *Dicranum*, *Rhacomitrium* и лишайниками (в основном рода *Cetraria*) с проективным покрытием от 50 до 90%. Найдено 119 видов насекомых и пауков (21 — доминанты). В моховой дернине очень обычны червецы *A. cataphracta*, жужелицы *P. brevicornis* и *P. vermiculosus*, стафилиниды. Из двукрылых доминирующие виды — долгоножки *Tipula excisoides*., и *Prionocera turcica*, из бабочек — пяденница *Cidaris polata*. Обнаружено много пауков, особенно мелких линифиид и микрифантид, нередко встречались и пауки-ликозиды, и пауки-бокоходы *Xisticus lanio*.

В данной группе ассоциаций исследовались биомасса и обилие членистоногих в мелкокочкарной, мохово-осоково-багульниковой тундре (участок 1), и в крупнобугристой багульниково-ерниковой тундре (участок 2). Эти ассоциации составляют большую часть кустарничковых тундр стационара. Результаты учетов биомассы и обилия насекомых и пауков в мохово-лишайниковом ярусе даны в табл. 1.

На участке 1 общая биомасса изменялась в течение сезона от 700 до 246 *мг/м*^{2}, а на участке 2 — от 922 до 350 *мг/м*^{2}. Основу биомассы составляли 15—20 доминантных видов· пауки — 10—20% общей биомассы, которая снижалась от 1970 к 1972 г. В течение лета биомасса пауков на участке 1 изменилась к концу сезона, хотя обилие их было почти одинаковым, но в конце лета редко встречались крупные пауки. На участке 2 к концу лета увеличилось количество крупных самок пауков-ликозид, что вызвало увеличение биомассы.

Жужелицы и их личинки (в основном 3 вида) составляли в первой половине лета 20—40% всей биомассы, в конце их количество уменьшилось:

	1970 г.	1971 г.	1972 г.
Pterostichus brevicornis . .	15* / 2	7 / 1	4 / 1
P. vermiculosus	39 / 2	20 / 1	10 / 1
Dyschirius obscurus	1 / 1	1 / 1	1 / 1
Прочие имаго	36 / 1	24 / 1	32 / 2
Личинки	22 / 1	19 / 1	15 / 1

* В числителе — биомасса, *мг/м*², в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м*².

Биомасса стафилинид увеличилась в 1971 г. Личинки типулид, представленные, в основном, *Tipula excisoides* и *Prionocera turcica*, составляли 50% общей биомассы, причем биомасса была относительно высокой (200—300 *мг/м*²) весной и в конце лета. В середине лета, после вылета взрослых насекомых, в дернине остаются только молодые личинки, которые должны окуклиться следующей весной, поэтому общая биомасса личинок типулид в середине лета уменьшалась.

В 1970 и 1972 гг. из долгоножек преобладали *T. excisoides*, в 1971 г. он был довольно редким, многочисленным был вид *Prionocera turcica*. Биомасса северного пластинчатого червеца не превышала 10% общей биомассы, хотя по обилию этот вид превосходил все остальные. В крупнобугристой тундре биомасса червецов была выше в 1970 г. Весной и в середине лета в 1971 г. единично встречались взрослые самки с овисаками, червецов было мало (в связи с засушливым летом). После дождей в конце лета 1972 г., когда моховая дернина достаточно увлажнилась, появилось большое количество вылупившихся червецов. Для крупнобугристой тундры были характерны личинки мягкотелок *Podabrus lapponicus*: их биомасса весной 1970 г. достигала 117 *мг/м*², а обилие — 13 экз. на 1 *м*². На следующий год их количество уменьшилось вдвое, а в 1972 г. они почти не встречались. Личинки пилильщиков и листоедов в тундровых ассоциациях были редкими по сравнению с их количеством в зарослях кустарника: биомасса коконов пилильщиков и куколок листоедов в мохово-лишайниковом ярусе достигала 170 *мг/м*². Биомасса гусениц бабочек, главным образом *Cidaria polata*, *Pachnolia* sp. и *Erebia* sp., к концу лета достигала 180 *мг/м*².

Большую биомассу составляли константные виды — личинки пилильщиков, долгоносиков, сциарид, муравьи. Их суммарная биомасса достигала 200—300 *мг/м*^{2} (иногда больше). Так, биомасса гнезда муравьев *Formica picea*, обнаруженного 19 июля 1970 г. в крупнобугристой тундре и насчитывавшего 289 особей, составляла 1800 *мг*, но такие находки были редкими. Общая биомасса этой группы была наиболее высокой весной и в конце лета. В целом наблюдалось статистически достоверное падение суммарной биомассы в мохово-лишайниковом ярусе, обусловленное перемещением части насекомых в верхний, травянисто-кустарниковый ярус. Окукливание ряда насекомых в моховой дернине, увеличение биомассы подросших личинок типулид способствует увеличению общей биомассы членистоногих мезофауны к концу лета (см. табл. 1).

Изменения общего обилия насекомых и пауков были не последовательными по сравнению с биомассой и определялись главным образом динамикой обилия червецов, но в середине сезона наблюдалось уменьшение общего обилия.

В травянисто-кустарничковом ярусе кустарничковой тундры биомасса была наибольшей во второй половине июля и в начале августа. Весной, до развертывания листьев насекомые находятся в моховой дернине, в подстилке, многие в личиночной стадии. В табл. 2 указано количество основных групп насекомых и пауков в кустарничковом ярусе в середине июля 1971 г.

Основу биомассы в кустарничковом ярусе составляют около 15 доминантных видов, главным образом личинки пилильщиков и двукрылые. На участке 2, где кустарничковый покров был гуще, биомасса была выше, в основном за счет хирономид. Наличие карликовой березки на участке 2 обусловливает присутствие там тли и листоедов *Phyllodecta polaris*. Пауков в верхнем ярусе было мало, большей частью мелкие линифииды, поднимающиеся на растения из моховой дернины.

Количество насекомых в верхнем ярусе изменялось не только в течение сезона, но и в течение суток (см. табл. 7). Изменения зависят от миграций крылатых насекомых. Биомасса насекомых в травяно-кустарничковом ярусе изменяется довольно сильно, поэтому учеты проводились обычно в 15—18 часов (в это время отмечалось наибольшее обилие насекомых) и по возможности в тихую погоду.

Ерниковые тундры. Занимают слабо пологие склоны моренных гряд или располагаются на границе с редколесьем и болотами, разделяясь на несколько типов. Кустарничковый ярус представлен карликовой березкой, ивами *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. glauca*, *S. arctica* (проективное покрытие от 20 до 40%), травянисто-кустарничковый — багульником, голубикой, брусникой, морошкой, осокой (покрытие до 30%), мохово-лишайниковый — мхами *Dicranum*, *Polytrichum*, *Aulocomlium* (до 90% площади).

Биомасса и обилие насекомых в некоторых типах

Группы членистоногих	Кустарничковая тундра		Ерниковая тундра					
	1971 г.		1971 г.			1972 г.		
	21.VII	17.VII	10.VII	20.VII	1.VIII	2.VII	23.VII	4.VIII
Пилильщики								
имаго	—	—	3*/1	—	—	16/3	—	—
личинки	30/3	57/2	13/11	30/3	120/6	24/6	50/4	150/6
Наездники	3/2	4/2	1/1	8/3	8/2	16/3	—	19/6
Мухи	22/8	32/17	55/29	42/20	38/12	62/30	157/55	31/8
Хирономиды	21/12	142/48	314/135	189/33	28/10	70/21	73/33	33/10
Типулиды	8/1	8/1	36/1	—	—	32/1	—	—
Прочие двукрылые	—	—	—	—	—	—	—	—
Цикадки	10/4	26/3	34/5	44/5	—	41/6	—	—
Тля	—	2/2	6/10	3/3	4/6	—	13/5	10/13
Листоблошки	—	—	—	—	—	—	—	—
Клопы	—	—	—	—	—	48/9	30/6	82/16
Листоеды	—	19/3	61/7	29/5	3/2	90/11	—	6/3
Ручейники	—	—	—	—	16/2	—	—	26/3
Гусеницы	—	25/1	9/1	51/1	—	26/2	—	—
Прочие насекомые	7/3	7/1	—	—	10/3	—	7/2	28/6
Пауки	4/1	4/1	—	7/1	16/1	26/3	31/1	70/2
Всего	105/34	326/81	532/201	403/74	243/44	451/95	361/106	455/73

* В числителе — биомасса, *мг/м*, в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м*².

Таблица 2

растительности (травяно-кустарничковый ярус)

Заросли ивы		Вейнико-осоковый луг						Прибрежно-водная растительность	
1971 г.	1972 г.	1971 г.			1972 г.			1971 г.	1972 г.
24.VII	24.VII	10.VII	21.VII	3.VIII	3.VII	23.VII	4.VIII	25.VII	25.VII
—	—	7/3	—	8/1	8/1	—	—	—	—
665/30	311/15	13/1	130/19	102/5	15/1	36/4	56/3	—	—
11/3	10/3	3/1	18/11	2/3	3/2	1/1	27/20	1/1	1/1
194/40	138/32	122/95	96/29	29/8	31/5	116/13	88/37	81/10	90/12
151/50	211/72	57/20	64/32	10/10	116/87	10/8	7/1	58/19	121/42
20/1	15/1	42/2	70/8	—	—	—	—	—	—
16/13	22/12	10/18	9/3	3/3	11/10	30/17	11/6	—	—
45/3	40/3	5/4	39/22	10/5	13/6	6/2	149/53	5/2	4/2
9/4	5/4	—	—	—	—	—	—	—	—
23/7	156/18	—	—	—	—	—	—	—	—
29/5	68/12	—	—	4/1	—	—	43/22	—	—
307/20	178/16	—	—	—	—	—	—	—	—
35/2	30/2	—	74/2	140/17	—	—	98/5	178/8	75/4
9/1	24/3	—	—	—	—	—	—	—	—
24/4	30/5	—	—	5/3	—	—	15/6	10/7	15/9
89/11	20/8	27/1	2/1	33/2	30/2	26/3	76/6	22/6	18/6
1627/194	1258/206	286/145	502/127	346/54	227/114	225/48	570/159	355/53	324/76

В мохово-лишайниковом ярусе видовой состав, биомасса, обилие насекомых и характер изменений биомасы и обилия были такими же, как и в соответствующем ярусе кустарничковой тундры. Количество пауков снижалось к концу сезона. Это, возможно, было связано с перемещением части пауков на другие участки. Жужелицы в ерниковой тундре встречались в течение всего года, в конце лета их биомасса снижалась. Биомасса и обилие стафилинид в ерниковой тундре были выше, чем в кустарничковой. Жуки чаще встречались в листовом опаде ив и карликовой березки. Червецы были многочисленны весной, к концу лета их обилие и биомасса уменьшались. Выход молодых личинок начинался в первой декаде августа, так что весной следующего года снова наблюдалось высокое обилие червецов. Долгоножки в период наблюдений в ерниковой тундре вылетали почти на 10 дней позже, чем в кустарничковой. Еще 20 июля встречались куколки *Tipula excisoides*, поэтому сезонные колебания биомассы личинок были иными, чем в кустарничковых ассоциациях. Весной и в конце лета в мохово-лишайниковом ярусе часто встречались коконы пилильщиков, листоеды *Phyllodecta polaris*, гусеницы *Cidaria polata*.

В травянисто-кустарничковом ярусе по данным учетов в июле — августе 1971—1972 гг. биомасса составляла от 200 до 500 *мг/м*^{2}, а обилие — от 40 до 200 экз. на 1 *м*^{2} (см. табл. 2). По видовому составу и количеству биомассы обитатели ерникового яруса и кустарничкового сходны. Изменения биомассы обусловлены суточными колебаниями количества насекомых и изменением видового состава обитателей кустарничкового яруса. В начале лета большую часть биомассы составляли двукрылые, в основном хирономиды, вылет которых из воды обычно проходил в первой декаде июля. К началу августа их количество снижалось, но увеличивалась общая биомасса личинок пилильщиков, появлялись ручейники, клопы. Часть личинок пилильщиков, гусеницы пяденниц уходят окукливаться в мохово-лишайниковый ярус, увеличивая биомассу нижнего яруса. Всего в ерниковой тундре обнаружено 143 вида насекомых и пауков, из которых 24 — доминанты.

Луга. Располагаются по берегам озер, речек в низких местах. Основные компоненты травостоя — вейники *Calamagrostis langsdorfii*, *C. neglecta* и другие, высота трав 0,4—0,8 *м*, проективное покрытие 60—80%. Моховой покров редкий (покрытие 10—20%), в его составе мхи *Polytrichum communis*, *Drepanocladius*, *Mnium*.

В моховом ярусе биомасса исследуемых членистоногих изменялась в течение сезона так же, как и на других участках тундры. Величина биомассы изменялась от 520 до 835 *мг/м*^{2}, а обилие — от 92 до 297 экз. на 1 *м*^{2}. Основу биомассы составляли пауки (доминировали *Dyctina* sp.), стафилиниды *Olophrum* helleni и *O. rotundicolle*, личинки типулид, червецы и другие.

Всего на лугах обнаружено 183 вида, доминировали 29. Биомасса пауков была большей, чем в других типах растительности, особенно в 1970—1971 гг.

В засушливое лето 1972 г. пауков было мало, а стафилинид на лугу больше, чем в тундре, и биомасса их выше. Обычно наибольшая биомасса этой группы была в первой половине лета. Биомасса личинок типулид составляла примерно 20—30% всей биомассы и была образована гигрофильными личинками *Tipula* и *Prionocera*. Вылет взрослых долгоножек происходил во второй половине июля, позднее, чем в тундре, поэтому падение биомассы личинок типулид отмечалось к началу августа. Червецы по биомассе не уступали долгоножкам, а по обилию превосходили все остальные группы. Особенно большая плотность червецов была на моховых участках около небольших ивовых кустов, где плотность их иногда превышала 500 особей на 1 пробу (на 625 *см*^{2}). Таким образом, биомасса червецов была наибольшей весной 1970 г. и меньшей — в засушливом 1972 г. К началу августа биомасса личинок пилильщиков, окукливающихся в моховой дернине, в среднем составляла 150 *мг/м*^{2}. Почти все коконы находились вблизи кустов ивы. Взрослые пилильщики вылетают весной рано, поэтому биомасса этой группы в моховой дернине мала. Кроме перечисленных выше групп, в моховой дернине встречались также личинки долгоносиков, крупные (до 150 *мг*), относящиеся, видимо, к *Lepyrus arcticus*, и мелкие (около 10 *мг*) личинки *Notaris* sp., которые часто попадались и во взрослой стадии. Часто встречались также личинки двукрылых из семейств *Sciaridae* и *Chloropidae*. Общая биомасса «прочих насекомых» достигала наибольших значений весной и в конце лета.

В травостое луга биомасса и обилие насекомых, по данным 1971 и 1972 гг., изменялись в июле — начале августа (биомасса — от 225 до 570 *мг/м*^{2}, а обилие — от 48 до 159 экз. на 1 *м*^{2}; см. табл. 2). В начале сезона биомасса определялась главным образом двукрылыми. В 1971 г. было много мух из семейств *Syrphidae*, *Muscidae* и *Empididae* (95 экз. на 1 *м*^{2}). 3 июня 1972 г. количество хирономид достигло 87 экз. на 1 *м*^{2} против 20 экз. в 1971 г., зато короткоусых двукрылых было меньше. В конце июля увеличилась биомасса личинок пилильщиков на лугах, которые развивались на небольших кустах ивы, на злаках, хвощах. К началу августа их количество в травостое понизилось за счет миграции в моховой ярус. В 1972 г. в конце лета возросло количество цикадок *Colladous torneellus* и клопов *Actinocoris signatus* и *Labops sahlbergi*. Вылет ручейников в конце лета на некоторое время увеличил общую биомассу насекомых в травостое. В начале августа 1971 г. ручейники составляли почти половину всей биомассы. Пауков в травостое было немного, главным образом виды из семейства Tetragnathidae.

Таблица 3

Биомасса и обилие насекомых-антофилов на вейниково-осоковом лугу с разнотравьем (посетители соцветий дягиля)

Группы насекомых	24 августа 1971 г.		30 июля 1972 г.	
	на 1 *м*²	на 1 растении	на 1 *м*²	на 1 растении
Шмели	10 * / 0,03	86 / 0,2	10 / 0,03	86 / 0,2
Осы	12 / 0,1	103 / 1	9 / 0,1	77 / 1
Мухи	16 / 3	137 / 26	12 / 4	103 / 34
Ручейники	1 / 0,05	9 / 0,4	1 / 0,05	9 / 0,4
Трипсы	13 / 160	111 / 1371	15 / 200	129 / 1714
Мошки	3 / 1	26 / 9	6 / 2	52 / 18
Наездники	1 / 0,1	9 / 1	1 / 0,1	9 / 1
Прочие насекомые	16 / 1	137 / 9	15 / 1	129 / 9
Всего	72 / 166	618 / 1418	69 / 208	594 / 1777

* В числителе — биомасса, *мг*, в знаменателе — обилие, экз.

Общая биомасса с весны постепенно повысилась и достигла наибольших значений в конце июля — в начале августа. Количество относительно малоактивных личинок пилильщиков, цикадок, клопов, которые не совершают миграции на большие расстояния, было постоянно в течение суток, а количество летающих насекомых — двукрылых, ручейников — очень варьировало. По нашим наблюдениям, основная масса летающих насекомых в наиболее холодное время суток перемещалась из травостоя в заросли кустарников. Биомасса в результате этих перемещений изменялась от 35 до 804 *мг/м*². Больше всего мух и ручейников было в самые теплые часы (в 15—18 часов).

На лугу можно выделить ярус антофильных насекомых, концентрирующихся вокруг цветущих дягилей *Archangelica officinalis* (проведен учет 35 растений, которые росли на лугу площадью около 300 *м*² в пойме речки Тоу-Пугол). Эти растения выделялись размерами и большим разнообразием насекомых. Реже насекомые посещали синюху *Polemonium coeruleum*, раковую шейку *Polygonum bistorta*, чемерицу *Veratrum lobelianum*, крестовник *Senecio*. Биомасса насекомых на одном соцветии до-

стигала 2,8 *г* (в среднем 0,6). На 1 *м*^{2} луга приходилось около 70 *мг* биомассы антофильных насекомых (табл. 3).

Самыми многочисленными на цветах были трипсы (до 4500 на 1 растение или 160—200 экз. на 1 *м*^{2} луга). Шмели и осы *Vespula norvegica* встречались часто, иногда на одном соцветии одновременно находилось до 10 ос. При пересчете на общую площадь луга общее количество антофилов, не считая трипсов, было мало.

Заросли кустарников. Вытянуты узкими полосами по берегам озер и речек, образованы ивами, карликовой березкой и кое-где ольхой. Высота их достигает 2 *м*. В ивняках доминировали *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. pulchra*. Летом ивовые заросли иногда заливаются водой, особенно в пониженных местах. Высота ивняков от 10 до 130 *см*. Заросли березки обычно выше ивняков, высота их от 80 до 200 *см*. Карликовая березка в зарослях обычно растет вместе с ивами *S. pulchra* и *S. phylicifolia*. Ольха встречается редко. В травянисто-кустарничковом ярусе зарослей обычны чемерица, раковая шейка, синюха, вейник, княженика. В моховом ярусе мхи *Sphagnum balticum*, *S. lenense, Pleurosium, Polytrichum, Aulocomlium.*

В зарослях ивняков обнаружено 190 видов насекомых и пауков (доминирующих 44 вида). Очень характерны пилильщики (доминируют три вида, из них наиболее обычен *Nematus* sp.) и листоеды *Phytodecta pallida*, а также медяницы *Psylla palmeni*. Многочисленны двукрылые, особенно хирономиды и эмпидиды.

Количественные учеты проводились в зарослях ивняков, достигающих высоты 1,5—2 *м* и состоящих главным образом из *Salix lanata* и *S. phylicifolia*, местами с высокими, также до 1,5—2 *м* березками *Betula nana*. В мохово-лишайниковом ярусе в течение сезона биомасса изменялась от 260 до 914 *мг/м*^{2}, а обилие — от 74 до 390 экз. на 1 *м*^{2} (см. табл. 3). Основу биомассы в моховом ярусе составляли червецы, личинки пилильщиков и листоедов *Phytodecta pallida*. Весной 1971 г. червецов и жуков-листоедов было особенно много. Пауки и жужелицы составляли около 14% общей биомассы, причем из жужелиц преобладали *Dromius linearis*, а из пауков — мелкие линифииды, из личинок двукрылых — личинки эмпидид. В середине лета общая биомасса снизилась почти в три раза (по сравнению с весной) за счет выхода имаго листоедов и вылета пилильщиков, и в сильной степени — за счет уменьшения количества червецов, молодые личинки которых, вероятно, в большом количестве погибали по мере высыхания моховой дернины. В то же время биомасса личинок эмпидид увеличилась в три раза, а личинок мягкотелок — в десять раз за счет прироста. После вылета имаго, в начале августа, личинок эмпидид в дернине не было, а мягкотелки *Podabrus lapponicus* встречались в стадии имаго. В начале августа биомасса членистоногих в мохово-лишайнико-

Таблица 4

Биомасса и численность насекомых в некоторых водоемах стационара «Харп»

Место, дата	Личинки хирономид	Личинки Chaoboridae	Личинки ручейников	Личинки плавунцов	Плавунцы	Личинки Culicidae	Личинки поденок	Личинки клопов сем. Corixidae	Личинки мошек	Всего
Мелкие водоемы; 24—28.VII. 1972	3536 * / 832	40 / 8	2320 / 112	60 / 30	80 / 16	595 / 65	—	—	—	6631 / 1063
Река Тоу-Пугол; 24—29.VII. 1972	—	5 / 2	5920 / 160	96 / 3	528 / 15	—	64 / 5	—	10 / 5	6623 / 190
Озеро Лисье; 24—26.VII. 1972	4512 / 1376	288 / 80	1056 / 16	64 / 12	—	—	368 / 512	—	—	6288 / 1996
17.VII. 1973	1342 / 442	—	205 / 10	686 / 12	—	—	336 / 150	61 / 5	—	2630 / 619
27.VII. 1973	3709 / 654	—	803 / 13	246 / 8	—	—	13 / 2	22 / 8	—	4795 / 685
9.VIII. 1973	8716 / 1338	—	91 / 10	21 / 4	—	—	6 / 2	3 / 6	—	8837 / 1360

Озеро Городкова;										
27.VII. 1972	160/48	—	640/29	—	—	—	—	—	—	800/77
18.VII. 1973	163/51	—	1171/22	54/4	—	—	21/10	—	—	1409/87
29.VII. 1973	91/48	—	526/8	5/3	—	—	—	—	—	622/59
10.VIII. 1973	111/31	—	8/5	—	—	—	—	—	—	119/36
Озеро Сукачева;										
28.VII. 1972	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6720/226
19.VII. 1973	356/123	—	248/5	51/2	—	—	—	—	—	655/130
30.VII. 1973	6943/1727	—	48/2	—	—	—	—	—	—	6991/1729
11.VIII. 1973	3629/844	—	54/11	5/2	—	—	—	35/8	—	3723/865

* В числителе — биомасса, *мг/м*², в знаменателе — численность, экз. на 1 *м*².

вом ярусе достигла 900 *мг/м²* и должна была еще увеличиться, так как не все личинки пилильщиков окуклились к этому времени. В это время биомасса личинок в коконах составляла 276 *мг/м²* при среднем обилии 8 личинок на 1 *м²*, а биомасса и обилие личинок листоедов *Ph. pallida* составляли соответственно 292 и 16. После дождей в конце июля моховая дернина достаточно увлажнилась и количество червецов увеличилось. Вылупившиеся осенью червецы, окуклившиеся листоеды и пилильщики значительно определят уровень биомассы на будущий год. Среди «прочих насекомых» встречались щелкуны *Hypnoidus rivularis*, личинки и имаго сциарид, личинки и жуки *Byrrhus pilula*.

В кустарниковом ярусе биомасса насекомых во второй половине июля достигала 2 *г/м²* и более (в среднем около 1,5 *г/м²*; табл. 4), 60—70% биомассы составляли личинки пилильщиков, из которых доминировали два вида рода *Nematus*, и личинки листоедов *Ph. pallida*. В последней декаде июля общая биомасса составляла в 1971 г. 1627, а в 1972 г.— 1258 *мг/м²*, а обилие соответственно 194 и 206 экз. на 1 *м²*.

Исследования комплекса листогрызущих насекомых на иве показали, что биомасса только личинок *Ph. pallida* может достигать 1,2 *г/м²*. (Богачёва, 1974). Очевидно, кустарник (ивняки) обладает наибольшим запасом членистоногих по сравнению с другими типами растительности. Общая биомасса насекомых в кустарниковом ярусе с 1971 к 1972 гг. снизилась за счет уменьшения количества пилильщиков и листоедов. В 1972 г. были многочисленными листоблошки *Psylla palmeni* и клопы *Psallus aethiops*. Количество двукрылых — мух, хирономид — было примерно одинаково в эти годы, хотя обилие их в данном месте очень изменчиво и зависит от погодных условий. Высокого обилия двукрылые, особенно хирономиды, достигают ночью (с 24 до 3 часов), когда температура обычно +1° — +5°, а относительная влажность 100%. По нашим наблюдениям, 9 июля 1971 г. биомасса хирономид по краю зарослей ивы составляла в среднем 3 *г/м²*. Крылатых насекомых в заросли кустарников привлекает защищенность от ветра. Кроме того, температура в зарослях в самое холодное время на высоте 1 *м* была на 1—2° выше, чем в травостое луга или на уровне кустарничковой растительности в тундре. На такой температурный эффект в умеренных широтах указывал еще А. Любославский (1900).

Таким образом, на всех исследуемых участках наблюдались сходные показатели общей биомассы и обилия насекомых и пауков, увеличение биомассы к началу августа, когда она достигала максимальных значений. Изменения обилия в кустарничковой тундре и на лугу проходили с той же закономерностью, что и изменения биомассы, кроме зарослей ивняков и ерниковой тундры (там наибольшее обилие наблюдалось весной).

Лиственничные редколесья на территории стационара располагаются на ровных или слегка пологих местах, по берегам озер, где они отделены от воды зарослями ив и прибрежно-водной растительностью. Плотность расположения деревьев составляет около 60 деревьев на 1 *га*. В кустарниковом ярусе встречаются карликовая березка, ивы *Salix phylicifolia*, *S. arctica*, *S. pulchra*, ольха *Alnus fruitosa*.

Биомасса и обилие насекомых и пауков в редколесье исследовались только в 1970 г. и только в мохово-лишайниковом ярусе. Биомасса членистоногих там была выше, чем в других типах растительности. Весной она составляла 1310, в середине лета 573 и в начале августа 1062 *мг/м*^{2}, а обилие соответственно 235, 126 и 189 экз. на 1 *м*^{2} (см. табл. 3). Весной было очень много пауков, жужелиц *Pterostichus brevicornis* и личинок *Podabrus lapponicus*, из личинок двукрылых — *Tipula excisoides*, реже встречались личинки эмпидид. В начале августа в моховой дернине преобладали личинки типулид, гусеницы, главным образом пяденницы *Cidaria polata*, совки и мешочницы, а также многоножки *Lithobius* sp., с биомассой около 300 *мг/м*^{2}. Всего в редколесье отмечено 86 видов, из них 21 — доминанты.

Прибрежно-водная растительность. Располагается в мелководной зоне озер с песчаным дном на глубине от 15 до 50 *см*, представлена зарослями *Arctophila fulva*, ближе к берегу — пушицами *Eriophorum angustifolium* и *E. scheuchzeri*. На глубине 5—15 *см* растет осока *Carex aquaticus*, на затопленных луговых участках — хвощ *Equisetum arvense*. В прибрежной полосе озер с глинистым дном в околоводной растительности преобладают заросли вахты (*Menyanthes trifoliata*).

Учеты насекомых проводились в конце июля в 1971—1972 гг. в травостое пушицево-осоковых зарослей, находящихся в мелководье озер Лисье и Городкова. Найдено 50 видов. Общая биомасса была в 1971 г. 355, а в 1972 г.— 324 *мг/м*^{2} (см. табл. 2). Большую часть биомассы составляли хирономиды и ручейники.

Исследования суточной динамики биомассы насекомых в травостое показывают сильные изменения биомассы. Наблюдалась такая же закономерность в изменении количества насекомых, что и для луга и кустарничковой тундры.

Общая биомасса и обилие членистоногих определялись на осоково-сфагновом болоте в середине июля 1970 и 1971 гг. Общая средняя биомасса в середине лета была примерно 100 *мг/м*^{2}, но в местах скопления личинок двукрылых биомасса значительно выше (в одной пробе дернины размером 25×25 *см* было восемь личинок долгоножек общей биомассой более 800 *мг*).

Водоемы. Основная биомасса насекомых сосредоточена в мелких водоемах глубиной 50—70 *см* с большим количеством ила и отмерших частей растений, в прибрежной полосе озер шириной 1—2 *м* и в их мелководных заливах. Водные насеко-

мые были представлены главным образом личинками хирономид, ручейников, веснянок, поденок и жуками плавунцами. Исследования проводились в июле 1972 г. В табл. 4 приводятся данные И. А. Богачевой 1973 г., благодаря которым удалось отметить сезонные изменения биомассы. Пробы бентоса брались во всех озерах на территории стационара, но наиболее репрезентативный материал получен для мелких водоемов, расположенных около оз. Лисье, в речке Тоу-Пугол и в прибрежной части озер Лисье, Городкова и Сукачева. Общая биомасса во всех водоемах, кроме оз. Городкова, составляла ~ 6 *г/м*^{2}, в основе которой были личинки хирономид и ручейников. Личинки кровососущих комаров рода *Aedes* и *Culiseta* с биомассой около 600 *мг/м*^{2} и обилием 65 экз. на 1 *м*^{2} встречались только в мелких водоемах.

В речке Тоу-Пугол по биомассе доминировали личинки ручейников из семейства Limnophilidae. На перекатах попадались скопления личинок мошек, но общее обилие их на 1 *м*^{2} реки оказалось 5—10 особей. Сезонные изменения биомассы водных насекомых, по данным 1973 г., обусловлены изменением количества личинок хирономид и ручейников. После вылета ручейников (после 20 июля) общая биомасса личинок падала. Биомасса личинок хирономид увеличивалась к концу лета за счет роста личинок (которые окуклятся на следующий год) и за счет выплода молодых личинок. В центральной части озер насекомых бентоса было очень мало. Учеты драгой показали, что общая биомасса, образованная личинками хирономид, обычно не превышает 100 *мг/м*^{2}. В водоемах, помимо учета насекомых, проводился ориентировочный учет наиболее многочисленных ракообразных, рачков *Conchostraca* и щитней *Lepidurus arcticus*. Их биомасса изменялась от 2 до 15 *г/м*^{2}.

Таким образом, биомасса и обилие насекомых и пауков подвержены сезонным и суточным изменениям. В мохово-лишайниковом ярусе биомасса уменьшается в середине лета за счет выхода зимовавших в преимагинальных стадиях насекомых и перемещения части насекомых и пауков на травянистую и кустарниковую растительность. Происходят в этом ярусе перемещения некоторых насекомых и пауков в поисках наиболее благоприятных гигро-термических условий. Весной, сразу после таяния снега, в бугристой тундре наблюдается концентрация насекомых, особенно муравьев и пауков на прогретых солнцем вершинах бугров. В середине лета, когда бугры и кочки сильно пересыхают, насекомые обычно находятся в понижениях между кочками, на влажных мочажинах. В травянисто-кустарниковом ярусе биомасса насекомых достигает наибольших значений в конце июля — начале августа. Общее обилие насекомых и пауков обычно бывает наибольшим примерно в это же время. По данным некоторых авторов, изучавших динамику обилия насекомых в некоторых районах Субарктики, наибольшего обилия

насекомые достигают в июле. Мак Клюр (McClure, 1943) 12 июля выделяет пик численности насекомых в районе Черчилля (Канада), Мак Лин и Пителка (McLean, Pitelka, 1971) отмечают наибольшее обилие членистоногих на мысе Барроу во второй декаде июля. Суточная динамика биомассы насекомых (табл. 5) показала, что количество насекомых в верхнем ярусе очень изменчиво. Крылатые насекомые — двукрылые, ручейники — совершают перелеты в поисках благоприятных гигротермических условий.

Современные представления о структуре биоценоза (Кашкаров, 1945; Шварц, 1967, 1971) исходят из того, что элементарными функциональными единицами биоценозов являются видовые популяции. Специфику биоценозов определяет функциональное единство относительно немногих видов, видов-доминантов. Виды-сателлиты не изменяют положения биоценоза. Состояние биоценоза можно оценивать на основе изучения динамики популяций видов-доминантов. В районе наших исследований специфику и продуктивность сообщества из насекомых и пауков определяют 60—70 видов, примерно 10—20% от общего числа (50—60 видов насекомых из 565 и около 10 видов пауков из 50). Общая биомасса этой группы образована преимущественно видами-доминантами. Наиболее существенную биомассу давали виды со средним обилием 1 и более особей на 1 *м*². Эти же виды определяют динамику биомассы, являются функциональным ядром в сообществе. Табл. 6 иллюстрирует значение доминирующих видов в общей продукции (от 86 до 98% общей биомассы). Количество видов-доминантов сохранялось примерно на одинаковом уровне. По величине обилия доминирующие виды составляют от 30 до 80% (в среднем 50%) от общего обилия. Высокий процент доминантных видов в 1971 г. вызван повышенной численностью червеца *Arctorthezia cataphracta*, который является, по-видимому, самым многочисленным видом в районе исследования. Обилие и, естественно, биомасса отдельных доминирующих видов изменялась по годам. Так, в 1970 г. среди долгоножек в тундре преобладали *Tipula excisoides*, в 1971 г.— *Prionocera turcica*. В 1972 г. оба этих вида встречались примерно одинаково; увеличилось по сравнению с прошлым сезоном количество медяниц *Psylla palmeni* и клопов *Psallus aethiops* на иве, но в то же время наблюдалось уменьшение количества пилильщиков.

Хорошим примером замещения видов по годам являются наблюдения за численностью бабочек *Erebia rossi* и *E. disa*, которые отнесены нами к группе константных видов. Их обилие ниже, чем 1 экз. на 1 *м*². Из бабочек эти виды, пожалуй, самые обычные. В 1963 г., по сообщению Ю. И. Новоженова, доминировал *E. rossi* (68 экземпляров из 74), 6 экземпляров относились к *E. disa*. В 1970 г. (с 14 по 19 июля) проводился отлов *Erebia*. Из 61 экземпляра к *E. rossi* относились девять, а к

Таблица 5

Суточная динамика биомассы членистоногих травянисто-кустарникового яруса

Время суток, час	Ерниковая тундра			Прибрежно-водная растительность			Вейнико-осоковый луг		
	1971 г.		1972 г.	1971 г.		1972 г.	1971 г.		1972 г.
	25.VII	26.VII	25.VII	25.VII	26.VII	25.VII	25.VII	26.VII	25.VII
0	66	14	29	442	332	30	328	163	375
3	52	22	42	8	8	10	35	33	57
6	12	10	—	184	118	—	34	10	1—
9	89	50	—	147	57	—	114	10	1—
12	70	10	106	284	219	260	138	18	153
15	87	45	150	798	659	247	117	75	53
18	52	10	101	548	87	252	804	666	83
21	72	20	—	177	80	—	167	20	—

E. disa — 52. В 1971 г. в то же время было поймано 196 экз., из них только два — *E. disa*. В целом же общее количество доминантных видов остается постоянным и общая продукция насекомых и пауков, по нашим наблюдениям, держится примерно на одном уровне, что указывает на стабильность сообщества.

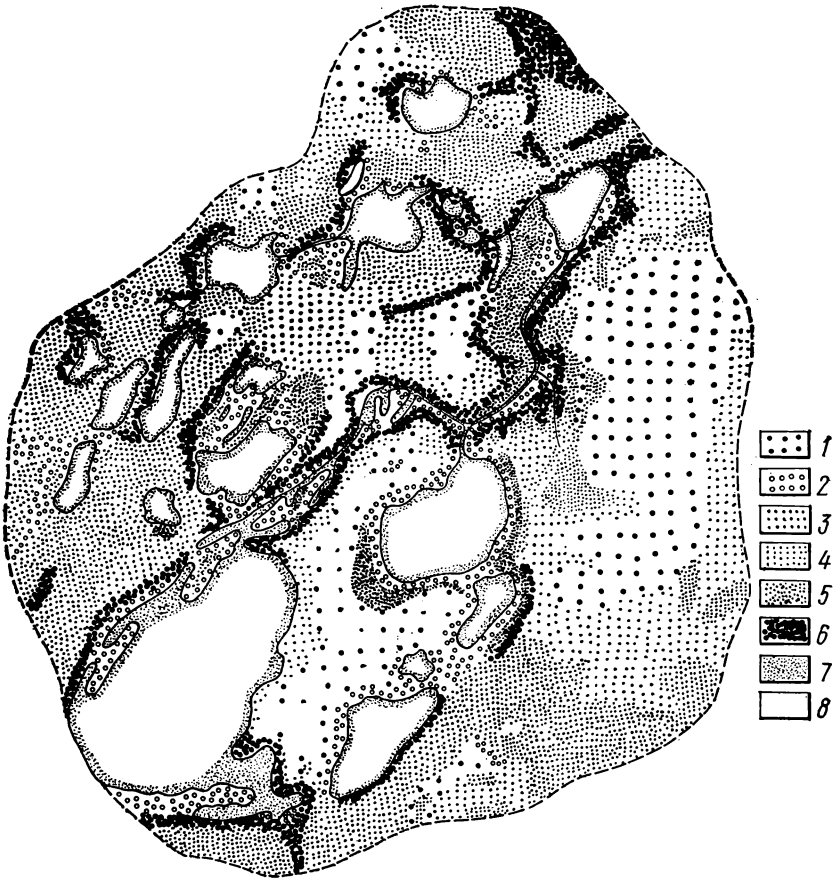
Общая биомасса насекомых и пауков мезофауны в районе стационара «Харп» в зависимости от условий варьирует от 100 *мг/м*^{2} до 2 *г/м*^{2} и более. В среднем на 1 *га* суши стационара приходится 8—10 *кг* насекомых мезофауны. Водоемы по запасу

Таблица 6

Значение доминантов в разных биотопах

Тип растительности	Количество видов		Общая биомасса и обилие		Биомасса и обилие доминантов		Доля доминантов, %	
	общее	доминантов	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
Кустарничковая тундра	119	21	395*/81	350/58	358/69	342/26	92/85	98/45
Ерниковая тундра	143	24	613/178	—	530/133	—	86/75	—
Луга	183	29	978/319	845/153	897/265	775/82	92/80	92/54
Заросли кустарников	189	44	1887/268	—	1750/146	—	93/54	—
Прибрежно-водная растительность	50	18	335/53	324/76	310/19	286/22	92/36	88/29

* В числителе — биомасса, *мг/м*^{2}, в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м*^{2}.



Карта-схема распределения биомассы насекомых и пауков на территории стационара «Харп»

1 — 100—200 *мг/м²* (щебнистые тундры и болота); *2* — 300 *мг/м²* (прибрежно-водная растительность); *3* — 300—600 *мг/м²* (кустарничковые тундры); *4* — 600—1000 *мг/м²* (ерниковые тундры, редколесье); *5* — 1200 *мг/м²* (луга); *6* — 1500 *мг/м²* и более (ивняки) *7* — 6000 *мг/м²* (мелкие водоемы, прибрежная часть озер, речка); *8* — 100 *мг/м²* (центральная часть озер).

биомассы на единицу площади во много раз превосходят наземные биоценозы. Подсчитано, что с насекомыми, развитие которых происходит в воде, на сушу выносится 1,5—2 *кг* живого вещества на 1 *га* наземных биоценозов, что способствует повышению продуктивности последних.

Исходя из данных по биомассе членистоногих в разных типах растительности была предпринята попытка составить карту (см. рисунок) распределения биомассы насекомых и пауков, основываясь на геоботанической карте стационара (Горчаковский, Троценко, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Ананьева С. И. Закомерности микробиотопического распределения *Collembola* в связи с динамикой растительного покрова в пятнистой тундре Таймыра.— Зоол. ж., 1971, т. 50, № 6

Бей-Биенко Г. Я. О некоторых закономерностях изменения фауны беспозвоночных при освоении целинной степи.— Энтомол. обозр., 1961, т. 11, № 4.

Белых Ф. И. Озеро Лама и его рыбохозяйственное значение.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, 1940, вып. 15.

Берман Д. И. Население животных и некоторые черты трофической структуры биоценозов юго-восточного Алтая.— Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1967.

Богачёва И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах.— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974.

Бурмакин Е. В. Кормовые ресурсы Гыданского залива и близлежащих водоемов.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, 1940, вып. 15.

Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп» в лесотундре Зауралья.— Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск, 1970 (Урал. фил. АН СССР).

Горчаковский П. Л., Троценко Г. В. Растительность стационара «Харп».— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных, 1974, вып. 88.

Грезе И. И. Личинки тендипедид Таймырского озера.— Труды Иркутского гос. ун-та, 1957, т. 7, вып. 1, 2.

Каспарян Д. Р. Новый вид наездников рода *Delomerista*.— Зоол. ж., т. 52, вып. 12.

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.— Л., Учпедгиз, 1945.

Козловская Л. С. Сравнительная характеристика почвенной фауны в заполярной части бассейна р. Усы. Труды Ин-та леса АН СССР, 1957, т. 36.

Логашев Н. В. Озеро Мелкое и его рыбохозяйственное использование.— Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промысл. хоз-ва, М.-Л., 1940, вып. 15.

Любославский А. Влияние растительности на температуру и влажность нижних слоев воздуха.— Метеорологический вестник, 1900.

Новоженов Ю. И. Динамика биомассы беспозвоночных на гнездовых участках птиц в условиях тундры Южного Ямала.— Материалы отчетной сессии лаборатории популяции экологии позвоночных животных Ин-та экологии животных и растений, вып. 4. Свердловск (УНЦ АН СССР), 1971.

Ольшванг В. Н. Количественный анализ фауны членистоногих тундры Южного Ямала.— Зоологические проблемы Сибири. Материалы IV совещания зоологов Сибири. Новосибирск, 1972а.

Ольшванг В. Н. К вопросу о сезонной динамике биомассы насекомых и пауков в тундре Южного Ямала.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных, вып. 3. Свердловск, 1972б.

Ольшванг В. Н. К вопросу о структуре населения насекомых в биоценозе южной тундры.— Тезисы докладов молодежной конференции «Человек и биосфера». Свердловск, 1973.

Ольшванг В. Н. Членистоногие стационара «Харп».— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1974а, вып. 88.

Ольшванг В. Н. Кровососущие личинки мух в гнездах воробьиных в тундре Южного Ямала.— Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции, ч. II. М., Изд-во МГУ, 1974б.
Ольшванг В. Н. К исследованию количественного состава насекомых в тундре. Материалы V совещ. по биол. пробл. Севера. Магадан, 1974в.
Рыжановский В. Н. Опыт энергетической оценки значимости некоторых воробьиных в биоценозе южноямальской тундры.— Орнитология в СССР, кн. 2. Ашхабад, «Ылым», 1969.
Рязанцев А. В. К методике количественных учетов энтомологического населения в травостоях. Труды Пермского с.-х. ин-та, 1959, т. 17, № 2.
Сосин В. Ф., Рыжановский В. Н., Новоженов Ю. И. Изучение трофических связей птиц и беспозвоночных в биогеоценозах тундры.— Экология, 1970, № 2.
Чернов Ю. И. Наземные беспозвоночные мезофауны в биоценозах тундровой зоны. Автореф. канд. дисс. М., 1962.
Чернов Ю. И. Зависимость состава животного населения почвы и дернины от характера растительности в некоторых типах тундр.— Проблемы Севера, 1964, вып. 8.
Чернов Ю. И. Некоторые особенности животного населения пятнистых тундр.— Зоол. ж., 1965, т. 13., вып. 4.
Чернов Ю. И. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны.— Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., «Наука», 1972.
Чернов Ю. И., Ходашева К. С., Злотин Р. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения.— Ж. общ. биологии, 1967, т. 28, № 2.
Шалаева Н. М. К фауне беспозвоночных в водоемах стационара «Агапа».— Почвы и продуктивность растительных сообществ, вып. 1. М., Изд-во МГУ, 1972а.
Шалаева Н. М. Фауна беспозвоночных животных водоемов стационара «Агапа» (Западный Таймыр).— Вестн. Моск. ун-та, биол. почвовед., 1972б, № 4.
Шварц С. С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах.— Ж. общ. биологии, 1967, т. 28, № 5.
Шварц С. С. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1971, № 4.
Dajoz R. Precis d ecologie. — P., Dunod., 1970, vol. 9.
Haagvar M., Ostbye E. Quantitative and qualitative investigations of the invertebrate fauna under stounes (the hypolithion) in some alpine habitats at Finse, Suth Norway. — Works. entomol. tidaskr., 1972, vol. 19.
McClure E. Aspection in the biotic communites of the Churchill area. — — Manitoba. Ecol. Monogr., 1943, vol. 13.
McLean S., Pitelka F. Seasonal patterns of abundanse of arthropods near Barrow. — Arctic, 1971, vol. 24.

Список членистоногих, обнаруженных на территории стационара «Харп»

ОТРЯД, СЕМЕЙСТВО, ВИД	Типы растительности								Примечания
	Тундры								
	Щебнистая	Кустарничковая	Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	
INSECTA									
EPHEMEROPTERA	*	+	+	1 (+)	1 (+)	1 (+)	1 (+)	*	2 вида
Baetidae									
Leptophlebeidae		*	*	*	*	*	*	*	3 вида
ODONATA									
Coenagrionidae									
Agrion hylas Trybom.						*			
A. vernale Hag.						*			
Aeschnidae									
Aeschna subarctica Walk.		*				*			
Ae. squamata Müll.						*			
Ae. juncea L.									
Cordiluridae									
Somatochlora sahlbergi Tryb.						*			1 личинка в старице, р. Тоу-Пугол, VII, 1973 г.
PLECOPTERA									
Nemouridae									
Nemoura arctica Esb. — Pet.			*	*	+	+			3 вида
Perlodidae									
Isoperla obscura Zett.				*	+	*			3 вида

ORTHOPTERA									
Tetrigidae									
Tetryx fuliginosa Zett.								*	1 экз. 12.VII. 1972 г., п. Лабытнанги
Acrididae									
Melanoplus frigidus Boh.	*	*							
Podismopsis poppiusi Mir.	*	*							
HOMOPTERA									
Delphacidae									
Javesella simillima Lnv.				+	*				
Cicadellidae									
Batysmatophorus reuteri J. Sah.	*	(+)	(+)		(+)			(+)	
Colladous torneellus Zett.				(+)					
Cicadula ciliata Osb.				*		*			
Streptanus arctous Em.				*					
Coulinus usnus Beir.			*		(+)				
Diplocolenus limbatellatus Zett.			*						
Psyllidae									
Psylla palmeni Lôw.			+		(+)			*	
P. sp.					(+)				3 вида
Aphididae									
Pterocomma ringdahli Walgr.			*		(+)			*	
P. Salicis L.			*		(+)				
Euceraphis punctipennis Ztt.									
Ortheziidae	*	(+)	(+)	(+)	(+)		*	(+)	
Arctorthezia cataphracta Sahlb.		+	+					*	
Pseudococcidae		+	+		*			*	
Puto borealis Borchs.									
HEMIPTERA									
Corixidae									
Corixa sp.									2 экз. VII, 1973 г., оз. Городкова
Naucoridae									
Naucoris cimicoides L.									1 экз. VII, 1968 г., оз. Лисье
Notonectidae									

Продолжение приложения

ОТРЯД, СЕМЕЙСТВО, ВИД	Типы растительности: Тундры: Щебнистая	Тундры: Кустарничковая	Тундры: Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	Примечания
Notonecta sp.									1 экз. VII, 1972 г., оз. Лисье
Gerridae									
Gerris lateralis Schumm.									1 экз. VII, 1972 г., оз. Лисье
Saldidae									
Chiloxantus stellatus Curt.			*						1 экз. 14. VII, 1971 г.
Miridae									
Calocoris samojedorum J. Sahlb.			*		*				
Actinocoris signatus Reut.				(+)					
Labops sahlbergi Fall.				(+)					
Psallus aethiops Zett.	*	*	*		(+)			*	
THYSANOPTERA									
Thrypidae				(+)	(+)				2 вида
COLEOPTERA									
Carabidae									
Carabus odoratus Motsch.		*		*					
C. truncaticollis Schsch.		*	*						
C. nitens L.	*	*	*						
C. henningi F.				+			*		
Pelophila borealis Pk.			+					+	
Notiophilus aquaticus L.				+					
N. biguttatus F.				+					

Blethisa catenaria Brow.								+	1 экз. VII. 1968 г.
Diachila polita Fald.			+		+			+	
Elaphrus lapponicus Gyll.	+								2 экз. VII. 1971, VII. 1974 гг.
E. sp.									1 экз. VII. 1974 г.
Dyschirius obscurus Molt.	+	(+)	(+)					+	
Patrobus septentrionis Dej.								+	
Pterostichus montanus Motsch.		+	+					+	
P. haematopus Kby.		+	+					+	
P. vermiculosus Kby.	+	(+)	(+)		+			(+)	
P. brevicornis Kby.	+	(+)	(+)		(+)			(+)	
Agonum dolens Sallb.			+					+	
A. gracile Gyll.			+					+	
A. micans Heer.			+					+	
A. sexdentatus L.		+							
Amara alpina F.	+	+	+	+				+	
A. erratica Dl.								+	
A. brunnea Gyll.								+	
A. hyperboreus Dej.			+		+				
Dromius linearis Ol.			+	+	(+)			+	
Cymindis vaporariorum L.								*	
Haliplidae									
Haliplus sp.									(+) в мелких водоемах Оз. Лисье и р. Тоу-Пугол.
Dytiscidae									
Eriglenus labiarus (Brahm.)									
Agabus sericornis (Payk.)									
Ilibius subaeneus Er.									
I. guttiger Gyll.									
I. angustior Gyll.									
I. sp.									
Rhantus suturellus (Harr.)									
Coylmbetes dolabratus (Payk.)									
C. paykulli Er.									
C. striatus (L.)									
C. sp.									

Продолжение приложения

Отряд, семейство, вид	Типы растительности: Тундры: Щебнистая	Тундры: Кустарничковая	Тундры: Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	Примечания
Acilius sp.									
Dytiscus lapponicus Gyll.									
Gyrinidae									
Gyrinus opacum C. Sahlb.									Оз. Черное, VII. 1970, VII. 1972 гг.
Hydrophilidae									
Helophorus sp.		*							1 экз.
H. sp.		*							1 экз.
Catopidae									
Choleva pallida Popp.			*						1 экз.
Sylphidae									
Thanatophilus lapponicus Gyll.	*	*	+					*	
Staphylinidae									Примерно 30 видов
Acrolocha sp.	*	(+)	(+)		*			*	
Phillodrepa sp.				*	*				
Olophrum helleni Scheerp.				(+)	*	*			
O. rotundicolle Sahlb.				*		*			
Deliphrum sp.				*	*				
Stenus sp.	*	(+)							
S. sp.		*							
Quedius sp.	*	(+)	(+)	(+)	(+)			(+)	
Q. sp.		*	*	*	*			*	
Mycetoporus sp.		*	*		(+)			*	
Atheta sp.		*	*		*			*	

A. sp.			*		*			*	
Byrrhidae									
Syncalipta setigera Illig.			*						1 экз. VII. 1971 г.
Byrrhus pilula L.	*	+	+		+			*	
Cantharidae									
Rodabrus lapponicus Gyll.	*	(+)	(+)	+	(+)			(+)	
Phagonycha testacea L.					*				2 экз. VII. 1970 г.
Elateridae									
Selatosomus rugosus Germ.								*	1 экз. VII. 1971 г.
Harminius undulatus Deg.								*	1 экз. VII. 1971 г.
Sericus brunneus L.								*	1 экз. VII. 1970 г.
Hypnoidus rivularis Gyll.			*		+				
Buprestidae									
Melanophila acuminata Deg.								*	1 экз. VII. 1970 г.
Endomichidae		*							3 экз. VI. 1971 г.
Coccinellidae									
Anisostricta strigata Thunb.		*	*						
Adalia frigida Schneid.			*						1 экз. VII. 1970 г.
Cerambycidae									
Acmaeops smaragdula E.	*			+					
A. pratensis Laich.				+					
Judolia sexmaculata L.				*					
Asemum striatum L.									
Callidium coriaceum Pk.									
Chrysomelidae									
Cryptocephalus krutovskyi Gell.			*		*				2 экз. VII. 1971, VII. 1972 гг.
Chrysomela marginata L.					*				1 экз. VII. 1971 г.
Ch. graminis L.				*					1 экз. VII. 1971 г.
Phytodecta pallida L.			*		(+)			*	
Ph. viminalis L.					*				
Phyllodecta polaris Schneid.	*	*	+		(+)			+	
Phyllotreta undulata Kutsh.					*				1 экз. VII. 1972 г.
Cassida sp.					*				1 экз. VII. 1971 г.
Curculionidae									12 видов (из них 1 (+) и 2 +)
Otyorhinchus tristis Scon.				*					

Продолжение приложения

Отряд, семейство, вид	Типы растительности: Тундры: Щебнистая	Тундры: Кустарничковая	Тундры: Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	Примечания
Lepyrus arcticus Payk.	*			+	*				
Hylobius piceus De Geer.			*		*				
H. abietis L.								*	
Notaris bimaculatus F.				*				*	
N. sp.				+					
Grypus equiseti F.				*		*			
NEUROPTERA									
Nemerobiidae									
Boreomyia nervosa F.					*				2 экз. VII. 1971 г.
MEGALOPTERA									
Sialidae									
Sialis lutaria L.					*	*			
TRICHOPTERA									30 видов
Phryganeidae		*	*	1 (+)	1 (+)	1 (+)	*	*	10 видов
Lymnophilidae		*	*	1 (+)	2 (+)	5 (+)	*	*	20 видов
LEPIDOPTERA									
Hepialidae									
Hepialus uralensis Gr. — Gr.		*							1 экз. VII. 1972 г.
Adelidae									
Adela sp.			*						
Incurvariidae									
Incurvaria sp.			*						
Eupistidae				*					
Sesiidae									
Synantaedon polaris Staud.				*					

Tortricidae									
Clepsis strigana Hb.		*	*						
Olehreutes turfosana H. — S.	*	*	+					*	
Psychidae			*					*	
Pyralidae		*	*						
Pterophoridae			*						
Hesperidae									
Pamphyla palaemon Pall.				*					1 экз. VII. 1971 г.
Pyrgus centaurea		*							1 экз. VII. 1971 г.
Papilionidae									
Papilio machaon L.	*								1 экз. VII. 1968, залет с Полярного Урала
Pieridae									
Pieris napi L.		*		*					1 ♂ VII. 1971 г. 1 ♀ VII. 1972 г.
Colias palaeno L.				*					
Lycaenidae									
Lycaena optilete Kn.				*					
Satyridae									
Erebia rossi Curt.	*	+	+					+	
E. disa Thnb.	*	+	+					*	
E. discoidalis Kirby.		*							
E. fasciata Butl.		*							
E. euryale Esp.			*						
Oeneis bore Sneid.	+	+	*						
Oe. jutta Hübn.	*	*							
Oe. pansa Christ.	*	*							
Coenononympha tiphon Rott.		*	*	*				*	
Nymphalidae									
Boloria aphirape Hb.	*	*	*	*	*			*	
B. frigga Thnb.		*	*						
B. freja Thnb.		*	+						
B. selenis Ev.		*							
B. selene Schiff.		*		*					
Geometridae									
Cidaria polata Dup.	*	(+)	(+)					*	

Продолжение приложения

Отряд, семейство, вид	Типы растительности: Тундры: Щебнистая	Тундры: Кустарничковая	Тундры: Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	Примечания
C. immonata Hw.			*						
C. caesiata S. V.			*						
Lygris populata L.								*	1 экз. VII. 1972 г.
Larenthia subhastata L.								*	
Eupitecia sp.		*	*						
Aspilates albaria Bartel.		*	*					*	
Pygmaena fusca Thnb.		*	*						
Psodos alpinata Sc.	*	*							
Lymantriidae									
Acronycta strigosa Schiff.					*				
Noctuidae									
Anomadina hyperborea Zett.		*	*						
A. speciosa Hb.		*	+						
Anarta funebris Hb.	*	*	*						
A. zetterstedti Staud.	*	*	*						
A. melaleuca Thnb.		*							
A. melanopa Thnb.		*							
Caloplusia hohenwarthi Hoch.		*							1 экз. VII. 1968 г.
Pahnolia sp.	*	(+)	(+)						
P. sp.		*							
Arctiidae									
Hyporaia festiva Thnb.			*		*				
Arctia caja L.			*		*				
A. quenselii Payk.			*						1 экз. VII. 1973 г.

HYMENOPTERA									
Cimbicidae			*	*	*				2 вида
Tentheredinidae			*	*	*			*	48 видов (по Богачевой см. наст. сборн.)
Ichneumonidae									около 60—70 видов
Itoplectis sp.				*	*				
Delomerista mandibularis Grav.				*	*				
D. longicauda Kasp.					*				sp. nova
Erromenus punctatus Waldstr.				*	*				2 экз. ♀
E. zonarius Grav.				*	*				
E. punctulatus Holm.				*	*				
Tryphon insectus Holm.				*	*				
T. brunniventris Grav.				*	*				
Ctenochira gilvipes Holm.				*	*				
C. sp.				*	*				
Polyblasteus sp.				*	*				
Smicriplectrus sp.				*	*				
Glypta sp.			*						
G. sp.			*					*	
Lissonota sp.			*					*	
Gelis sp.		(+)	*		*				
Mesoclistis cushmani Tavn.				*					1 экз. VIII. 1971 г.
Homotropus tarsatorius Panz.					*			*	
H. nigritarsis Grav.					*				
Cynipoidea									1 вид (2 экз.)
Chalcidoidea				1 (+)	1 (+)				5 видов
Proctotrupoidea					*				1 вид
Braconidae (*Apanteles* sp.)									< 1 вид
Bombidae									
Bombus pyropigus Friese.	*	*	*	+	*			*	
B. lapponicus F.	*	*	*	+	*			*	
B. balteatus Sahlb.				*	*				
B. sp.				*					1 экз. VIII. 1972 г.
Vespidae									
Vespula norvegica F.			*	+					
Odinerus sp.				*					1 экз. VIII. 1972 г.

Продолжение приложения

ОТРЯД, СЕМЕЙСТВО, ВИД	Типы растительности: Тундры: Щебнистая	Тундры: Кустарничковая	Тундры: Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	Примечания
Formicidae									
Formica picea Nyl.		(+)	(+)						
F. rufa L.		*							
Leptotorax acervorum F.		+	*						
Camponotus herculeanus L.		*							
DIPTERA									
Tipulidae									
Tipula excisoides Alex	+	(+)	(+)					(+)	
T. tristriata Lunds.	*	*	*						
T. subexcisa Lunds.		*							
T. lackshoewitzi Mhs.			+	(+)		(+)			
T. tchuckchiii Alex.				*					
T. interposita Rid.		*			*				
Prionocera turcica Fabr.		(+)		*	(+)	*	*	(+)	
P. tjederi Mg.					+	*			
P. procsima Lacksch.					+	*			
Limoniidae									
Limonia macrostigma Schuml.				*					
L. halterata O—S.				*					
Dactilolabis novaezemlae (Al.)				*					
Limnophila umbrarum Krag.				*					
L. fasciata L.			*		*				
L. pulchella Mg.					+				
Eriohpora sp.				*					

Symplecta intermedia Lacksch.				*					
Ptychopteridae									
Ptychoptera sp.				*					3 экз. VII. 1972 г.
Dixidae									
Dixa sp.						*			1 экз. VII. 1972 г.
Chaoboridae									
Chaoborus crystallinus De Geer.				*		*			
Culicidae									
Culiseta alaskensis Ludl.				*		*			
Aedes riparius Dyar Kuab.		*	*						
A. excrucians Walk.	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	
A. hexodontus Dyar.	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	
A. nigripes Zett.		*	*						
A. impiger Walk.	*	*	*	+	*	*	*	*	
Chironomidae	2 (+)	5 (+)	10 (+)	10 (+)	10 (+)	10 (+)	5 (+)	10 (+)	Около 30 видов
Simulidae									
Cnephia lapponica End.				(+)					
C. arborescens Rubz.	*	*	*	*	*	*	*	*	
Simulium verecundum St., Jamn.	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	
S. argyreatum Mg.	*	*	*	*	*	*	*	*	
S. truncatum Lundst.	*	*	*	*	*	*	*	*	
Eusimulium bicorne Dor., Rubz.	*	*	*	*	*	*	*	*	
Schönbaueria sp.	*	*	*	*	*	*	*	*	
Fungivoridae			*	1 (+)	1 (+)				5 видов
Sciaridae		1 (+)	1 (+)	*	1 (+)				5 видов
Cecidomiidae					*				1 вид
Bibionidae									
Bibio crassipes Duda.					*				1 экз. VII. 1972 г.
Ragionidae									
Chrysopilus arcticus Frey.				*	*	*			
Tabanidae									
Hybomitra aquentineta Bech.		*							
H. borealis Lw.		*							
H. lundbecki Lin.		*							
H. lurida Fll.		*							
H. arpadi Szilody.		*							
H. conformis Frey.		*							

Продолжение приложения

Отряд, семейство, вид	Типы растительности: Тундры: Щебнистая	Тундры: Кустарничковая	Тундры: Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	Примечания
H. montana Mg.		*							
H. polaris Frey.		*							
Empididae									Около 15 видов
Rhamphomyia fuscipennis Ztt.			*	*	1 (+)				
Rh. hambergi Frey.			*		1 (+)				
Empis lucidus Ztt.			*	1 (+)	*				
E. sp.			*	1 (+)	*				
Dolichopodidae				*	*	*			6 видов
Syrphidae									
Platychirus albimanus F.					*				
P. angustatus Zett.				*		*			
P. angustitarsis Kan.			*	*	*	*			
P. hitripes			*		*	*			
P. immarginatus Zett.				*	*	+			
P. podagratus Zett.				*	*	*			
P. scambus Staeg.		*				*			
P. scutatus Mg.		*							
Melanostoma dubium Zett.	*		*	+	*	*			
M. mellinum L.		*			*				
M. sp.			*	*	*	*			
Syrphus arcticus Zett.				*	*				
S. cinetellus Zett.					*				
S. driadis Holmg.		*	*	*					
S. lapponicus Zett.				*					
S. lasiophtalmus Zett.				*		*			

S. nigritarsis Zett.				*					
S. nitidicollis Mg.				*					
S. punctifer Frey.			*	*					
S. ribesii L.			+	+	*				
S. tarsatus Zett.	*			+	*	*			
S. torvus O. — S.				*	*				
S. tricinctus Flin.				*					
Sphaerophoria sarmatica Bank.		*		*	*				
S. scripta L.				*					
Neoascia dispar Mg.				*					
Helleniolla nigra Zett.	*		+	+	+			*	
Cheilosia chrysocoma Mg.				*					
Ch. vicina Zett.				*					
Ch. alpina Zett.				*					
Ch. montana Egger.				*					
Volucella plumatoides H. — B.			*	*					
Sericomyia arctica Schirm.			*	*					
Eristalis rupium F.				*					
E. tundrarum Frey.				+	*				
E. abusious Col.				*	*				
E. nemorum L.				*					
Helophilus affinis Whlb.				+					
H. borealis Staeg.				*					
Lauxaniidae				*					1 вид
Pallopteridae									
Palloptera sp.				*					1 вид
Lonchaeidae				*					1 вид
Agromyzidae				*	*				1 вид
Helomyzidae									
Helomyza pleuralis (Beck.)		*		*					
Neoleria prominens Beck.		*		*					
Ephydridae			*	*	*				1 вид
Chloropidae				*	*				1 вид
Scatophagidae									
Cordilura ustulerta Zett.			*	*	+				
C. rufimona (Meig.)			*	*	*				
Scatophaga furcata (Say.)					*				

Окончание приложения

Отряд, семейство, вид	Типы растительности: Тундры: Щебнистая	Тундры: Кустарничковая	Тундры: Ерниковая	Луга	Заросли кустарников (ива)	Прибрежно-водная растительность	Болота	Редколесье	Примечания
S. suilla (F.)				*	*				
Paganota barbata Zett.				*	*				
Okeniella caudata Zett.			*	+	+				
O. dasyprocta (Loew.)				*					
Microprosopa pallicauda Zett.				*					
M. haemorrhoidalis (Meig.)				*					
Trichopalpus punctipes (Meig.)				*					
Lasioscellus immundus (Zett.)				*					
Anthomiidae									
Pegomyia sp.					*				
Pegohylemyia prohpuga Stein.					*				
Hydrophoria subarctica Ringd.					*				
Muscidae									
Spilogona aestuarium Huck.						+			
S. contractiphrons Zett.					*				
S. septentrionalis Ringd.				*	*				
Calliphoridae				*					
Abonesia genarum Zett.				*					
Cynomyia mortuorum L.		*		*	+			*	
Lucillia illustris Mg.				*					
L. fuscipalpis Zett.	*			*					
Protophormia terranovae R. — D.	*	+		*				*	
Protocalliphora chrysorrhoea Mg.		*	*	*					
Oestridae									
Cephenemia trompe Modeer.				*					2 экз. VII. 1973 г.

Tachinidae									
Carcelia dubia B. B.					*				1 экз. VII. 1971 г.
Nowickia sp.				*					
Wagneria prunaria Rd.				*					
ARANEI									
Dyctinidae									Около 50 видов
Dyctina sp.		*	*	(+)					
Linyphiidae	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)		*	(+)	
Tetragnathidae									
Pachygnata clercki Sund.				*					
Tetragnatha extensa L.				*					
Gnaphosidae		*	*						
Thomisidae									
Xisticus lanio C. L. Koch.		*	(+)	(+)	*			*	
Tibellus maritimus (Menge.)			*						
Mycriphantidae	(+)	(+)	*	*	(+)			(+)	
Lycosidae									
Pardosa sp.	*	*	*	*	*			*	
Alopecosa sp.	*	*	*	*	*			*	
Clubionidae									
Clubiona sp.			*	*	*				
Agriopidae									
Araneus cornutus Sund.			*	*	(+)			*	
Agelenidae									
Argironeta aquatica (L.)									
OPILIONES		*	*	*	*	*		*	
MYRIAPODA									
Lithobiidae									
Lithobius sp.			*					(+)	

Условные обозначения: (+) — доминантные виды; + — константные виды: * — отдельные находки (1—5 экз.), цифры перед знаками указывают число видов.

И. А. БОГАЧЕВА, В. Н. ОЛЬШВАНГ

ЗАМЕТКИ ПО ФАУНЕ И ПРОДУКТИВНОСТИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ СТАЦИОНАРА «ХАДЫТА»

В 1970, 1971 и 1974 гг. проводилось изучение беспозвоночных мезофауны на стационаре «Хадыта» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, расположенном в среднем течении р. Хадыта, на Южном Ямале. Исследовался видовой состав и динамика численности и биомассы насекомых и пауков в основных типах растительности, представленных в данном районе: в тундре, в зарослях ивы, на пойменном лугу и в лесу.

Раньше энтомологических исследований в изучаемом районе почти не проводилось. Небольшие фаунистические материалы были собраны в 1910 г. экспедицией Б. М. Житкова (1913) по течению р. Хадыта. В последнее время на стационаре проводится изучение кровососущих комаров сем. Culicidae (Николаева, 1973, 1974).

КРАТКИЙ ОБЗОР ФАУНЫ НАСЕКОМЫХ [1]

Нами намечены только общие черты, свойственные фауне насекомых изучаемого района, так как состав фауны стационара выявлен неполно. Стрекозы на стационаре встречаются редко, нами были обнаружены лишь *Somatochlora sahlbergi* и единично *Leucorrhinia rubicunda* и *Aeschna juncea*.

В зарослях прибрежно-водной растительности по берегам водоемов во второй половине июля найдены вислокрылки *Sialis lutaria*, которые распространяются на расположенные рядом участки тундры, луга или кустарника.

Прямокрылые представлены одним видом *Melanoplus frigidus*. Из полужесткокрылых обычны *Psallus aethiops* (на иве и карликовой березке). Единично встречены и другие виды клопов. Многочисленны в изучаемом районе насекомые из отряда равнокрылых хоботных: червец *Arcthorthezia cataphracta* встречался на тундровых и лесных участках в моховой дернине, состоящей из *Aulacomnium turgidum*, *Polytrichum commune* и

[1] Описание фауны основано на сборах, проведенных на территории стационара В. Н. Ольшвангом в 1970 и 1971 гг. и И. А. Богачевой в 1974 г.

Sphagnum sp., реже — на лугу и в кустарнике; червец *Puto borealis*; цикадки *Batysmatophorus reuteri* — на ивах и карликовой березке (в начале июля — нимфы, с 20—22 июля — имаго); тля *Pterocomma* sp. (видимо, *P. ringdahli*) и медяницы *Psylla palmeni* — на ивах. По одному виду тли найдено на иве, карликовой березке и жимолости. На лугах обычны цикадки Cicadellidae.

Разнообразен отряд жесткокрылых. Из жужелиц обычны крупные *Carabus henningi* и *C. odoratus*, обитающие на влажных лугах около озер и часто попадавшиеся в конусы для ловли грызунов. В тундре, в моховой дернине, распространены *Pterostichus brevicornis* и *P. vermiculosus*. Там же отмечены *P. montanus*, *P. hematodes*, *Amara alpina*, *Pelophila borealis*. В подстилке ивняков встречаются мелкие *Dromius linearis*. Вместе с жужелицами в подстилке и моховой дернине всегда находили многочисленных стафилин пилильщиков *Byrrhus pilula*; в подстилке в течение всего лета мертвоедов *Thanatophilus lapponicus*. Мягкотелки Cantharidae представлены двумя видами. Личинки первого, *Podabrus lapponicus*, живут в подстилке и моховой дернине; имаго встречаются во второй половине июля в тундре, на лугах и в зарослях кустарников. В 1974 г. найдены взрослые особи вида *Cantharis fusca*. Из щелкунов наиболее обычен мелкий, обитающий в подстилке *Hypnoidus rivularis*. Реже встречается *Selatosomus* sp., из усачей. *Judolia sexmaculata* и *Clytus orientalis*. В цветах купальницы *Trollius* случалось отлавливать *Evodinus interrogationis*. Среди листоедов на разнотравных лугах часто находили *Chrysomela graminis*. Другие два массовых вида — *Phytodecta pallidus* и *Phyllodecta polaris* — связаны с ивами; реже встречается *Phytodecta viminalis*. Из слоников на иве часто отлавливали *Chlorophanus viridis*, *Phyllobius maculatus* и мелких долгоносиков группы *Phanerognatha*. В 1968 г. Ю. И. Новоженовым найден один экземпляр *Psammoporus sabuleti* (Scarabaeidae).

Из чешуекрылых в первую очередь следует назвать *Erebia disa*, *E. rossi* и *Oeneis bore*, которые в основном держались на открытых тундровых участках, встречаясь с 10 по 25 июля. Вместе с ними с 12—15 июля летали перламутровки *Brenthis aphirape* и реже *B. frigga*. В 1974 г. найдено много брюквенниц *Pieris napi*. Из «ночных» бабочек массовыми видами являются *Cidaria polata* и *Larentia subhastata* (летают во второй половине июля). Изредка на ивах в тундре встречали гусениц медведицы *Arctia caja* и *Hyporaja festiva*.

Из перепончатокрылых для исследуемого района, как и вообще для Крайнего Севера, характерно большое количество видов пилильщиков и наездников. Среди первых выделяются крупные представители семейства Cimbicidae — *Trichiosoma jakovleffi* и *Zaraea fasciata*. Отловлен один экземпляр имаго *Pamphilius hortorum* (семейство Pamphilidae); личинки *Pamphilius* найде-

ны в свернутых листьях березы. Большинство настоящих пилильщиков представлено видами рода *Pteronidea* (*P. lientericus*, *P. polaris*) и *Amauronematus*, связанными с ивой. На ивах часто встречаются галлы пилильщиков рода *Pontania*. В 1974 г. в конце июля на цветах дягиля часто находили пилильщиков *Tenthredo velox* и *T. olivacea*. На участках с травянистой растительностью в массе отлавливали имаго *Pteronidea oligospilus*, личинки *Dolerus yukonensis* и *Loderus eversmanni*, которые кормились на лугу на хвоще *Equisetum arvense*. В 1973 г. на фактории найден рогохвост *Sirex gigas*. Из паразитических *Hymenoptera* отмечены представители семейства Ichneumonidae, где особо выделяются часто встречавшиеся в тундре бескрылые представители *Gelis*, а также семейства Braconidae и надсемейства Chalcidoidea. В тундровых ассоциациях найдены муравьи, единично — *Formica picea* и *Leptothorax acervorum*. Из жалящих перепончатокрылых обычны шмели *Bombus balteatus*, *B. pyropigus*, *B. lapponicus* и оса *Vespula norvegica*. Отмечена одиночная оса *Odinerus*.

Наибольшим видовым разнообразием в изучаемом районе обладают двукрылые. Из длинноусых двукрылых следует отметить долгоножек. В открытых тундровых ландшафтах встречали *Tipula tristriata* и *T. excisoides*. По берегам водоемов в зарослях прибрежной растительности неоднократно находили гигрофильный вид *T. lackschoewitzi*. Долгоножка *Prionocera turcica* встречается как в тундре, так и по берегам водоемов. В 1974 г. обнаружена особь *Tanyptera atrata*, личинки которой развиваются в мертвой древесине. Семейство Chaoboridae представлено видами: *Chaoborus* sp., *Machlonyx* sp. и *Cryophila lapponica*. Кровососущие двукрылые богато представлены мошками и комарами. Н. В. Николаевой обнаружено 10 видов семейства Culicidae, из которых наиболее обычны *Aedes communis*, *A. hexodontus* и *A. excrucians*. Обнаружено также 12 видов мошек, относящихся к родам *Stegopterna*: один вид *S. richteri*, четыре — *Simulium*, пять — *Schonbaueria* и два — *Eusimulium*. Распространены несколько видов мелких двукрылых из семейства Sciaridae, живущих в моховой дернине, из Limoniidae и Fungivoridae, которые обычны в зарослях прибрежно-водной растительности и реже встречаются в зарослях ивы около водоемов. Из короткоусых двукрылых по числу видов преобладали семейства Muscidae, Empididae, Syrphidae. Представители последнего семейства отлавливались в июле на цветущих растениях тундры и луга. Каждый летний сезон встречались *Syrphus ribesii*, *S. tarsatus*, *Helophilus borealis* и виды, относящиеся к родам *Melanostoma*, *Cheilosia*, *Sphaerophoria*, *Eristalis*. В 1974 г. обнаружено два экземпляра рода *Xylota* (вероятно, *X. segnis*). Из сем. Calliphoridae обычны синантропные виды *Abonesia genarum*, *Cynomyia mortuorum*, *Lucilia illustris* и *Protophormia terranovae*. Как и *Neoleria prominens*, они многочисленны на са-

мой фактории, но *Cynomyia mortuorum* неоднократно встречалась и за несколько километров от нее, на цветах. Из слепней многочисленными были *Chrysops nigripes*; *Hybomitra borealis*, *H. aquentineta*, *H. arpadi* встречались реже. В зарослях кустарников часто отлавливались бекасницы *Chrysopilus arcticus*. На ивах изредка попадались галлы, принадлежащие представителям семейства Cecidomyidae.

Итак, в состав энтомофауны включено очень много лесных элементов, не свойственных Субарктике, которые продвинулись далеко на север вместе с полосой лесной растительности по берегу реки. На стационаре «Хадыта» обычны таежные виды: жуки *Chlorophanus viridis*, *Phyllobius maculatus*, *Dromius linearis*, *Byrrhus piluda*, *Judolia sexmaculata*, *Chrysomela graminis*; комары *Machlonyx* sp., *Cryophila lapponica*, *Aedes communis*; встречены долгоножка *Tanyptera atrata*, пилильщик *Zaraea fasciata*, рогохвост *Sirex gigas*, слепни, стрекоза *Leucorrhinia rubicunda*, мухи *Helleniola nigra*, *Graphomyia maculata* и др. Некоторые из этих видов многочисленны, а наличие их придает фауне заметный «южный оттенок». Однако основу фауны составляют виды с широким ареалом (клоп *Psallis aethiops*, цикадка *Bathysmatophorus reuteri*, жужелица *Amara alpina*, листоед *Phytodecta pallidus*, пяденица *Cidaria polata*, пилильщик *Dolerus yukonensis*, комары *Culiseta alaskensis*, *Aedes excrucians*, *A. hexodontus*) и типично тундровые виды (бабочки *Erebia rossi*, *E. disa*, *Oeneis bore*, жужелица *Pterostichus montanus*, мертвоед *Thanatophilus lapponicus*, пилильщики *Pteronidea lientericus*, *Euura mucronatus*, *Amauronematus reticulatus*, долгоножки *Tipula trifasciata*, *T. excisoides* и *T. lackschoewitzi*, червецы *Puto borealis* и *Arctorthezia cataphracta*).

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Исследования биомассы и обилия беспозвоночных мезофауны проводили на четырех участках: в тундре, на сухом лугу, в ивовых зарослях и в пойменном лесу. Пробы для изучения мезофауны членистоногих брали биоценометром со стороной квадрата 25 *см*. При этом в пробы попадало население подстилки и травяного яруса, кроме самых подвижных насекомых. Одновременно брали 16 таких проб общей площадью 1 $м^2$.

Для изучения червей отбирали пробы такого же размера на глубину корнеобитаемого слоя, который составлял обычно до 10 и редко до 20—25 *см*. Пробы размельчали и промывали в мешке из мелкого мельничного газа, что повышало вероятность выборки всех мелких особей люмбрицид и особенно энхитреид. Оставшийся после промывки материал разбирали вручную. Одновременно брали такое количество проб, чтобы ошибка среднего не превышала 20—30% (для энхитреид достаточно

Таблица 1

Биомасса и обилие членистоногих мезофауны в подстилке и мохово-лишайниковом ярусе в тундре

Группы членистоногих	1970 г., 24.VII	1971 г., 7.VII	1974 г.		
			11.VII	21.VII	31.VII
Червецы:					
Puto borealis	6,3 * / 1	8,0 / 4	8,8 / 3	—	18,1 / 9
Arctorthezia cataphracta	361,0 / 173	—	363,4 / 115	443,3 / 171	152,3 / 63
Стафилиниды	5,0 / 5	9,7 / 7	1,6 / 2	3,4 / 2	17,6 / 16
Прочие жуки	13,8 / 2	17,2 / 2	13,9 / 2	—	18,2 / 2
Гусеницы и куколки бабочек	—	253,2 / 2	12,0 / 1	69,7 / 3	9,5 / 1
Личинки и коконы пилильщиков	14,1 / 2	—	—	—	—
Личинки и куколки типулид	—	180,5 / 2	98,5 / 2	—	—
Прочие двукрылые	5,0 / 3	17,2 / 5	237,3 / 3	288,8 / 4	24,4 / 1
Прочие насекомые	2,0 / 1	3,3 / 2	0,2 / 1	0,8 / 1	1,2 / 2
Пауки и сенокосцы	225,4 / 19	117,8 / 67	34,7 / 9	68,3 / 20	54,7 / 21
Многоножки	5,0 / 1	10,2 / 2	34,0 / 3	62,2 / 6	63,7 / 12
Всего	637,6 / 207	617,1 / 93	804,2 / 141	936,5 / 207	359,7 / 127

* В числителе — биомасса, *мг/м²* сырого веса, в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м²*.

было разобрать 8—10 проб, для люмбрицид — 16 проб общей площадью 1 *м²*).

Сделана попытка определить численность коллембол. Пробы брали металлической трубкой площадью сечения 1 *см²* на глубину корнеобитаемого слоя. Коллембол из пробы добывали методом флотации в солевом растворе, а их число подсчитывали под бинокулярным микроскопом. Чтобы определить коллембол с такой же точностью, как и другие группы беспозвоночных, достаточно было взять 10 таких проб. Однако такой метод взятия проб оказался пригоден лишь в кустарнике и на лугу; в сообществах с хорошо развитым слоем моховой дернины такая узкая трубочка не вырезает куска подстилки, а раз-

Таблица 2

Биомасса и обилие червей

Группы червей	Тундра	Заросли кустарников		Луг		Лес	
	1970 г.	1974 г.					
	24.VII	14.VII	29.VII	16.VII	30.VII	18.VII	1.VIII
Lumbricidae	2100 * / 2	24 756 / 29	13 996 / 24	14 917 / 24	7523 / 20	6244 / 6	9182 / 11
Enchytraeidae	6 / 3	1666 / 100	2050 / 118	1578 / 138	2386 / 130	104 / 47	19 / 3
Общая биомасса	2106	26 422	16 046	16 495	9909	6348	9201

* В числителе — биомасса, *мг/м²*, в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м²*.

двигает ее. Там следовало брать пробы большего размера. Поэтому мы ограничились взятием проб лишь в двух растительных ассоциациях.

Тундра занимает плакорную часть территории стационара. Исследуемый участок — осоково-кустарничково-багульниковая лишайниково-зеленомошная тундра.

Биомасса членистоногих мезофауны составляла в тундре от 370 до 936 *г/м²* (табл. 1). Соотношение отдельных групп членистоногих изменялось значительно как по годам, так и в течение сезона. В 1970 и 1974 гг. основу мезофауны членистоногих составлял северный пластинчатый червец *Arctorthezia cataphracta* (до 56% от общей биомассы), максимальная плотность которого 173 экз. на 1 *м²*, наивысшая биомасса 443 *мг/м²*. Однако в начале июля 1971 г. этот червец вообще не был обнаружен. В 1971 г. значительная доля общей биомассы приходилась на гусениц и куколок бабочек (главным образом совок) и личинок типулид (соответственно 253 и 180 *мг/м²*). В 1974 г. численность этих групп была такой же, а биомасса — в 2—3 раза ниже. Зато личинки слепней *Hybomitra* составляли в этом году почти треть общей биомассы мезофауны. В 1970 и 1971 гг. отмечалась высокая биомасса пауков: в 1970 г. часто встречались относительно крупные пауки семейств Lycosidae и Thomisidae, в 1971 г. преобладали мелкие виды семейств Lyniphiidae и Micryphantidae. В 1971 г. биомасса пауков была ниже. Зато в этом году наблюдалось обилие многоножек и их высокая биомасса.

В 1974 г. биомасса уменьшалась в конце июля более чем в два раза по сравнению с началом месяца. Вероятно, такая динамика объясняется как биологическими циклами насекомых (вылет имаго), так и воздействием погодных условий. Необычай-

Таблица 3

Биомасса и обилие членистоногих в подстилке и мохово-лишайниковом ярусе в зарослях кустарников

Группы членистоногих	1971 г. 9.VII	1974 г. 10.VII	1974 г. 22.VII	1974 г. 3.VIII
Червецы:				
Puto borealis	2,2 * / 1	—	—	—
Arctorthezia cataphracta	74,0 / 43	191,2 / 51	73,5 / 24	37,0 / 10
Равнокрылые (цикадки, тли, медяницы)	14,2 / 5	8,1 / 5	23,4 / 4	12,2 / 3
Листоеды	2,0 / 2	15,0 / 1	34,2 / 2	—
Стафилиниды	33,8 / 23	20,7 / 14	25,8 / 10	5,0 / 3
Прочие жуки	39,7 / 4	33,7 / 8	44,3 / 6	6,1 / 2
Гусеницы и куколки бабочек	—	—	—	101,5 / 2
Личинки и коконы пилильщиков	3,0 / 1	43,5 / 4	55,6 / 5	143,3 / 6
Личинки и куколки типулид	86,0 / 1	—	94,2 / 1	206,1 / 3
Прочие двукрылые (личинки)	3,0 / 1	646,6 / 43	10,6 / 3	30,7 / 2
Наездники	—	— / 1	2,9 / 2	50,4 / 3
Многоножки	18,3 / 3	—	—	—
Пауки и сенокосцы	82,7 / 38	91,0 / 47	93,8 / 47	210,9 / 47
Всего	358,9 / 122	1049,8 / 174	458,2 / 104	803,2 / 81

* В числителе — биомасса, *мг/м²*, в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м²*.

но малое количество осадков в июле-августе 1974 г. привело к пересыханию тундры и могло вызвать как гибель части особей, так и перераспределение их на более влажные микроучастки. Что касается червей, то в 1974 г. нами не обнаружены ни люмбрициды, ни энхитреиды. Однако в 1970 г. они были найдены (табл. 2). Следует сказать, что другие авторы отмечают в тундрах более значительную плотность и биомассу чер-

Таблица 4

Биомасса и обилие членистоногих в кустарниковом ярусе ивняков (по данным 1974 г.)

Группы членистоногих	14.VII	19.VII	26.VII	2.VIII
Пилильщики	8,6 * / 0,8	—	—	—
Личинки пилильщиков	58,1 / 16,4	167,7 / 16,0	146,0 / 16,0	392,8 / 23,6
Личинки листоедов	24,0 / 8,8	118,8 / 8,0	18,7 / 1,2	—
Медяницы	88,6 / 110,0	16,7 / 25,2	8,5 / 13,6	29,9 / 38,0
Личинки медяниц	113,4 / 191,2	14,2 / 36,0	14,8 / 32,8	4,6 / 6,8
Цикадки	—	8,3 / 0,4	—	—
Тля	—	2,0 / 0,8	4,8 / 5,6	9,3 / 0,8
Клопы	0,8 / 0,8	7,4 / 2,8	2,2 / 0,8	—
Прочие насекомые	— / 1,6	2,3 / 1,6	19,5 / 2,8	24,0 / 1,6
Пауки и сенокосцы	18,1 / 2,4	18,0 / 1,6	20,8 / 2,8	21,7 / 2,8
Всего	311,6 / 330,4	355,4 / 80,0	235,3 / 75,6	475,3 / 78,4

* В числителе — биомасса, *мг/м²*, в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м²*.

вей. По данным Ю. И. Чернова (1962), дождевые черви в южных тундрах достигают численности до 15 экз. на 1 *м²* и составляют основу зоомассы.

Кустарниковые заросли на стационаре расположены в пойме реки, по берегам озер и ручьев, в различных понижениях рельефа, на плакорах. Исследуемый участок — ивняк разнотравно-вейниковый.

Биомасса членистоногих мезофауны составила от 360 до 1050 *мг/м²* (табл. 3). Соотношение различных групп членистоногих здесь иное, чем в тундре. Северный пластинчатый червец хотя и встречался, но не достигал такой плотности и биомассы, как в тундре (максимум 51 экз. на 1 *м²*, 191 *мг/м²*). К началу августа его численность и биомасса резко падали. Самая значительная группа — двукрылые. Биомасса личинок и куколок типулид доходила в конце лета до 200 и более *мг/м²*, а личинки прочих двукрылых (слепни, эмпидиды) составляли в начале

Таблица 5

Биомасса и обилие членистоногих в подстилке и в мохово-лишайниковом ярусе в лесу и на лугу (по данным 1974 г.)

Группы членистоногих	Луг			Лес		
	12.VII	23.VII	4.VIII	13.VII	24.VII	1.VIII
Червецы:						
Puto borealis	—	—	—	15,2 * / 4	58,4 / 25	26,5 / 3
Arctorthezia cataphracta	55,5 / 19	5,4 / 1	6,4 / 2	630,5 / 204	611,2 / 195	497,0 / 199
Цикадки	5,7 / 2	18,2 / 7	21,3 / 11	—	—	42,3 / 3
Листоблошки	180,3 / 2	1,6 / 1	86,8 / 2	—	—	—
Стафилиниды	25,9 / 12	19,4 / 8	27,4 / 7	34,7 / 12	18,5 / 8	20,1 / 9
Прочие жуки	127,0 / 10	96,4 / 5	25,2 / 11	35,5 / 5	50,5 / 6	31,1 / 4
Гусеницы, куколки бабочек	—	—	4,5 / 1	—	—	—
Личинки и коконы пилильщиков	—	33,2 / 2	158,4 / 3	52,7 / 1	54,4 / 1	16,1 / 1
Личинки типулид	281,2 / 3	45,0 / 1	—	—	54,4 / 1	—
Прочие двукрылые	16,9 / 4	283,8 / 14	—	21,6 / 5	51,5 / 3	263,3 / 10
Прочие насекомые	0,6 / 1	14,8 / 6	12,8 / 8	0 / 1	2,5 / 2	2,5 / 3
Многоножки	—	3,0 / 1	—	58,6 / 6	—	93,2 / 10
Пауки и сенокосцы	178,7 / 17	92,8 / 17	58,5 / 37	219,4 / 73	131,2 / 70	172,5 / 77
Всего	772,4 / 70	613,6 / 62	401,3 / 82	1068,2 / 311	1032,6 / 312	1164,6 / 329

* В числителе — биомасса, *мг/м²*, в знаменателе — обилие, экз. на 1 *м²*.

сезона около 65% биомассы мезофауны. К концу сезона значительную долю составляли гусеницы и куколки чешуекрылых, в основном пяденицы, и личинки пилильщиков — группы, трофически связанные с ивами. Пауки и сенокосцы также достигали здесь высокой численности.

Сезонная динамика биомассы здесь падает в середине сезона более чем вдвое, и резко возрастает к концу сезона. Если уменьшение биомассы объясняется вылетом имаго, в основном

двукрылых, то увеличение связано как с ростом оставшихся в подстилке личинок, так и с уходом с кустов в подстилку для окукливания взрослых личинок пилильщиков и чешуекрылых. Видимо, за счет этого рост биомассы продолжается и в первую половину августа. Такую же динамику мы наблюдали и в кустарниковых сообществах на стационаре «Харп» (Ольшванг, 1972, 1974).

Мы брали пробы растительности только на низких ивовых кустах (не выше 1,5 *м*). Максимальная биомасса всех групп насекомых и паукообразных доходила здесь до 475 *мг/м*^{2} (табл. 4). Основу ее составляли личинки пилильщиков и листоедов. В отдельные годы очень многочисленны были также медяницы (с биомассой до 200 *мг/м*^{2}). Видовой состав насекомых был примерно тем же, что и на стационаре «Харп» (Богачева, 1974). Пилильщики и листоеды в конце июля начали спускаться в подстилку; к началу августа листоедов на кустах не осталось, а к середине августа сильно упала и биомасса пилильщиков.

В 1974 г. дважды в сезон в кустарнике брали пробы для определения биомассы и обилия червей. Черви семейства Lumbricidae дают в кустарнике наивысшую биомассу из всех изученных нами растительных сообществ и достигают самой высокой численности (29 экз. на 1 *м*^{2}, 25 *г*; см. табл. 2). Энхитреиды также многочисленны в данном сообществе (биомасса до 2 *г/м*^{2}). К концу лета биомасса и (в меньшей степени) численность люмбрицид падала, тогда как энхитреиды сохраняли свою численность и биомассу на прежнем уровне.

27—28 июля 1974 г. была определена также численность коллембол. Обнаружено, что в среднем она равнялась 47± 16 тыс/*м*^{2}. Если рассчитать их биомассу, используя данные по среднему весу коллемболы, который (McLean и др., 1970) равен 0,06 *мг*, то общая биомасса будет достигать примерно 3 *г/м*^{2}.

Луга занимают на стационаре значительные участки в пойме р. Хадыта. Исследуемый участок — вейниково-крупноразнотравный луг с проективным покрытием 100%.

Изучение численности и биомассы членистоногих мезофауны проводилось на лугу лишь в 1974 г. Биомасса составляла от 400 до 772 *мг/м*^{2}. Наиболее значительная ее часть приходилась на личинок и куколок типулид и других двукрылых (табл. 5). Заметную долю биомассы (до 43% в начале сезона) составляют также жесткокрылые, среди которых выделяются листоеды *Chrysomela graminis* (в начале сезона — в стадии имаго, позднее — личинки и куколки) и жужелицы, хотя более многочисленны стафилины. Червец *Arctorthezia cataphracta* встречался, но существенной роли, по-видимому, не играл и почти пропадал к концу сезона. Значительная масса к концу сезона у личинок пилильщиков, выкармливающихся на хвоще. Многочисленны также пауки: в начале сезона — крупные особи, а в августе — мелкие.

К концу сезона нами было замечено уменьшение биомассы. Уменьшение объясняется в основном воздействием сухой погоды, отчасти — биологическими циклами насекомых (выход имаго). Пересыхание луга могло сказаться на гибели части особей и на перераспределении наиболее подвижных (жужелицы и др.) на более увлажненные микроучастки. Общее понижение биомассы происходило одновременно с повышением биомассы отдельных групп (в частности, пилильщиков).

Пересыхание луга отражалось, видимо, и в сезонной динамике численности и биомассы червей, во всяком случае, дождевых. Их биомасса (см. табл. 2) за две недели июля упала вдвое. В то же время численность их оставалась почти прежней, т. е. наиболее крупные, активные особи, вероятно, мигрировали на влажные микростации, тогда как в пробах в большом количестве попадаются недавно отродившиеся особи. Распределение малоподвижных энхитреид оставалось прежним, и биомасса их к августу возрастала в полтора раза по сравнению с серединой июля. В общем биомасса червей Lumbricidae на лугу была меньше, чем в кустарнике, а Enchytraeidae — такая же.

27 июля были взяты пробы для учета численности коллембол. Она оказалась такой же, как и в кустарнике: 51±9 тыс. особей на 1 *м*^{2}, что составило около 3 *г* биомассы в живом весе. Обилие дождевых червей в луговых группировках в среднем бывает 50 экз. на 1 м^2, а ногохвосток — 1 млн. (Чернов, 1972).

Леса располагаются по течению р. Хадыта. Был выбран типичный участок леса из ели *Picea obovata* с примесью березы *Betula tortuosa* и лиственницы *Larix sibirica*.

Изучение численности и биомассы членистоногих подстилки проводилось также в 1974 г. Биомасса колебалась незначительно (от 1070 до 1170 *мг/м*^{2}). Доминирующей группой был червец *Arctorthezia cataphracta*, составляющий от 42 до 59% общей биомассы. Заметную долю общей биомассы (до 23% в конце сезона) составляли двукрылые (личинки). Из жуков преобладали по биомассе жужелицы, а по численности — стафилины. Группы типулид, пилильщиков (кормовое растение — ольха) и чешуекрылых, в противоположность другим сообществам, очень немногочисленны либо отсутствовали. Большую биомассу давали в лесу многочисленные мелкие пауки семейства Linyphiidae. Многоножки *Lithobius* более обильные здесь, чем в других изученных сообществах.

Необходимо отметить необычайно высокую стабильность общей биомассы членистоногих мезофауны и стабильность численности и биомассы наиболее многочисленных групп в течение сезона: червецов 204—195—199 особей на 1 *м*^{2}, пауков 70—70—77. Конечно, это относится только к тем группам, в чей жизненный цикл не входит смена среды обитания. Влияние засушливого лета почти не сказывается на населении подстилки

в лесу, где оно находится под защитой древесного и кустарникового ярусов. Кроме того, весной этот участок леса заливается талыми водами и медленно просыхает. В самых глубоких понижениях вода сохраняется и в августе, поэтому недостаток влаги ощущается здесь менее всего. Отсюда общая биомасса членистоногих держится на одном уровне в течение всего сезона.

Численность и биомасса червей в лесу в 2—3 раза меньше, чем в кустарнике и на лугу. При численности 6—11 особей червей семейства Lumbricidae на 1 *м*^{2} их биомасса составляла 6—9 *г/м*^{2}. Энхитреиды в лесу мало заметны. Черви в лесу распределены неравномерно. Они не встречались на участках микропонижений, где почвенный покров почти отсутствует, сразу сменяясь слоем вязкой глины. Мало их и на самых высоких сухих участках с лишайниковым покровом. Очень интенсивно населяют черви лишь достаточно возвышенные и хорошо увлажненные участки, обычно возле стволов крупных деревьев, с моховым покровом из *Polytrichum* и других мхов, где хорошо переработанная почва образует рыхлый слой глубиной до 25 *см*. Здесь встречалось до 5 особей *Eisenia* на пробу в 1/16 *м*^{2}, но такие участки составляли очень малую долю от общего почвенного покрова в изученном типе леса.

Таким образом, основу мезофауны беспозвоночных во всех исследованных нами сообществах составляли черви семейства Lumbricidae. Черви семейства Enchytraeidae, ногохвостки и прочие членистоногие имеют более низкую биомассу. Однако роль энхитреид и коллембол соответственно их малым размерам может быть относительно больше. Среди высших насекомых основную роль играют типулиды и некоторые другие группы двукрылых, а в тундровом и лесном сообществах — червец *Arctorthezia cataphracta*. По видовому составу членистоногих тундровое и лесное сообщества близки, а луговое ближе к кустарниковому. Однако по динамике численности и биомассы населения подстилки тундра более сходна с лугом, а кустарник — с лесом. Ведущий фактор здесь, вероятно, наличие или отсутствие сомкнутого древесно-кустарникового яруса, который в засушливые годы предохраняет подстилку от потери влаги и соответственно противодействует падению численности и биомассы насекомых. В годы с достаточным количеством дождей динамика численности и биомассы населения подстилки может оказаться более сходной в лесу и в тундре, так как основу населения в этих сообществах составляет один и тот же вид.

ЛИТЕРАТУРА

Богачева И. А. Поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых в тундровых биогеоценозах.— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных, 1974, вып. 88.

Житков Б. М. Полуостров Ямал.— Зап. Русск. географ. о-ва по общей географии, 1913, т. 9 и 10.
Николаева Н. В. Численность и биомасса личинок комаров в водоемах лесотундры Южного Ямала.— Тезисы докладов Уральской конференции молодых ученых «Человек и биосфера». Свердловск, 1973.
Николаева Н. В. Численность и биомасса комаров на стационаре «Хадыта».— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1974.
Ольшванг В. Н. К вопросу о сезонной динамике биомассы насекомых и пауков в тундре Южного Ямала.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных, вып. 3. Свердловск, 1972.
Ольшванг В. Н. Членистоногие стационара «Харп».— Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Труды Ин-та экологии растений и животных, 1974, вып. 88.
Чернов Ю. И. Наземные беспозвоночные мезофауны в биоценозах тундровой зоны. Автореф. канд. дисс. М., 1962.
Чернов Ю. И. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны.— Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л., «Наука», 1972.
MacLean S., Smith D., Bamberger J. Arthropod populations. — Tundra biome research in Alaska. — The Structure and Functions of Cold-Dominated Ecosystems. U. S. Tundra Biome, 1970.

И. А. БОГАЧЕВА

ПИЛИЛЬЩИКИ *HYMENOPTERA, TENTHREDINOIDEA* И ИХ РОЛЬ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ПРИОБСКОГО СЕВЕРА

В составе насекомых биогеоценозов тундры основную роль играют сапрофаги (Кузнецов, 1938; Панфилов, 1966; Медведев, Чернов, 1969; Downes, 1962, 1964, 1965). Насекомых, питающихся вегетирующей растительностью, там мало. Упрощение фауны Арктики идет в первую очередь за счет фитофагов, а затем зоофагов (Downes, 1964). Это не означает, что в тундре нет сложных группировок растительноядных насекомых. Наоборот, многие ученые отмечают сложные консорции, связанные с самыми распространенными в тундре растениями — мытником, дриадой, голубикой, ивой (Фридолин, 1936; Медведев, Чернов, 1969; Oliver и др., 1964). Видное место в этих консорциях занимают пилильщики. Пилильщики как важный элемент тундровой фауны постоянно упоминаются и в работах, посвященных фаунистическому обзору отдельных регионов. Среди зеленоядов Арктики это наиболее заметная группа.

Рассматривая роль растительноядных насекомых в тундровых биогеоценозах, мы обратили внимание на то, что из числа растений, распространенных на территории стационара, ива — самое повреждаемое, а ивовые консорции — наиболее сложные. Поэтому мы выбрали ивовую консорцию. Наряду с листоедом *Phytodecta pallidus* L. главные потребители листовой массы ивы — пилильщики. Нами изучалась фенология и биология развития наиболее массовых видов ивовых пилильщиков, динамика их численности и биомассы и энергетика. Кроме того, сделан общий обзор фауны пилильщиков. На основании собранных данных оценивается роль изучаемой группы в биогеоценозах тундры.

Основные материалы собраны в 1970—1973 гг. на стационаре «Харп» Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, дополнительные материалы — на стационаре «Хадыта» — на Южном Ямале (основной материал был собран в 1974 г.; небольшие сборы проводились также в 1970—1971 гг.).

В 1970—1974 гг. было сделано несколько выездов на Полярный Урал, в долину р. Собь, где был собран небольшой мате-

риал по фауне пилильщиков. Сборы пилильщиков производились на Полярном Урале, в основном на пойменной растительности — на разнотравье и кустарниках. Нами найдено более 50 видов пилильщиков (большая часть была определена А. Н. Желоховцевым).

Ниже приводится список найденных видов пилильщиков с указанием места отлова имаго и кормового растения личинок.

СЕМЕЙСТВО CIMBICIDAE

Trichiosima jakovleffi Knw. «Харп», 5♂5♀, «Хадыта», 2♂2♀, Красный Камень, 2♀; ива и карликовая березка *Butula nana*
Trichiosoma opacum Knw. «Харп», 2♂.
Zaraea fasciata L. «Хадыта», 1♂1♀.

СЕМЕЙСТВО PAMPHILIIDAE

Pamphilius hortorum Kl. «Хадыта», 1♂.

СЕМЕЙСТВО TENTHREDINIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВО TENTHREDININAE

ТРИБА *DOLERINI*

Dolerus gessneri labiosus Knw. «Харп», 1♀.
Dolerus haematodes Schr. «Харп», 1♀.
Dolerus harwoodi Ben. «Харп», 2♀.
Dolerus yukonensis Nort. «Харп», 1♂ 5♀; «Хадыта», 8♂6♀.
Dolerus eversmanni Kby. «Харп», 1♀.

ТРИБА *TENTHREDININI*

Tenthredo olivacea Kl. «Харп», 1♂3♀; «Хадыта», 2♂5♀; Красный камень, 1♀.
Tenthredo velox F. «Харп», 1♂2♀; «Хадыта», 8♂8♀; Красный камень, 1♂1♀.
Tenthredo devia Knw. «Харп», 2♀.
Tenthredo schaefferi f. *perkinsi* Morice. «Харп», 1♀; Красный Камень, 2♀.

ПОДСЕМЕЙСТВО NEMATINAE

ТРИБА *CLADIINI*

Cladius pallipes Lep. «Харп», 3♂5♀.
Messa sp. «Харп», 1♀.
Empria fletcheri Cam. «Харп», 1♂.
Eniscia arctica Thoms. «Харп», 2 экз.

ТРИБА *NEMATINI*

Nematus (Pteronidea) oligospilus Först. «Харп», 5♀; «Хадыта», 2♀.
Pteronidea fuscomaculatus Först. «Харп», 1♀.
Pteronidea lientericus Holm. «Харп», 7♀; «Хадыта», 2♀.
Pteronidea polaris Holm. «Харп», 1♂. Выведен из личинок, собранных на иве филиколистной в конце июля. Общий фон тела личинки синевато-зеленый,

на спине в первой трети тела двойной ряд мелких черных крапин, вдоль боков по два ряда более крупных черных пятен, между которыми расположены еще более крупные, желтые, округлой формы пятна. Голова темная, почти черная. На конце тела два «рожка» с темными концами. Личинки плетут кокон в середине августа в подстилке между листьями. Веретеновидный, черный, очень плотный кокон лежит в более редкой темно-коричневой колыбельке, также удлиненной, но обычно неправильной формы. На «Хадыте» в 1974 г. мы находили таких же личинок на иве *Salix dasyclados*.

Euura venustus Zodd. «Харп», 1♀.

Euura mucronatus Htg. «Харп», 3♀; «Хадыта», 1♀.

Euura lanatae Mol. «Харп», 1♂.

Phylocolpa n.sp. «Харп», 1♀.

Pontania glabrifrons Ben. «Харп», 2♀.

Pontopristia brevilabris Mol. «Харп», 1♀,

Pontopristia latiserra Mol. «Харп», 2♀.

Lygeotus trochantericus Lqv. «Харп», 1♀.

Lygeotus coactulus Ruthe. «Харп», 4♂5♀.

Lygeotus boreus Knw. «Харп», 4♂1♀.

Lygeotus lativentris Th. «Харп», 2♂5♀.

Lygeotus carinatus Htg. «Харп», 1♀.

Pristiphora cinctus Newm. «Харп», 3♀.

Pristiphora coniceps Lqv. «Харп», 1♂.

Pristiphora amaura Lqv. «Харп», 2♂; «Хадыта», 1♀.

Lygeophora reuteri Lqv. «Харп», 1♂.

Lygeonematus laricicola Ver. «Харп», 1♀.

Lygeonematus laricis Htg. «Харп», 1♀.

Pachynematus kirbyi Dahlb. «Харп», 3♂.

Amauronematus dalecarlicus Mol. «Харп», 2♀. Взрослое насекомое выведено из светло-зеленой личинки, взятой в конце июля на иве.

Amauronematus longicauda Hèll. «Харп», 2♀.

Amauronematus fallax Lep. «Харп», 1♀; «Хадыта», 4♀.

Amauronematus reticulatus Holm. «Харп», 5♀; «Хадыта», 1♀; Лабытнанги, 1♀.

Amauronematus pallidior Hell. «Харп», 1♀; «Хадыта», 1♀.

Amauronematus sagmarius Knw. «Харп», 1♀.

Amauronematus alpicola Knw. «Харп», 1♀,

Amauronematus longiserra Thoms, «Харп», 1♀. Выведен из личинок, собранных на иве 7—8 августа 1971 г. Верх тела личинки темно-зеленый, низ — светло-зеленый, голова коричневая. На середине спины по темному фону более светлая полоса. Во второй половине августа личинки плетут плотный, овальный, коричневый кокон в подстилке.

Amauronematus sempersolis Kiaer. «Харп», 1♂. Выведены из личинок, собранных на иве филиколистной 29 июля 1971 г. Личинки розовато-коричневые, без полос, голова такая же. В начале августа личинки сплели колыбельки из редких шелковых нитей на поверхности положенной в садок подстилки.

Amauronematus neglectus Kirby. «Харп», 1♀. Выведены из личинок, собранных на иве филиколистной 25 июля 1971 г. Тело личинки коричневато-розовое, голова светлее. 15 августа личинка ушла в подстилку, где сплела кокон песочного цвета.

Amauronematus harpicola sp.n. «Харп», 3♂7♀. В условиях стационара — массовый вид. Выведен нами из личинок, собранных на ивах. После второй линьки личинка приобретает типичную окраску: светло-зеленый общий фон тела со светлой полосой на спине и вдоль тела по бокам. Примерно в 50 раз реже основного (у 11 экз. из 530) встречается второй вариант окраски — розовый, с сохранением тех же светлых полос. Личинки предпочитают иву *S. lanata*, реже — *S. pulchra* и *S. glauca* и совсем редко — *S. phylicifolia*. Вид назван А. Н. Желоховцевым в честь стационара.

Amauronematus compactus sp.n. «Харп», 4♀. В 1971 г. выведен из личинок, собранных на ивах в конце июля; в 1972 г. несколько экземпляров отловлено в первых числах июля. Общий фон тела личинки светло-зеленый.

На спине и вдоль каждого бока проходит светлая полоса. Голова орехового цвета со светлой полосой в виде буквы Y. В последнем возрасте голова и тело становятся однотонными, грязновато-зелеными. В первой половине августа личинки плетут плотные бурые коконы в подстилке между листьями.

Конечно, на стационаре есть и другие виды рода *Pontania*, кроме *P. glabrifrons* (найдены галлы явно нескольких видов *Pontania*). Хотя цвет, форма, опушение, размеры галла зависят от вида растения-хозяина, числа галлов на лист или ветку, возраста растительной ткани и других факторов (Benes, 1968), обнаруженные нами галлы явно принадлежат к разным группам по положению на листе и общей форме (Benson, 1954). Мы считаем, что на стационаре обитает не менее четырех различных видов рода *Pontania*. В частности, удлиненные галлы, лежащие по обе стороны от главной жилки листа, могут принадлежать только *P. dolichurus*. Мы не поместили этот вид в общий список из-за отсутствия имаго.

Несколько видов личинок пилильщиков были взяты с ольхи; по описанию один из видов был отнесен А. Н. Желоховцевым к роду *Nematinus*, представители которого также не отловлены. В 1974 г. на Красном Камне и на территории пос. Лабытнанги мы нашли на березе извилистой большое количество грязно-зеленых личинок с черными пятнами, принадлежащих, вероятно, роду *Croesus*. Имаго *Croesus* не были найдены. Поэтому мы полагаем, что в дальнейшем наш список пилильщиков будет значительно пополнен. Однако уже сейчас можно сделать определенные выводы.

Пилильщики составляют значительную часть общей фауны насекомых стационара, насчитывающей более 600 видов (Ольшванг, 1974). Почти все пилильщики относятся к семейству Tenthredinidae.

Абсолютное большинство их (39 видов из 52) принадлежит к подсемейству Nematinae, которое населяет северную полосу Америки и Евразии, не заходя далеко на юг, в высоких широтах северного полушария составляет основной контингент фауны пилильщиков (Кузнецов-Угамский, 1926, 1927; Benson, 1958). Nematinae богато видами: 35 из 39 относятся к трибе *Nematini*. Триба содержит около 700 ясных видов (Benson, 1974). Наиболее богат видами род *Amauronematus* (около 130 видов). В наших сборах это также самый представительный род — 12 видов.

Ивовые — одно из важнейших кормовых растений пилильщиков в северном полушарии: из 44 видов, кормовые растения которых известны, 28 связано с ивами. По литературным данным, из общего числа отловленных видов несколько связано с розоцветными (*Empria fletcheri*, *Cladius pallipes*, *Pamphilius hortorum*), злаками и осоками (виды рода *Dolerus*, *Pachynematus kirbyi*), лиственницей (*Lygeonematus laricicola* и *L. laricis*), березой (*Trichiosoma jakovleffi*, *Tenthredo olivacea*, *T. velox*,

Pristiphora cinctus), голубикой (*Lygeotus coactulus*, *L. carinatus*, *Pristiphora cinctus*, *Amauronematus reticulatus*) — с растениями, распространенными на территории стационара. Многие виды пилильщиков встречаются в исследуемом районе не на тех кормовых растениях, которые указаны в литературе, так как в тундре этих растений (клевер, осина, тополь) нет.

Нельзя не отметить, что большинство пилильщиков, найденных нами (34 вида из 46, распространение которых известно), относятся к широко распространенным в тундровой и лесной зоне (Кузнецов, 1938; Штакельберг, 1944; Чернов, 1963; Munroe, 1956; и др.). Эти виды заходят в тундру, оставаясь и там в пределах привычных для них местообитаний, так как прирусловые заросли кустарников в тундре экологически сходны с приречными ивовыми зарослями средней полосы. Только несколько видов пилильщиков найдено нами на настоящих тундровых участках, где тот же видовой состав ив, но резко другие экологические условия.

В процессе работы с ивовыми консорциями нам удалось найти (по присутствию личинок или характерных для них повреждений) 18 видов пилильщиков, являющихся членами этих консорций. Из них к группе листогрызущих относится 11 видов: *Trishiosoma jakovleffi*, *Pteronidea polaris*, *Amauronematus dalecarlicus*, *A. longiserra*, *A. sempersolis*, *A. neglectus*, *A. harpicola*, *A. compactus* и еще три вида рода *Amauronematus*, имаго которых не были выведены. Четыре вида рода *Pontania* образуют галлы на листьях, *Euura* повреждает почки, *Messa* минирует листья и *Pontopristia* обитает в сережках ивы. Наибольшее значение, несомненно, имеют листогрызущие пилильщики, а из них всего один вид — *Amauronematus harpicola*. Он доминировал среди пилильщиков на стационаре во все годы работы. Так, в 1971 г. во время сбора массовых материалов по личинкам пилильщиков 86% (530 экз. из 620) относились к этому виду; 10% (61 экз.) — к *Pteronidea polaris* и 3% (20 экз.) — к *Amauronematus compactus*. Другие виды листогрызущих пилильщиков встречались единично. В 1972 г. произошла смена субдоминантов. *Pteronidea polaris* стал редким, так что за весь сезон мы не смогли найти ни одного экземпляра, зато *Amauronematus compactus* встречался чаще.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Биологические особенности изучались в лабораторных садках, куда поодиночке помещались собранные личинки. Каждый день менялся корм, смачивалась подстилка и регистрировались все изменения. Садки содержались вне помещения. Наблюдения за личинками в садках дополняли природными наблюдениями.

Наиболее подробно была изучена биология массового вида пилильщиков *Amauronematus harpicola*. Имаго *A. harpicola* от-

рождаются в конце июня. Яйцевые трубочки самок, вскрытых сразу по отрождению, содержали зрелые яйца. В 1971 г. средняя плодовитость (вскрыто 15 экз.) была 31,0±2,7 яйца (с колебаниями от 20 до 40), в 1972 г. (24 экз.) — несколько выше, 42,0±4,5 яйца (с колебаниями от 14 до 56). Поскольку пилильщики отрождаются со зрелыми яйцами, они не нуждаются в дополнительном питании и сразу по вылете могут приступить к яйцекладке. В яичниках были и незрелые яйца, которые дозревают, видимо, при дополнительном питании. В это время находили пилильщиков на сережках ивы, где они и питались, и находили защиту от ветра и низких температур. В начале июля, в период яйцекладки, пилильщики также интенсивно питались на листьях ивы сладкими выделениями личинок медяниц.

Самки откладывают яйца в срединную жилку с нижней стороны молодых, не совсем распустившихся листьев ивы. Яйцо развивается в тканях листа около недели, что установлено при ежедневном осмотре яиц, найденных в момент откладки их в лист. Местонахождение яйца легко обнаруживалось на листе по побуревшему серповидному разрезу, сделанному яйцекладом самки. Чуть желтоватое яйцо, находимое в таком разрезе, имело длину ~2,2 и ширину ~0,5 *мм*. Отродившаяся личинка весила менее 0,1 *мг* и развивалась почти три недели (вторая половина июля — начало августа), достигая веса 20—25 *мг* (самец) или 35—40 *мг* (самка). За это время личинка проходит шесть возрастов. Во время первых двух бледно-желтая личинка живет между концевыми, еще не распустившимися листьями ивы. Три следующих возраста она проводит открыто. После пятой линьки личинка перестает питаться и уходит в подстилку, где плетет редкую колыбельку из рыжеватых грубых шелковых нитей. Для окукливания необходимо промораживание, поэтому стадию куколки пилильщик проходит весной. Она длится в среднем неделю, после чего отрождается имаго. Часть эонимф, не превращаясь в куколку, остается зимовать второй и третий раз.

В 1971 г. на отдельно стоящих кустах ивы высотой 50—150 *см* были проведены два суточных наблюдения за активностью личинок. Перед наблюдением отыскивали личинок (в первом наблюдении участвовало 30 личинок пилильщика, во втором — 25). Каждая личинка получала индивидуальный номер путем нанесения на тело в определенном порядке нескольких капель красителя двух цветов: красный — яркий густотертый лак для ногтей, и синий — бесцветный лак с добавлением метиленового синего красителя. Метка очень быстро высыхала и не влияла видимым образом на поведение личинки. К листу ивы с личинкой прикреплялась легкая этикетка с номером, соответствующим номеру личинки. В дальнейшем регистрация местонахождения личинки проводилась каждый час. Если во время очередной регистрации обнаруживалось, что личинка перебра-

лась в другое место, туда переносили и этикетку, измеряя при этом пройденный личинкой путь и отмечая его направление (вниз или вверх по побегу, на соседний лист, на другой побег и т. д.).

Как показали наблюдения, личинки пилильщика малоподвижны. Личинка третьего возраста все дни проводит на листе, которым питается. Даже прикасаясь к самой личинке, ее не всегда удается заставить покинуть ветку или хотя бы произвести защитные движения. Личинки четвертого и пятого возрастов более подвижны: около половины через сутки вообще исчезли с побега (либо уползли за его пределы, либо упали на землю), около трети личинок ушли с листа, где находились в начале наблюдения, но остались в пределах того же побега, пройдя за сутки путь в 5—30 *см*. И только около четверти личинок после суток наблюдения находились на том же листе, где были первоначально зарегистрированы.

В то время, когда личинки находятся на ветках ивы, их единственные враги — птицы и наездники. Покровительственная окраска, дополняемая малой подвижностью,— хорошая защита от птиц. Применяют они и отпугивающие движения: личинка резко закидывает заднюю часть тела над головой, принимая S-образную форму, и повторяет такие движения несколько раз подряд. Особенно активными такие отпугивающие движения должны быть у групповых видов — *Pteronidea polaris* и *Croesus*. Для того, чтобы вызвать их, часто достаточно прикоснуться даже к ветке, на которой личинка сидит. При сильном сотрясении ветки личинка падает на землю.

На небольшой дождь личинки не реагируют: не меняют своего положения и не прекращают питания. В сильный дождь ищут укрытия: обычно они перемещаются на нижние сторону или ребро того же листа, на котором питались, и сидят неподвижно. При почти постоянных в Приобской лесотундре ветрах крепко держатся на ветке и меньше реагируют на всякие ее сотрясения. Сильный ветер и дождь сбрасывают часть личинок на землю.

Биологические особенности других видов пилильщиков не удалось изучить так же детально, как *A. harpicola*. Можно указать лишь на самые общие их особенности и некоторые детали.

Имаго пилильщиков появляются на стационаре в конце июня. В это время на сережках ивы встречаются сразу пилильщики нескольких видов, а в первой декаде июля число их увеличивается до 10—15. Ни на одном цветущем растении стационара «Харп», кроме ивы, пилильщики не бывают так обильны. На Полярном Урале и «Хадыте» они многочисленны на смородине и валериане *Valeriana capitata*. Несколько видов, особенно *Tenthredo velox* и *T. olivacea*, постоянно встречаются в конце июля на цветущем дягиле. Эти виды летают до 10—15 августа.

Таблица 1

Сроки лета пилильщиков в Приобской лесотундре

Вид	Июнь	Июль			Август		
	20—30	1—10	11—20	21—31	1—10	11—20	21—31
Trichiosoma jakovleffi Knw.							
Dolerus yukonensis Nort.							
Tenthredo olivacea Kl.							
Tenthredo velox F.							
Cladius pallipes Lep.							
Pteronidea oligospilus Först.							
Pteronidea lientericus Holm.							
Euura mucronatus Htg.							
Lygeotus coactulus Ruthe.							
Lygeotus boreus Knv.							
Pachynematus kirkyi Dahlb.							
Amauronematus reticulatus Holm.							

Фенология лёта некоторых наиболее распространенных видов пилильщиков приведена в табл. 1.

Для пилильщиков обычен партеногенез. В более суровых условиях он встречается чаще, что сказывается в преобладании там самок (Вержуцкий, 1966). Однако у некоторых весьма распространенных видов — *Tenthredo velox*, *Dolerus yukonensis*, *Trichiosoma jakovleffi* — соотношение самцов и самок равно или близко 1 : 1. Отловлены самцы большинства других видов либо собрано так мало экземпляров, что невозможно судить о преобладании одного из полов в природе. Отсутствие в наших сборах самцов видов *Pteronidea lientericus* и *Amauronematus reticulatus* не случайно. Видимо, самцы этих видов в природе редки или отсутствуют, и самки частично или полностью размножаются партеногенетически.

Общая особенность пилильщиков изучаемого района — их низкая плодовитость. У вскрытых в 1971 и 1972 гг. самок *Pontania* sp., *Pontopristia* sp. и *Pteronidea oligospilus* не обнаруживали больше 25 яиц. У пилильщика *Amauronematus compactus* (вскрыто 2 экз.) обнаружено 38 и 41 яйцо. На малую плодовитость пилильщиков северных районов указывают многие авторы (Вержуцкий, 1966; Kontuniemi, 1951; Neilson, 1958, и др.). В средней полосе у близких видов плодовитость почти вдвое выше.

Несмотря на меньшую продолжительность вегетационного сезона и более низкие среднесуточные температуры, личинки большинства пилильщиков, с которыми мы работали, заканчивают развитие за один вегетационный сезон. Только *Trichiosoma jakovleffi* имеет двухгодичную генерацию. Место зимовки (и окукливания) личинки — обычно моховая дернина и подстилка.

Заканчивая питание, личинка покидает кормовое растение и выбирает места с плотным моховым покровом, не заливаемые весенней водой. Несколько раз мы видели, как личинки из трибы *Nematini* плетут коконы на листьях ивы; после листопада они оказываются в подстилке. И лишь *Trichiosoma jakovleffi* плетет коконы на нижних ветках кустарников (ивы и карликовой березки), зимой оказываясь в толще снегового покрова. В июне-июле после прохождения кратковременной стадии куколки отрождается имаго. Часть особей зимует до окукливания два раза и более; это способствует сохранению популяции, если условия в течение следующего лета окажутся неблагоприятными для вида. Эта неопределенная продолжительность стадии эонимфы совместно с изменяющимися год от года погодными условиями создают в различные годы различные картины населения пилильщиков, так что весьма многочисленный вид на два-три года становится неуловимым для наблюдателя.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ПИЛИЛЬЩИКОВ И ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ СМЕРТНОСТИ

Определение численности личинок пилильщиков проводили в течение четырех сезонов на четырех стационарных площадках, две из которых были выбраны в тундровых и две — в кустарниковых сообществах. Раз в 4—5 дней с каждой площадки брали 10 проб, срезая все облиствленные побеги ивы на квадратах размером 1×1 *м* на тундровых участках и 1/2×1/2 *м* — на кустарниковых. Срезанные побеги помещали в полиэтиленовые пакеты; в лаборатории разбирали пробы и на торзионных весах взвешивали обнаруженных насекомых. За 1970—1972 гг. было взято 938 проб растительности.

Весной (в конце июня) и осенью (в конце августа) брали пробы моховой дернины и подстилки для определения численности личинок пилильщиков, ушедших на зимовку. С каждой площадки при этом брали 10 или 16 проб биоценометром со стороной квадрата 25 *см*. Всего за три года взято 298 проб.

Поскольку все известные нам методы учета численности имаго пилильщиков в той или иной мере относительные, мы определяли ее по числу куколок в коконах весной, до начала вылета имаго.

При всех этих исследованиях пилильщики брались целиком как группа (без дифференциации на виды), а известно, что основу группы составлял один вид.

Взрослые особи пилильщиков появляются на побегах ивы еще до полного распускания ее листьев, а единичные личинки — одновременно с полным распусканием первых листьев. Уже через 7—10 дней их численность достигает максимума. В тундре наивысшая численность зарегистрирована в 1971 г. (до 6,7 осо-

би на 1 $м^2$, в кустарнике — до 33 особей). Пик биомассы совпадает или почти совпадает с пиком численности. Биомасса пилильщиков доходила до 27 $мг/м^2$, в кустарнике — до 320 $мг/м^2$. Следующие две недели численность и биомасса личинок пилильщиков на кустах уменьшается и к августу падает до незначительного уровня, на котором и держится весь месяц. Спад объясняется как гибелью личинок, так и уходом взрослых личинок в подстилку на зимовку. До ухода в подстилку гибнет 65% от численности молодых личинок на растениях.

Остальные 35% личинок спускаются в подстилку и в стадии эонимфы проводят в коконе осень и зиму. За это время 80% их гибнет от разных причин, так что только 20% (или 7% от первоначального количества молодых личинок на растениях) превращаются в имаго.

В 1971 г. на одной из кустарниковых площадок мы зарегистрировали наивысшую численность личинок (бывших тогда в большинстве в первом — втором возрастах), 20 экз. на 1 $м^2$. 13 из них погибло на растениях, семь спустилось в подстилку, где к весне погибло еще 5,5 экз. на 1 $м^2$. Оставшиеся 1,5 экз. превратились в имаго; при соотношении полов 2 : 1 весной 1972 г. осталась примерно 1 самка на 1 $м^2$. При средней плодовитости 40 яиц на самку можно было зарегистрировать численность молодых личинок около 40 особей на 1 $м^2$. На самом деле наблюдалась более низкая плотность (почти вдвое). Это свидетельствует о том, что часть яиц гибнет, также как и часть самок, не реализовав средней плодовитости.

Общий ход изменения численности и биомассы личинок пилильщиков был сходным во все годы изучения. Однако в 1971 г. личинки появились по календарным срокам на 4—5 дней раньше, а в 1972 г.— на 11—12 дней раньше, чем в 1970 г., что связано с более ранним наступлением устойчивой теплой погоды и распусканием листьев ивы. Численность личинок значительно колебалась по годам:

	1970 г.	1971 г.	1972 г.
Биомасса, $мг/м^2$	196	142	24
Численность, экз. на 1 $м^2$.	32	22	11

В 1972 г. личинки в относительно большом количестве гибли при более низком среднем весе, чем в 1970 и 1971 гг.

Нам удалось проследить за действием различных факторов смертности на имаго, личинок, эонимф и куколок пилильщиков. Роль некоторых была оценена количественно.

Важнейшие враги имаго пилильщиков — пауки, хищные мухи *Rhagio* и птицы. Мы не раз встречали пилильщиков в сетях крестовиков. Очевидно, некоторую роль в гибели имаго играют и бродячие пауки семейства Lycosidae. Часто встречаются пи-

лильщики и в корме птиц (Рыжановский, Ольшванг, 1974). На личинок при их жизни на растениях могут губительно действовать следующие факторы: неподходящие кормовые и температурные условия, сильные ливни, хищники (птицы, хищные насекомые и пауки), паразиты и болезни.

Основная причина гибели личинок в первом — втором возрастах — неподходящие кормовые условия. Личинкам пилильщиков в первых возрастах требуется корм вполне определенного химического состава, богатый водой и белками. При питании зрелым листом их смертность высока (Кожанчиков, 1947, 1949; Кононова, 1964; Рафес, 1968; Mansingh, 1972), тогда как личинки старших возрастов питаются зрелым листом вполне нормально. Можно косвенно судить об изменении химического состава листьев по изменению их влажности, которая в начале сезона 1972 г. была такой же, как в конце 1971 г. К тому же, в 1972 г. больше сказалось отставание фенологии личинок от фенологии их кормового растения. Все это привело к большему несоответствию между требованиями личинок к составу корма и его качествами и к гибели молодых личинок в большом количестве.

В 1970 г. наблюдалась большая гибель личинок пилильщиков от ливневого дождя с градом. В 1972 г. была определена численность личинок до и после сильного дождя, продолжавшегося два дня (24 и 25 июля), которая тогда уже была невысокой.

В средних широтах пилильщики не являются излюбленным кормом воробьиных птиц (Королькова, 1963; Prop, 1960). Однако они могут оказаться основным кормом для птенцов, так как в этом случае важна массовость данного вида корма (Иноземцев, 1961; Королькова, 1963). В условиях стационара «Харп» мы установили, что птицы добывают 44% личинок в тундровых сообществах и 28% — в кустарнике. Поскольку численность личинок в тундре ниже, чем в кустарнике, там биомасса в три (и больше) раза меньше, хотя относительная нагрузка в кустарнике меньше, чем в тундре.

Среди паразитов пилильщиков в литературе называют перепончатокрылых и двукрылых. В 1971 г. для определения зараженности мы собрали 200 личинок с кустов ивы (она составила 14%). Отродились только паразиты — ихневмониды подсемейства Scolobatinae.

Когда личинки спускаются в подстилку, главную роль в их гибели, согласно литературным данным, начинают играть другие факторы: повышенная сухость и температура подстилки, затопление коконов при весеннем половодье, хищники (насекомоядные и мелкие грызуны, насекомые), паразиты и болезни.

Воздействие повышенной сухости и температуры подстилки на эонимф и куколок пилильщиков в коконах мы не изучали. Известно, что эонимфы в большом числе гибнут при затоплении

коконов в подстилке (Drooz, 1956; Graham, Satterlung, 1959). При уходе на зимовку личинки избегают понижений микрорельефа, концентрируясь в моховой подстилке на возвышенных участках, не затопляемых при весеннем половодье. Однако несколько садков, оставленных нами в тундре, были заполнены талой водой. Она не могла вытечь из садков, так что эонимфы находились под водой по крайней мере в течение двух недель. Из 60 личинок в садке вывелось 12 взрослых пилильщиков, т. е. 20%, а другие погибли не от затопления непосредственно, а от грибкового заболевания.

Из хищных насекомых в изучаемом районе врагами пилильщиков в подстилке могли бы быть личинки мягкотелок, жужелицы и муравьи; последние, однако, малочисленны. Неоднократно приходилось наблюдать, как крупные и средние особи жужелиц и личинки мягкотелок *Podabrus lapponicus* питаются эонимфами пилильщиков в колыбельках.

В садках была зарегистрирована большая гибель эонимф от грибкового заболевания. Однако в природе она не была бы, вероятно, такой высокой, так как там не создавалось скученности личинок. Определить процент заражения личинок в природе мы не могли, так как основной вид *A. harpicola* не делает настоящего кокона, а лишь плетет редкую колыбельку, найти в подстилке остатки погибшей от грибкового заболевания личинки невозможно. Две личинки из 200, собранных нами для определения зараженности, погибли, по-видимому, от вирусного заболевания.

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ПОТРЕБНОСТИ ПИЛИЛЬЩИКОВ

Энергетические потребности личинок массового вида *A. harpicola* изучали в лабораторных садках. Ежедневно определяли количество съеденной пищи (измеряли выеденное отверстие с помощью миллиметровки и затем площадь переводили в весовые единицы). Ежедневно взвешивали личинку и выделенные ею экскременты. Таким образом, имели данные по суточному потреблению корма личинкой (в 1971 г. получено 43, в 1972 г.— 92 данных). В 1971 г. ставили также полевые опыты по изучению энергетики личинок, когда они содержались в садках из мельничного газа прямо на кустах ивы в природе. В этих опытах трудно собирать экскременты, поэтому нельзя вычислить весь энергетический баланс; однако этот метод вполне пригоден для определения важнейшего показателя — потребления пищи на единицу прироста. Опыт длился два-три дня, после чего побег срезали и определяли прирост личинки и количество съеденного ею корма так же, как и в лабораторных условиях.

Для работ по энергетике было найдено содержание сухого вещества в теле личинок и их корме — листьях ивы мохнатой. Содержание воды в теле личинок пятого возраста оказалось

Таблица 2

Потребление пищи личинками и изменение их веса по возрастам

Возраст	Сырой вес, *мг*		Потребление пищи			
	в начале возраста	в конце возраста	сырой вес, *мг*	сухой вес, *мг*	*кал*	% от общего потребления
I	0,1	0,8	2,84	1,00	4,64	2,5
II	0,8	2,4	4,83	1,70	7,91	4,2
III	2,4	5,0	7,77	2,74	12,73	6,8
IV	5,0	12,5	23,25	8,19	38,08	20,5
V	12,5	25,0	75,03	26,42	122,85	66,0
VI						
Всего . .	0,1	25,0	113,72	40,05	186,21	100,0

равным 75%, в листьях ивы оно уменьшается к концу сезона (от 65 до 61,3%). Определялась калорийность тела взрослых личинок, их экскрементов и листьев ивы. Эти величины соответственно равны 5,53; 4,50; 4,64 *ккал* на 1 *г* абсолютно сухого вещества. Используя эти цифры, мы выразили в единицах калорийности все результаты опытов, полученные первоначально в сыром весе.

Прежде всего, нами были определены данные по потреблению корма личинками за каждый возраст и весь период развития (табл. 2).

Кроме общего потребления корма и по возрастам, были получены данные по потреблению корма за сутки. В среднем личинка за сутки в четвертом — пятом возрастах съедает количество пищи, по весу равное 87±7,5% собственного веса тела. Эти данные близки к данным Качмарека (Kaszmarek, 1967), который принимает, что вес корма, поглощенного в день активными листогрызущими насекомыми, составляет примерно 0,75 веса их тела. По сравнению с предпоследним, в последнем возрасте потребление уменьшается (табл. 3). Различия достоверны, критерий $t=3{,}14$. Это подтверждает общее правило: более крупные животные расходуют меньше энергии на единицу веса тела, чем более мелкие.

В 1971 г. у личинок был определен полный энергетический баланс. В уравнении $C=P+R+F$, где C — количество съеденного корма, P — продукция, R — затраты на метаболизм и F — экскременты, были экспериментально определены все величины, кроме R. Ее находили по уравнению. Личинки потребили в среднем 15,60 *кал* в сутки, причем на прирост пошло 3,32 *кал* (21,3%) и выведено с экскрементами 7,70 *кал* (49,3%). Таким образом, на метаболизм было израсходовано 4,58 *кал* (29,4% от энергии корма).

Таблица 3

Сравнительное потребление корма личинками в разных возрастах

№ личинки	Потребление корма			
	% к весу тела за сутки		*г* на 1 *г* прироста (сырой вес)	
	IV возраст	V возраст	IV возраст	V возраст
1	118	75	3,00	8,16
2	100	50	4,21	6,43
3	127	97	2,05	5,72
4	110	68	2,85	3,57
5	82	48	3,52	6,21
6	129	97	3,02	6,02
Среднее . .	111±8,7	72±8,9	3,11±0,29	6,02±0,60

Коэффициент усвоения пищи, или коэффициент ассимиляции $(P+R)/C$, составляет у личинок практически 50%. У пилильщика *Dineura viridi dorsata* на березе извилистой он достигает лишь 23,5% (Haukioja, 1973), у красноголового пилильщика-ткача на сосне — 33% (Ляшенко, 1971). Лишь у отдельных насекомых он приближается к уровню, найденному нами; например, у колорадского жука 45% (Chlodny и др., 1967).

Второй очень важный показатель — коэффициент использования усвоенной пищи на рост $P/(P+R)$ — составляет около 43%. Качмарек (Kaszmarek, 1967) считал, что у грызущих фитофагов он равен в среднем 33%, однако другие исследователи находят его более высоким. Из обзора литературы видно, что он колеблется от 45 (Schroder, 1972) до 78% (Радкевич, 1967). Так что данные, полученные нами, невысокие.

Третий показатель — коэффициент использования съеденной пищи на рост P/C — равен 21%. Он находится в пределах средних литературных данных, которые колеблются от 11% у непарного шелкопряда на дубе (Ильинский, 1959) до 28% — у колорадского жука (Chlodny и др., 1967).

Последний показатель часто выражают в другой форме, C/P, т. е. в количестве пищи, истраченном для получения единицы прироста. Этот показатель удобней для расчетов потребления корма в сообществе. При многократном определении этого показателя в лабораторных и полевых условиях мы получили следующие результаты: личинки пилильщика старших возрастов потребляют от 3,30 до 4,60 *г* листьев ивы на 1 *г* прироста (сырой вес), от 5,00 до 7,00 *г* на 1 *г* (сухой вес), или от 4,50 до 5,86 *ккал* на 1 *ккал*. Карн (Carne, 1962) для *Perga affinis* на эвкалипте указывал потребление 4,6 *г* листьев на 1 *г* прироста, Сарингер (Saringer, 1961) для *Athalia glabrifrons* на гор-

чице — 6,1 *г* листьев на 1 *г* прироста, для *Dineura viridodorsata* на березе извилистой — 8,3 *г* на 1 *г* прироста (в сухом весе; Haukioja, 1973). Найденный нами показатель можно считать низким. При этом (см. табл. 3) в последнем возрасте он выше, чем в предпоследнем, так что более крупные личинки используют корм менее экономно.

Особенно интересно сравнить наш вид *A. harpicola* с другим северным видом пилильщика, *Dineura viridiдorsata* (Haukioja, 1973) из северной Финляндии. Личинки этого вида так же, как *A. harpicola*, вырастают с 0,1 до 25,0 *мг*. Общее количество потребленного корма в сухом весе 50 и 40 *мг*. Но при этом личинка *D. viridiдorsata* питается в среднем 70 дней, тогда как *A. harpicola* 20. Взрослая личинка *A. harpicola* потребляет в день около 5,5 *мг* корма (сухой вес), а такая же личинка *D. viridiдorsata* — всего лишь 1,7 *мг*. Малая интенсивность обменных процессов и низкий коэффициент усвоения (около 23,5 вместо 50%) приводят к тому, что личинка *D. viridiдorsata* увеличивается (при допущении равномерного увеличения) каждый день в 1,08 раза, тогда как личинка *A. harpicola* — в 1,32 раза. Несомненно, этот вид более приспособлен к условиям севера, так как краткий вегетационный сезон и еще более краткий период наиболее благоприятных температур требуют быстрого развития личинки.

РОЛЬ ПИЛИЛЬЩИКОВ В ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Для того чтобы оценить роль какой-то группы животных-фитофагов в биогеоценозе, определяющуюся прежде всего ее влиянием на растения, необходимо знать пищевые потребности этой группы. Их можно рассчитать, зная численность животных (или создаваемую ими продукцию) и энергетические потребности отдельной особи. Мы вычисляли фитомассу, изъятую личинками с единицы площади, используя данные по продукции, которую они создают на этой площади, и по количеству корма, которое требуется им для создания единицы продукции.

Данные по энергетике мы получали непосредственно из опытов, а продукцию рассчитывали по данным численности и биомассы. Она определялась как сумма биомасс, создаваемых за сезон выжившими и погибшими особями популяции. При этом допускалась равномерная гибель особей в промежутках между взятиями проб и равномерное возрастание среднего веса особи. Биомассу листьев ивы, съеденную пилильщиками, подсчитывали, перемножая их продукцию на количество корма, которое идет на создание единицы продукции (табл. 4).

Чтобы оценить влияние пилильщиков на растительность, были измерены запасы их корма — листьев ивы. Определение биомассы листьев проводилось в конце сезона, перед их опадением. В разные годы и на разных тундровых участках она колебалась

Таблица 4

Продукция пилильщиков и потреблённая ими биомасса листьев ивы на учетных площадках

Продукция	Тундра						Кустарник				
	Площадка 1			Площадка 2			Площадка 3			Площадка 4	
	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1971 г.	1972 г.
Продукция пилильщиков											
Сырой вес, *г/м²*	0,06	0,05	0,06	0,06	0,07	—	0,52	0,44	0,09	0,90	0,46
Сухой вес, *г/м²*	0,01	0,01	0,01	0,02	0,02	—	0,13	0,11	0,02	0,22	0,11
Калорийность, *ккал/м²*	0,08	0,06	0,08	0,09	0,10	—	0,72	0,61	0,12	1,25	0,64
Отношение к общей биомассе листьев ивы, %	0,32	0,22	0,21	0,20	0,20	—	0,46	0,27	0,04	0,22	0,11
Среднее, %	0,25			0,20			0,28			0,17	
Биомасса											
Сырой вес, *г/м²*	0,24	0,20	0,24	0,24	0,28	—	2,05	1,74	0,35	3,55	1,81
Сухой вес, *г/м²*	0,06	0,04	0,06	0,06	0,07	—	0,68	0,58	0,12	1,18	0,60
Калорийность, *ккал/м²*	0,28	0,19	0,28	0,28	0,33	—	3,16	2,70	0,56	5,47	2,80
Отношение к общей биомассе, %	1,2	0,6	0,7	0,7	0,7	—	2,0	1,2	0,1	1,0	0,3
Среднее, %	0,8			0,5			1,1			0,7	

от 12,7 до 28,6 *г/м*^{2} сырого вещества, а на кустарниковых — от 83,5 до 308,5 *г/м*^{2}. Значит, личинки пилильщика потребляют в среднем от 0,5 до 1,1% биомассы листьев. Эти цифры сопоставимы со многими данными по потреблению листьев отдельными обычными видами фитофагов в лесных экосистемах (Funke, 1971; Smith, 1972; Haukioja, 1973; Lohm, 1974). При этом 0,17—0,28% первичной продукции листьев идет на создание личинками пилильщиков их собственной продукции. Пилильщики создают примерно одинаковую продукцию (и соответственно потребляют одинаковый процент листвы) на тундровых и кустарниковых площадках. В то же время суммарное потребление листвы в кустарнике в 3—4 раза больше, чем в тундре, главным образом за счет личинок листоеда *Phytodecta pallidus*.

При небольшом среднем уровне потребления листвы ивы личинками пилильщиков оно значительно различалось как по годам, так и в разных частях территории стационара. В 1971 г. на стационаре «Харп» приходилось наблюдать отдельные кусты ивы, на которых листва была объедена почти целиком. Иногда с кустов площадью кроны всего $^1/_4$ *м*^{2} и высотой 0,7 *м* снимали по 40—50 личинок пилильщика *A. harpicola*. Создается впечатление, что в тундре пилильщики функционально занимают место, принадлежащее в лесах средней полосы чешуекрылым, которые очень немногочисленны на ивах в тундре и лишь местами встречаются в количестве до одного экземпляра на 1 *м*^{2} (некоторые листовертки). Поэтому они практически не имеют значения в качестве потребителей зеленой массы растений.

ЛИТЕРАТУРА

Вержуцкий Б. Н. Пилильщики Прибайкалья. М., «Наука», 1966.

Ильинский А. И. Непарный шелкопряд и меры борьбы с ним. М., Гослесбумиздат, 1959.

Иноземцев А. А. Питание насекомоядных птиц в лесу и их воздействие на насекомых. Автореф. канд. дисс. М., 1961.

Кожанчиков И. В. Значение возрастных изменений листьев дуба в питании гусениц *Antheraea pernyi* (*Insecta*, Attacidae).— Докл. АН СССР, 1947, т. 57, № 1.

Кожанчиков И. В. Значение сезонных изменений листьев кормовых растений в развитии непарного шелкопряда.— Там же, 1949, т. 66, № 6.

Кононова Н. Э. Выживаемость листогрызущих вредителей в зависимости от состояния растений.— Зоол. ж., 1964, т. 43, вып. 1.

Королькова Г. Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1938, т. 5, вып. 1.

Кузнецов-Угамский Н. Н. Этюды по зоогеографии Tenthredinoidea. Бюлл. Среднеазиат. ун-та, 1926, № 13, 14; 1927, № 15.

Ляшенко Н. И. Биология красноголового ткача в условиях лесостепной зоны.— Труды Моск. лесотехн. ин-та, 1971, вып. 38.

Медведев Л. Н., Чернов Ю. И. Новый вид листоеда рода *Chrysomela* (*Coleoptera*, Chrysomelidae) — важный компонент биоценозов Таймыра.— Зоол. ж., 1969, т. 48, вып. 4.
Ольшванг В. Н. Итоги количественного изучения мезофауны членистоногих на стационаре «Харп».— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 41. Свердловск. 1974.
Панфилов Д. В. Географическое распространение функционально-биоценотических групп насекомых на территории СССР.— Зональные особенности населения наземных животных. М., «Наука», 1966.
Радкевич В. А. Связь насекомых-фитофагов с кормовыми растениями как форма межвидовых отношений.— Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 7.
Рафес П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М., «Наука», 1968.
Рыжановский В. Н., Ольшванг В. Н. Питание птенцов лугового и краснозобого коньков в условиях Субарктики.— Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1974, т. 88.
Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин.— Труды Кольской базы им. С. М. Кирова АН СССР, 1936, вып. 3.
Чернов Ю. И. Материалы по фауне сирфид (*Diptera*, Syrphidae) тундровой зоны.— Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, Зоология, 1963, т. 126, вып. 6.
Штакельберг А. А. Фауна двукрылых восточного сектора арктической Сибири и ее происхождение.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1944, № 5.
Benes K. Galls and larvae of the european species of genera Phyllocolpa and Pontania (*Hymenoptera*, Tenthredinidae). Acta entomol. bohemoslovaca, 1968, t. 65, N 2.
Benson R. B. British sawfly galls of the genus Nematus (*Pontania*) on Salix (*Hymenoptera*, Tenthredinidae). — I. Soc. Brit. Entomol., 1954, vol. 4. N 9.
Benson R. B. Handbook for the identification of British insects. Hymenoptera. Part. 2(b), (c). *Symphyta* — Tenthredinidae, 1958, vol. 6.
Benson R. B. Hostplant relationship as a taxonomic character in sawflies (*Hymenoptera*, *Symphyta*) — Proc. 13 — nth Congr. Entomol., London, 1974.
Carne P. B. The characteristics and behavior of the sawfly Perga affinis. Aust. J. Zool., 10, 1962.
Chlodny J., Gromadzka J., Trojan P. Energetic budget of development of the Colorado beetle, Leptinotarsa decemlineata Say. (Col., Chrysomelidae). — Bull. L'Academie Polonaise Sciences, Ser. Sci. Biol., 1967, vol. 15, N 12.
Drooz A. T. The larch sawfly. Forest Pest Leafl. U. S. Dep. Agric., 1956, vol. 8.
Downes J. A. What is an Arctic Insect? — Canad. Entomol., 1962, vol. 94, 2.
Downes J. A. Arctic insects and their environment. — Там же, 1964, vol. 96, 2.
Downes J. A. Adaptation of insects in the arctic. — Ann. Rev. Entomol., 1965, vol. 10.
Funke W. Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. — Ecol. Stud., 1971, vol. 2.
Graham S. A., Satterlung D. R. Weather, water levels and larch sawfly cocoons. — Forest Sci., 1959, vol. 5, N 1.
Haukioja E. Weight development, consumption and egection of Dineura viridiдorsata (Hym., Tentredinidae) larvae. — Turun yliopiston julk., Ser. A II, 1973, vol. 53.
Kaszmarek W. Elements of organisation in the energy flow of forest ecosystems (preliminary notes). — Secondary productivity terrestrial ecosystems, 1967, vol. II.
Kontuniemi F. Zur Kenntnis des Lebenszyklus der Sägewespen (Hym., Symphyta) in Finnlands. — Acta Enthomol. Fennica, 1951, vol. 106.

Lohm U. Available food and energy flow through a larval population of Phytodecta pallidus L. — Fil. kand., Univ. Uppsala, 1974.
Mansingh A. Developmental response of Antheraea pernyi to seasonal changes in oak leaves from two localities.— J. Insect. Physiol., 1972, vol. 18, N 7.
Munroe E. Canadaas an environment for insect life. — Canad. Entomol., 1956, vol. 88, N 3.
Neilson W. F. Notes on life-histories of sawflies (*Hymenoptera*, Tenthredinidae), common in low-blueberry fields in New Brunswick. Canad. Entomol., 1958, vol. 90, N 4.
Oliver D. R., Corbet P. S., Downes J. A. Studes on Arctic insects: the Lake Hazen Project. — Там же, 1964, vol. 96, N 1—2.
Prop N. Protection against birds and parasites in some species of tenthredinid larvae. — Arch. Neerl. Zool., 1960, vol. 13, N 3.
Saringer G. Beiträge zur Kenntnis des Nahrungsverbrauches der Larven von Athalia glabricolles Thoms. Nëvenydelni Kitato Jutèzet Evkönyve. — Jb. ungarischen Forschungsinstitutes Pflanzenschutz, 1961, vol. 111.
Schroeder L. Energy budget of cecropia moth, Platysamia cecropia (lepidoptera: Saturniidae), fed lilac leaves. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2.
Smith P. H. The energy relations of defoliating insects in a hazel coppice. — J. Animal. Ecol., 1972, vol. 41, N 3.

В. К. РЯБИЦЕВ

ПРОДУКТИВНОСТЬ И ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ПЛОТНОСТИ ГНЕЗДОВАНИЯ И ЧИСЛЕННОСТИ ПТИЦ НА ЮЖНОМ ЯМАЛЕ

Среди факторов, определяющих динамику численности популяции, важнейшими являются рождаемость и смертность (Лэк, 1957). Нами проведено исследование смертности яиц и птенцов, выяснены причины их гибели. Это дает возможность оценить выживаемость птиц в начальный период их жизни и выявить факторы, влияющие на прирост популяции.

Мы стремились выяснить, является ли территориальное поведение птиц Южного Ямала механизмом, обеспечивающим их равномерное распределение по местообитаниям, или это регулятор, «работающий» на уровне популяций. Изучались и особенности территориального поведения отдельных видов.

Для выяснения возможности вытеснения одного вида другим из совместных местообитаний исследовались межвидовые территориальные отношения. Все наблюдения велись параллельно, с одновременным контролем за изменением плотности гнездования птиц в одном районе на протяжении ряда лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в течение четырех полевых сезонов с 1970 по 1973 г. на стационаре «Хадыта» (Южный Ямал). Дополнительно использованы данные по эффективности размножения птиц, собранные в 1974 г. на Среднем Ямале, в 40 *км* к северо-западу от пос. мыс Каменный на р. Нурма-Яха.

Под наблюдением находились гнезда птиц в кустарниковой тундре и в пойменном лесу, найденные в период яйцекладки и в начале насиживания (до вылета птенцов или до гибели яиц или птенцов). Гнезда проверялись один раз в 2—3 дня, перед вылетом птенцов — ежедневно.

Нами исследовано 350 гнезд (из них воробьиных 260), в которых к началу насиживания было 1790 яиц. В 1973 г. раскопано около 20 заведомо разоренных гнезд в колонии ласточек-береговушек для выяснения причин их гибели.

Территориальное поведение птиц разных систематических

групп изучалось в естественной обстановке. Фиксировались все случаи внутривидовых и межвидовых столкновений.

Агрессивность птиц изучалась путем подстановки чучел на индивидуальных территориях самцов и у гнезд. В период выкармливания птенцов многократно проводились подстановки зеркала у гнезда, чтобы птица, прилетевшая с кормом, видела свое отражение. Чучела в начале гнездового периода выставлялись на токовой территории самца, начиная с насиживания, в 5 *м* от гнезда. Это расстояние было принято как стандартное, хотя удаление чучела от гнезда на 10 *м* и приближение его на расстояние 1 *м* не изменяло результата опыта. Однозначный агрессивный ответ на пять подстановок рассматривался нами как стойкая агрессивная реакция. Путем подстановки чучел (более 400) изучена агрессивность 11 видов воробьиных. Проведено 80 подстановок зеркала у гнезд семи видов воробьиных. Во время этих опытов, а также в процессе наблюдений в естественной обстановке фиксировались элементы демонстративного и агрессивного поведения птиц путем зарисовки поз. Наблюдения велись из небольших брезентовых палаток, которые выставлялись у гнезд за 1—2 дня до опытов.

Одним из основных методов изучения территориального поведения было картирование токовой территории самцов, которая у неколониальных воробьиных является и защищаемым участком, "defended area", или территорией, "territory", в классическом смысле (Howard, 1920; Nice, 1941; Hinde, 1956). Изучались кормовые участки воробьиных в период выкармливания птенцов. Для этого использовался предварительно вычерченный план местности, масштабом 1 : 2000.

Часть птиц была помечена цветными кольцами. Всего закартировано 74 токовых территории 11 видов и 30 кормовых участков четырех видов воробьиных.

Для выяснения пространственной структуры популяций проводили также разовые картирования. Для этого в процессе проведения маршрутных учетов отмечались показания шагомера при встрече каждой пары птиц. Эта методика учета была нами проверена на постоянном маршруте 3,5 *км* в тундре: проведен пятикратный учет с нанесением на схему каждой беспокоящейся пары птиц. Учет проводился в разное время суток. Выяснилось, что в любое время, кроме ночных часов (с 21—22 до 2—3 *час*), на проходящего по тундре учетчика реагируют одни и те же пары поморников, золотистых ржанок, средних кроншнепов, малых веретенников, желтых трясогузок, краснозобых коньков, лапландских подорожников.

Этот же способ использовался для оценки общей плотности птиц в тундре. Учеты проводились с 1970 по 1973 г. (всего свыше 100 *км*) в конце июня — начале июля, т. е. в утренние или дневные часы, т. е. когда воробьиные сидели на гнездах или выкармливали птенцов; у остальных птиц это было время на-

сиживания. Ширина учетной полосы была разной: для воробьиных (желтая и желтоголовая трясогузки, лапландский подорожник) — 100 *м*, для крупных куликов — 400 *м*, для чаек, крачек и поморников — 500 *м*. Для некоторых видов (белая куропатка, турухтан, круглоносый плавунчик) в течение периода насиживания ширина полосы устанавливалась при каждом учете опытным путем, так как этим птицам свойственно непостоянство реакции на учетчика. Проведение учетов на дифференцированной полосе позволяет рассчитать плотность птиц разных размеров и систематических групп (Доброхотов, 1962; Равкин, Рудков, 1962; Измайлов и др., 1972; Зубцовский, Рябицев, 1973; и др.). Однако маршрутные учеты не исключают в оценке плотности ошибок, которые могут произойти из-за относительной приблизительности определения ширины учетной полосы, непостоянства поведения птиц в зависимости от погоды и других факторов, неравномерности их распределения. Поскольку мы использовали результаты учетов в основном для выяснения изменений плотности гнездования птиц за четыре года, возможная ошибка в определении ширины учетной полосы не должна сказываться на наших выводах. Мы не сравнивали данные по плотности гнездования в тундре в разные годы относительно редких птиц и тех видов, для которых ширина учетной полосы была непостоянной.

Наиболее достоверные сведения о плотности птиц дает абсолютный учет всех гнездящихся пар на пробной площадке (Terres, 1962; Рогачева, 1963; Williamson, 1964; Bell и др., 1973 и др.). Для учета воробьиных было закартировано два участка в окрестностях «Хадыты»: в пойменном лесу — 13 и в тундре — 77 *га*. В течение трех лет (с 1971 по 1973 г.) площадки находились под наблюдением в течение всего гнездового периода.

ОРНИТОФАУНА СТАЦИОНАРА «ХАДЫТА»

На основании наших четырехлетних исследований и по данным зоологов, работавших в нашем районе в предыдущие годы (Шварц, Добринский, 1966; Добринский, 1965, 1970), составлен список птиц окрестностей стационара «Хадыта» (табл. 1).

Эффективность размножения. Эффективность или успешность размножения птиц — важный фактор, определяющий прирост популяции (Лэк, 1957). Наблюдение за гнездами на протяжении четырех лет позволило нам дополнить немногочисленные данные.

Успешность инкубации у белой куропатки в Субарктике составляет от 63 до 92% (Михеев, 1948; Bergerud, 1970; Павлов, 1972; Myrberget, 1972). Яйца гибнут в основном от хищников (Weeden, Theberge, 1972).

Таблица 1

Список птиц, гнездящихся в окрестностях стационара «Хадыта» *

№ п. п.	Вид	Тундра	Пойма реки
1	Чернозобая гагара *Gavia arctica*	об.	об.
2	Красношейная поганка *Podiceps auritus*	—	о.р.
3	Лебедь-кликун *Cygnus cygnus*	об.	об.
4	Белолобый гусь *Anser albifrons*	о.р.	—
5	Пискулька *A. erythropus*	о.р.	—
6	Гуменник *A. fabalis*	о.р.	—
7	Чирок-свистунок *Anas crecca*	об.	об.
8	Свиязь *A. penelope*	—	р.
9	Шилохвость *A. acuta*	об.	об.
10	Хохлатая чернеть *Aythya fuligula*	—	р.
11	Морская чернеть *A. marila*	р.	р.
12	Черный турпан *Melanitta fusca*	р.	р.
13	Синьга *M. nigra*	об.	об.
14	Морянка *Clagula hyemalis*	об.	об.
15	Гоголь *Bucephala clangula*	—	р.
16	Длинноносый крохаль *Mergus serrator*	о.р.	о.р.
17	Луток *M. albellus*	—	р.
18	Орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla*	—	об.
19	Мохноногий канюк *Buteo lagopus*	об.	об.
20	Ястреб-тетеревятник *Accipiter gentilis*	—	р.
21	Дербник *Falco columbarius*	р.	р.
22	Сапсан *F. peregrinus*	р.	р.
23	Кречет *F. gyrfalco*	—	о.р.
24	Белая куропатка *Lagopus lagopus*	об.	—
25	Золотистая ржанка *Pluvialis apricaria*	об.	—
26	Галстучник *Charadrius hiaticula*	о.р.	—
27	Фифи *Tringa glareola*	об.	об.
28	Щеголь *T. erythropus*	р.	—
29	Перевозчик *T. hypoleucos*	—	о.р.
30	Мородунка *Terekia cinerea*	—	мн.
31	Круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*	об. — мн.	об.
32	Турухтан *Philomachus pugnax*	об.	мн.
33	Белохвостый песочник *Calidris temminckii*	р. — об.	р.
34	Гаршнеп *Lymnocryptes minima*	об.	об.
35	Дупель *Gallinago media*	—	об.
36	Бекас *G. gallinago*	—	об.
37	Азиатский бекас *G. stenura*	—	об.
38	Средний кроншнеп *Numenius phaeopus*	об.	—
39	Малый веретенник *Limosa lapponica*	об.	—
40	Короткохвостый поморник *Stercorarius parasiticus*	р.	—
41	Длиннохвостый поморник *S. longicaudus*	об.	—
42	Сизая чайка *Larus canus*	об.	об.
43	Серебристая чайка *L. argentatus*	об.	об.
44	Полярная крачка *Sterna paradisea*	об.	об.
45	Обыкновенная кукушка *Cuculus canorus*	—	об.
46	Глухая кукушка *C. optatus*	—	об.
47	Ястребиная сова *Surnia ulula*	—	р.
48	Болотная сова *Asio flammeus*	о.р.—р.	р — об.
49	Трехпалый дятел *Picoides tridactylus*	—	о.р.
50	Береговушка *Riparia riparia*	—	об.
51	Серая ворона *Corvus cornix*	р.	об.
52	Сероголовая гаичка *Parus cinctus*	—	р.

№ п. п.	Вид	Тундра	Пойма реки
53	Обыкновенная каменка *Oenanthe oenanthe*	р.	—
54	Варакушка *Luscinia svecica*	об.	мн.
55	Белобровик *Turdus iliacus*	—	об.
56	Рябинник *T. pilaris*	—	об.
57	Пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*	об.	мн.
58	Пеночка-теньковка *Ph. collybitus*	—	об.
59	Пеночка-таловка *Ph. borealis*	—	р.об.
60	Камышовка-барсучок *Acrocephalus schoenobaenus*	—	об.
61	Сибирская завирушка *Prunella montanella*	—	р.
62	Белая трясогузка *Motacilla alba*	р.	об.
63	Желтоголовая трясогузка *M. citreola*	р.	р.
64	Желтая трясогузка *M. flava*	об.	об.
65	Луговой конек *Anthus pratensis*	об.	—
66	Краснозобый конек *A. cervinus*	мн.	р.
67	Овсянка-крошка *Emberiza pusilla*	об.	мн.
68	Камышовая овсянка *E. schoeniclus*	р.	об.
69	Лапландский подорожник *Calcarius lapponicus*	об.	—
70	Юрок *Fringilla montifringilla*	—	р. — об.
71	Обыкновенная чечетка *Acanthis flammea*	—	об. — мн.
72	Тундряная чечетка *A. hornemanni*	р — об.	р. — об.
73	Белокрылый клест *Loxia leucoptera*	—	о.р.
74	Щур *Pinicola enucleator*	—	р.
75	Снегирь *Pyrrhula pyrrhula*	—	о.р.

* Порядок расположения видов в списке, а также русские и латинские названия птиц приводятся по «Справочнику названий птиц фауны СССР» (Птушенко и др., 1972).

Условные обозначения: мн. — многочисленный, об. — обычный, р. — редкий, о.р. — очень редкий.

Успешность инкубации водоплавающих в Субарктике составляет от 76 (Jehl, 1971) до 90% (MacInnes, Misra, 1972). Более низкая выводимость — в Приобской лесотундре — 40—70% (Оленев, 1974). Кулики в американской тундре выводят птенцов в среднем из 80% яиц (Jehl, 1971). Успешность гнездования (инкубации и выкармливания) воробьиных в лесотундре и тундре стабильна и колеблется от 69 (Watson, 1963) до 83% (Рыжановский, 1974).

Менее успешно проходит инкубация у птиц, связанных трофически с мышевидными грызунами: зимняк — 35% (Pasanen, 1972), поморники — от 11 (Maher, 1970) до 50% (Manniche, 1910, и др.).

Из 1067 яиц воробьиных, находившихся в 1970—1973 гг. под наблюдением, вылупилось 886 птенцов, благополучно покинули гнезда 735 слетков (68,9% от числа отложенных яиц; табл. 2). Эффективность размножения воробьиных сходна с таковой для американской Субарктики (Ricklefs, 1969; Jehl, 1971) и выше, чем в умеренной зоне, где она составляет 30—65% (Лэк, 1957; Мальчевский, 1959; Gal, 1968). Среди причин гибели яиц и птенцов (табл. 3) на долю хищников приходится

Таблица 2

Эффективность размножения воробьиных (1970—1973 гг.)

Вид	Колич. гнезд	Колич. яиц в полных кладках	Колич. вылупившихся птенцов	Колич. вылетевших птенцов	Успешность инкубации, %	Успешность выкармливания, %	Успешность размножения, %
Варакушка	17	95	77	64	81,0	83,1	67,4
Дрозд-белобровик	8	42	33	30	78,6	90,9	71,4
Дрозд-рябинник	7	37	29	29	78,4	100	78,4
Пеночка-весничка, Пеночка-теньковка, Пеночка-таловка	26	159	148	134	91,3	90,5	84,3
Камышовка-барсучок	6	37	26	21	70,3	80,8	56,8
Белая трясогузка	8	47	44	44	93,6	100	93,6
Желтая трясогузка	7	32	26	21	81,2	80,8	65,6
Луговой конек	12	64	57	49	89,1	86,0	76,6
Краснозобый конек	31	168	145	127	86,3	87,6	75,6
Овсянка-крошка	45	242	202	129	83,5	63,9	53,3
Камышовая овсянка	2	12	12	11			
Лапландский подорожник	1	5	5	5			
Юрок	2	11	5	5			
Чечетка	24	116	77	66	66,4	85,7	56,9
Всего:	196	1067	886	735	83,0	83,0	68,9

Таблица 3

Причины гибели яиц и птенцов воробьиных (1970—1973 гг.)

Фактор	Колич. погибших яиц		Колич. погибших птенцов		Общее количество	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Внутренние причины:						
болтуны и задохлики	58	32,0	—	—	58	17,5
вина родителей	10	5,5	—	—	10	3,0
отставание в развитии	—	—	10	6,6	10	3,0
гибель родителей+брошенные	26	14,5	29	19,3	55	16,6
Хищники прямо и косвенно:						
горностай, ласка	14	7,7	40	26,5	54	16,3
ворона	42	23,2	21	13,9	63	19,0
песец	5	2,8	5	3,3	10	3,0
собаки	—	—	19	12,6	19	5,7
неопределенные хищники	6	3,3	20	13,2	26	7,8
Плохая погода	6	3,3	—	—	6	1,8
Неизвестные причины	14	7,7	7	4,6	21	6,3
Всего	181	100,0	151	100,0	332	100,0

Таблица 4

Эффективность размножения воробьиных в разные годы

Эффективность размножения	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.
Количество				
гнезд	30	54	64	48
яиц в полных кладках	147	307	356	257
вылупившихся птенцов	112	253	306	215
вылетевших птенцов	98	193	283	161
Успешность, %				
инкубации	76,2	82,4	85,9	83,7
выкармливания	87,5	76,3	92,5	74,9
размножения	66,7	62,9	79,5	62,7

68,4%, что составляет 21% от числа отложенных яиц. В лесной зоне хищники уничтожают часто более 30% отложенных яиц и вылупившихся из них птенцов, что превышает 80% отхода (Gal, 1968).

Наибольший вред гнездящимся птицам нанесли вороны. Меньшее действие оказали горностаи, ласки и песцы. Довольно много яиц и птенцов прекратили свое развитие из-за гибели родителей.

Большие потери птиц Субарктики вызваны воздействием абиотических факторов (Дунаева, Кучерук, 1941; Кищинский, 1960; Jehl, Hussel, 1966). На стационаре «Хадыта» за годы нашей работы почти не было неблагоприятных погодных условий, и потери от этого фактора были незначительны.

Р. Риклефсом (Ricklefs, 1969) отмечено, что у чечетки высокая плотность гнезд отрицательно влияет на выживание птенцов. У нас подобная ситуация возникла в 1973 г., когда плотность гнездования чечеток в пойменном лесу очень выросла. Много гнезд этого вида было разорено серой вороной. Видимо, вороны как птицы с очень пластичным стереотипом кормового поведения (Крушинский, 1958) быстро вырабатывают способ поиска гнезд многочисленного вида. Исследование в природе поведения серой вороны показало, что эти птицы легко учатся находить гнезда определенного типа («An experiment...», 1972). Среди указанных в табл. 2 видов наименьшая успешность инкубации зарегистрирована у чечетки (66,4%), наивысшая — у белой трясогузки (93,6%). Самая низкая успешность выкармливания птенцов выявлена у овсянки-крошки. Успешнее других выкармливали птенцов дрозды-рябинники, гнездившиеся в пойменном лесу колониально и потому хорошо охранявшие свои гнезда от врагов. Все птенцы были выкормлены белыми трясогузками.

Общая успешность размножения самой низкой была у чечеток и у овсянок-крошек, чаще других разорявшихся хищниками. Оба вида населяют преимущественно пойменный лес, причем

Таблица 5

Успешность инкубации куликов (1970—1973 гг.)

Вид	Количество		
	гнезд	яиц в полных кладках	вылупившихся птенцов
Золотистая ржанка	2	8	8
Фифи	3	12	11
Мородунка	5	20	18
Круглоносый плавунчик	4	16	12
Турухтан	3	12	8
Белохвостый песочник	2	8	7
Дупель	6	23	18
Обыкновенный бекас	2	7	6
Азиатский бекас	2	8	8
Средний кроншнеп	1	3	3
Всего	30	117	99

гнезда чечеток располагаются на деревьях, что обеспечивает им дополнительную защиту от наземных врагов. Тем не менее лесные птицы имели успешность гнездования на 8,8% ниже, чем птицы, гнездящиеся в открытой тундре. В средней полосе (ФРГ) птицы, гнездящиеся в лесу, несут большие потери, чем предпочитающие открытые биотопы (Hudde, 1959).

Сравнение эффективности размножения воробьиных по годам (табл. 4) показывает, что наиболее благоприятным был 1972 г., когда несколько снизилось вредное воздействие хищников.

В 1973 г. гибель кладок и птенцов снова возросла. На этот год приходился пик численности мышевидных грызунов на Южном Ямале, сопровождавшийся подъемом численности наземных хищников. Подобную картину наблюдали Мокснес (Moksnes, 1973) в центральной части Норвегии и Б. М. Павлов (1972) — на Таймыре.

В 1973 г. два гнезда чечеток были разорены красными полевками. Летом того же года 20 жилых гнезд из колонии ласточек-береговушек опустошены горностаем (видимо, одним и тем же), оставившим к моменту вылета птенцов шесть гнезд, наиболее недоступных. Несмотря на наличие достаточного количества грызунов, горностай посещал колонию в течение всего лета.

В 1970—1973 гг. успешность инкубации у куликов (табл. 5) и уток, по нашим данным, соответствует таковой для воробьиных птиц и в общих чертах сходна с успешностью гнездования этих птиц в других районах Субарктики (Jehl, 1971; MacInnes,

Misra, 1972; Оленев, 1974). Как и у воробьиных, основной причиной гибели кладок уток и куликов было разорение гнезд хищниками;

	Колич. погибших яиц куликов	Колич. погибших утиных яиц
Хищники:		
ворона	4(22,2)*	8(34,8)
горностай	2(11,2)	—
песец	—	14(60,9)
неопределенные	4(22,2)	—
Гибель родителей	4(22,2)	—
Болтуны	4(22,2)	1(4,3)

* В скобках количество погибших яиц, %.

Успешность гнездования уток в 1970—1973 гг. была следующей:

	Колич. гнезд	Колич. яиц в полных кладках	Колич. вылупившихся птенцов
Шилохвость	8	61	39
Свиязь	2	19	18
Чирок-свистунок	3	24	24
Всего	13	104	81

Г. В. Оленев, специально изучавший экологию водоплавающих Приобской лесотундры (стационар «Харп»), отметил значительное колебание потерь при гнездовании уток в различные годы и зависимость этого показателя от численности мышевидных грызунов, а в связи с этим и хищников.

Все исследователи, освещавшие вопрос успешности размножения птиц в Субарктике подчеркивают, что влияние хищников на птичье население сравнительно невелико, поэтому потери птиц в сезон размножения низки (Данилов, 1966; Jehl, Hussel, 1966; Ricklefs, 1969; Jehl, 1971; Рыжановский и др., 1974).

Данные по успешности размножения птиц в 1974 г. получены нами на временном стационаре «Нурма-Яха», в 40 *км* к северо-западу от пос. мыс Каменный. Под наблюдением было 109 гнезд, из них воробьиных — 64, куликов — 42. Из 502 отложенных яиц вылупился 131 птенец, или 26,1%. Уцелело 4,2% яиц куликов, 38,4% воробьиных. Из 124 птенцов воробьиных благополучно покинули гнезда 68, т. е. 54,8%. Таким образом, гибель яиц и птенцов в 1974 г. была высокой и почти целиком приходилась на долю хищников — песцов и горностаев.

Зима 1973—1974 гг. на Ямале характеризовалась высокой численностью мышевидовых грызунов, что обусловливало и высокую численность наземных хищников. В июне, во время ин-

тенсивного таяния снега, грызуны уже почти не встречались. В конце июня и в июле, в период гнездования птиц, их яйца, а позднее — птенцы стали основным кормом многочисленных хищников. В связи со сменой доминирующего корма могло измениться и их поведение, направленное теперь в основном на поиск птичьих гнезд.

В результате, к августу 1974 г. в тундре Среднего Ямала почти совсем не осталось оседло держащихся птиц, так как потерявшие кладки или птенцов взрослые особи многих видов уже в середине лета стали собираться в стаи.

В Субарктике птицы, потерявшие кладку, обычно не возобновляют гнездования (Данилов, 1966). Но в июле 1973 г., когда у многих воробьиных были подросшие или оперенные птенцы, мы находили ненасиженные и незаконченные кладки у варакушек, белобровика, лугового конька, овсянки-крошки и у чечетки. В предыдущие годы повторных кладок не обнаружено.

КРАТКИЙ ПОВИДОВОЙ ОБЗОР ТЕРРИТОРИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ СТАЦИОНАРА «ХАДЫТА»

Территориальное поведение — один из механизмов, контролирующих численность популяции (Wynne — Edwards, 1959, 1964, 1970; Andrewartha, 1961; Fretwell, Lucas, 1969). Имеется много фактических данных о существовании пределов в плотности заселения биотопа тем или иным видом. При достижении этих пределов «лишние» самцы не могут отвоевать себе места, изгоняются самцами-«резидентами» и вынуждены либо гнездиться в субоптимальных биотопах, либо не гнездиться совсем (Glas, 1960; Klopfer, 1969; Harris, 1970; Snow, 1970; Dhondt, 1971; Krebs, 1971; Zimmerman, 1971; Moss, 1972; Holm, 1973). Данные об особенностях территориального поведения птиц Южного Ямала могут быть интересны хотя бы потому, что для многих видов они получены впервые.

Варакушка. Токовые территории самцов, которые обычно включали в себя берега водоемов, в значительной степени взаимно перекрывались (рис. 1). Как показало цветное кольцевание, одними и теми же «точка́ми» (высокие деревья и отдельные кусты в тундре) могли пользоваться попеременно два самца, причем каждый из них мог напасть на выставленное чучело самца варакушки или демонстрировать в его адрес угрозу. Одновременно обе птицы поблизости не токовали, если пел один, другой обычно держался скрытно или улетал на другой конец своей территории.

На других «точка́х» роли менялись, доминант становился подчиненным. Хозяин территории обычно нападал на чучело самца после демонстраций угрозы или ограничивался угрозой. Иногда наблюдалась поза импонирования, которую самцы при-

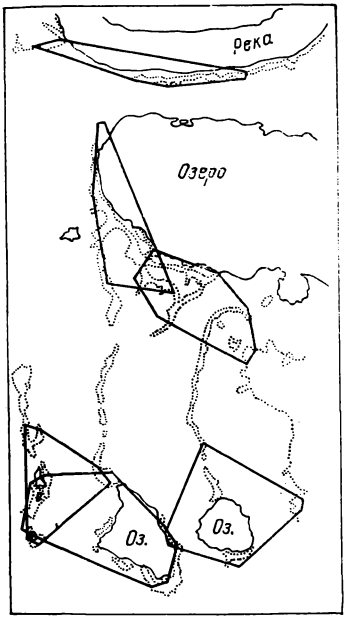


Рис. 1. Токовые территории варакушек в тундре (1972 г.).

нимают перед самкой или чучелом самки (Peiponen, 1960; Schmidt, 1970). Перед своим отражением в зеркале у гнезда с птенцами оба члена пары не совершали демонстраций.

Шмидт (Schmidt, 1970) отмечал сильное перекрывание токовых территорий и совместное использование «точкóв» у белозвездой варакушки в Средней Европе.

Каменка. В Северной и в Средней Европе, где численность этого вида высока, гнездовые участки (от 0,5 до 3,5 *га*) обособлены и защищены от соседей (Conder, 1956; Berck, 1961). Их кормовые участки обширнее гнездовых и часто используются совместно членами нескольких пар.

На нашем стационаре в тундре гнездилось ежегодно не более одной пары каменок (других пар не было на многие километры). Самец облетал во время пения огромную территорию — до 20 *га* и более.

Пеночка (весничка, теньковка, таловка). Токовые территории пеночек всегда четко обособлены от территорий соседних пар (рис. 2), что присуще этим видам и в других районах их ареалов (Kuusisto, 1941; May, 1947, 1949). Реакция веснички и таловки на чучела самцов своего вида выражалась обычно в демонстрации поз, реже — в нападении. Часто самцы пеночек только осматривали чучела, и этим их действия ограничивались. Такая неопределенная реакция была вызвана, по нашему мнению, неподвижностью чучел, а также тем, что пеночкам свойственно устанавливать территории без драк. Размеры территорий таловок приблизительно соответствовали японским, около 0,5 *га*. Веснички, которые гнездились в пойменном лесу, токовали на территориях от 0,3 до 1,16 *га*. Май (May, 1949) указывает для этого вида меньшие размеры: от 0,07 до 0,4, в среднем 0,2 *га* (для леса). В тундре нашего стационара веснички занимали в среднем еще более крупные территории (табл. 6). Токовые территории теньковок составляли в среднем 1,5 *га*, т. е. втрое больше, чем таловок (0,6 *га*) и весничек (0,5 *га*). Стремление теньковок петь на обширных участках было замечено и в средних широтах (May, 1949).

Весной 1972 г. после занятия птицами гнездовых территорий наводнением было затоплено около 90% пойменного леса. Пло-

Таблица 6

Размеры токовых территорий воробьиных

Вид	Колич.	Биотоп	Площадь, *га*	Наибольшая протяженность, *м*
Варакушка	6	Тундра	2,3—7,9* / 4,9	314—545 / 428
Пеночка-весничка	3	Тундра	0,7—1,1 / 1,0	192—216 / 206
То же	10	Лес	0,3—1,1 / 0,5	86—250 / 132
Пеночка-таловка	3	Лес	0,2—0,8 / 0,6	64—150 / 119
Пеночка-теньковка	3	Лес	0,8—2,5 / 1,5	140—274 / 194
Камышовка-барсучок	8	Лес	0,2—0,8 / 0,4	60—126 / 87
Луговой конек	4	Тундра	2,5—3,2 / 2,8	220—314 / 258
Краснозобый конек	16	Тундра	0,6—1,7 / 1,0	130—211 / 171
Камышовая овсянка	1	Тундра	— / 1,1	— / 354
То же	3	Лес	0,6—1,0 / 0,8	120—169 / 150
Овсянка-крошка	2	Тундра	0,2—0,6 / 0,4	154—213 / 184
То же	10	Лес	0,2—0,5 / 0,3	62—107 / 85
Лапландский подорожник	3	Тундра	1,6—3,3 / 2,5	260—344 / 301
Юрок	2	Лес	2,0—3,1 / 2,5	272—322 / 297

* В числителе — пределы площади, в знаменателе — средняя.

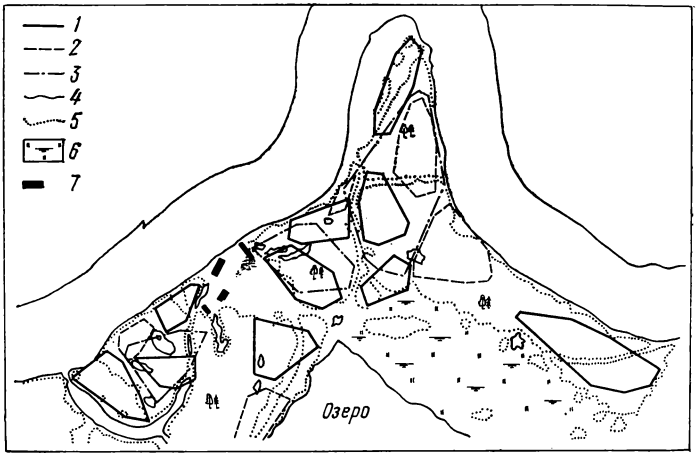


Рис. 2. Токовые территории пеночек в пойменном лесу:
1—3 — границы территорий: *1* — весничек, *2* — таловок, *3* — теньковок; *4* — берега водоемов, *5* — границы участков леса, *6* — заболоченный луг, *7* — строения.

щадь, пригодная для устройства гнезд, резко сократилась. Многие птицы строили гнезда вне своих территорий. Из 13 самцов весничек, которые пели на участке в пойменном лесу, удалось загнездиться пяти, из трех таловок — одному. Часть весничек выселилась в тундру.

Камышовка-барсучок. Как и пеночки, строго территориальная птица, что характерно и для других представителей этого рода (Catchpole, 1972; Панов, 1973 а). Самцы пели на изолированных территориях, предпочитая заболоченные участки пойменного леса (рис. 3). Размеры токовых территорий сильно варьировали. Они составили в 1973 г. в среднем 0,35 *га*, что вдвое больше, чем в Англии — 0,18 *га* (Catchpole, 1972).

Белая трясогузка. В 1973 г. на фактории гнездилось три пары белых трясогузок. Территориальные драки самцов наблюдались в первые 3—4 дня после прилета, после чего проявлений агрессивности между самцами почти не наблюдалось. Все члены трех пар свободно передвигались в поисках корма и гнездового материала.

В период насиживания на крыше сарая, в 10 *м* от гнезда одной из пар, было выставлено чучело самца. Хозяин гнезда после демонстрации агрессивных поз стал бить чучело, нанося удары клювом сверху в голову. Спустя некоторое время появились оба самца соседних пар. Они тоже нападали на чучело, но без демонстрации поз. Когда чучело было поставлено у гнезда другой пары, ситуация повторилась: демонстрировал угрозу опять хозяин гнезда, атаковали же все три. Самки не

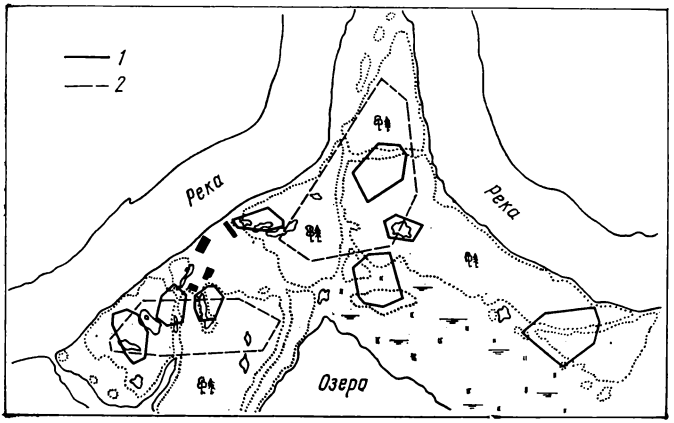


Рис. 3. Токовые территории камышовок-барсучков (*1*) и юрков (*2*) в пойменном лесу.
Условные обозначения те же, что на рис. 2.

реагировали на чучело самца, поставленное даже в метре от гнезда.

В 1972 г. окольцованная самка вытеснила со своей прошлогодней территории другую самку, прилетевшую двумя днями раньше. Драки этих самок сопровождались взаимной демонстрацией позы, которая наблюдалась и у самцов (Daanje, 1951; Панов, 1973а; Leinonen, 1973).

Желтая трясогузка. Чучело самца желтой трясогузки на протяжении всего гнездового периода подвергалось нападению со стороны самцов. Однако зеркало у гнезда с птенцами активно атаковалось. Позы самцов, адресованные чучелу и отражению, были одинаковые. Нападения самок на чучело самца отмечены только у гнезда с птенцами. Самки такое отражение в зеркале не атаковали.

Желтые трясогузки очень беспокойны в случае появления опасности. На крик беспокойства слетались самцы за 300—600 *м*. Иногда в изгнании пришельцев участвовала самка. Такие взаимоотношения соседей наблюдались до конца гнездового сезона.

Высокая взаимная агрессивность самцов и агрессивное отношение к самцам самок послужило, видимо, причиной того, что кормовые участки самцов желтой трясогузки были меньше, чем кормовые участки самок.

Несмотря на высокую степень территориальности, желтые трясогузки образовывали в тундре ярко выраженные «поселения», когда соседние пары вплотную селились друг к другу, в то время как окрестная тундра была совсем не заселена трясогузками.

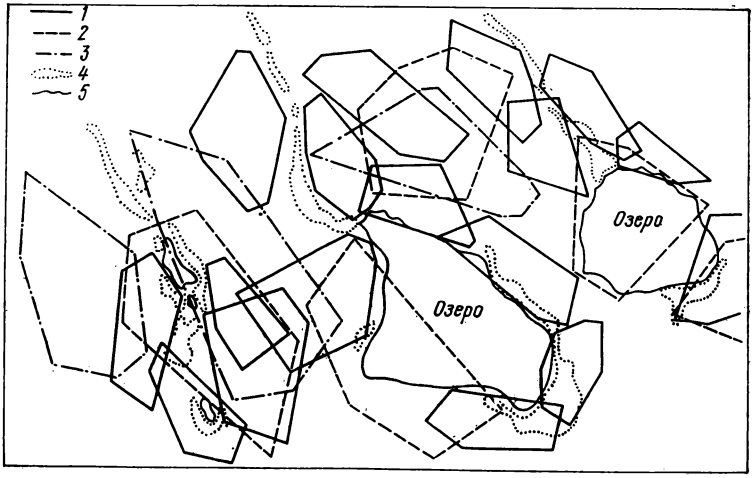


Рис. 4. Токовые территории в тундре:
1 — краснозобых коньков, *2* — луговых коньков, *3* — лапландских подорожников; *4* — кустарники, *5* — берега водоемов.

Желтоголовая трясогузка. Своим территориальным поведением очень напоминает желтую трясогузку. Тоже склонна селиться группами.

Луговой конек. Токовые территории самцов были изолированы (рис. 4) и имели относительно большие размеры. В горных тундрах Южной Лапландии, где луговые коньки гнездились с плотностью 66—72 пары на 1 *км*^{2}, их территории составляли не более 1 *га* (Alm и др., 1965).

Самцы на протяжении всего гнездового цикла были очень агрессивны к чучелам и самца, и самки своего вида. Это можно объяснить отсутствием полового диморфизма окраски. Нападению на чучело обычно не предшествовали демонстративные позы, лишь иногда самец направлял в сторону объекта угрозы полураскрытый клюв. Чаще всего самец, обнаруживший на своем участке «постороннюю» птицу, присаживался на ветку или на землю рядом с чучелом. В естественной ситуации в ответ на это, видимо, следует ответная реакция, вследствие которой происходит опознавание пола и соответствующие дальнейшие действия. Зеркало, поставленное у гнезда, вопреки ожиданию, не вызывало у обоих членов пары ни угроз, ни нападения.

Наблюдали, как к самцу неподалеку от строящегося гнезда подлетела посторонняя самка и приняла позу птенца, выпрашивающего корм. В следующее мгновение она подверглась нападению со стороны самки-хозяйки гнезда и была изгнана. Часто самки были свидетелями территориальных драк самцов, но не принимали в них участия.

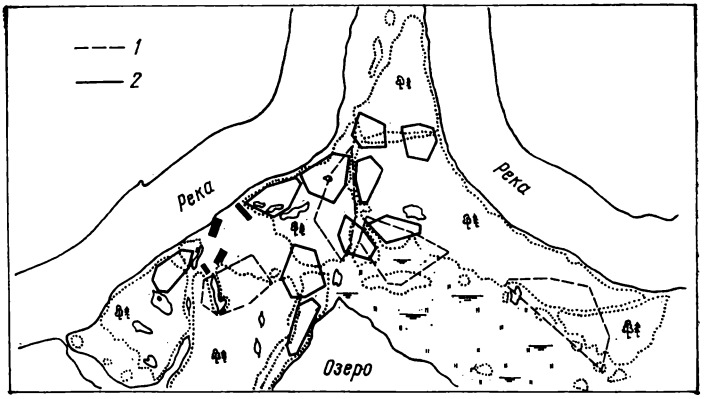


Рис. 5. Токовые территории камышовых овсянок (*1*) и овсянок-крошек (*2*) в пойменном лесу (1973 г.).
Условные обозначения те же, что на рис. 2.

Кормовые участки луговых коньков были весьма обширными (у одной пары — до 7 *га*). Внутри одного находилось гнездо другой пары луговых коньков. Кормовой участок самца из помеченной цветными кольцами пары составил 2,9 *га*. Самка из этой пары собирала корм с площади 0,26 *га*. При сборе корма самец и самка вылетали в разные участки тундры.

Краснозобый конек. Территориальные драки были очень интенсивны в первые дни после прилета (в конце мая — начале июня). Даже в 1973 г., когда тундра к прилету коньков была свободна от снега, вновь прилетавшие коньки с драками занимали себе территории вплотную к уже занятым участкам.

Токовые территории самцов значительно перекрывались (см. рис. 4). Иногда можно было видеть двух или трех самцов, токующих одновременно на одной территории. Эти птицы не проявляли агрессивности друг к другу.

Чучело самца, выставленное на токовой территории или у гнезда не подвергалось нападению в течение всего гнездового времени, даже в период самых интенсивных территориальных драк. Чучело самки всегда вызывало у самцов попытку к спариванию. Иногда этому предшествовала поза импонирования. Изредка такое поведение самцов проявлялось в отношении чучела самца.

Зеркало, поставленное у гнезда, не вызывало агрессий, даже когда с кормом прилетали оба члена пары одновременно.

Пары, гнездящиеся по соседству, пользуются для сбора корма практически общей территорией (Рябицев, 1972). Этому способствует отсутствие агрессивности к особям своего вида и «знакомство соседей».

Овсянка-крошка, камышовая овсянка, лапландский подорожник. Представители подсемейства Emberizinae, к которому принадлежат наши овсянки, общепризнанные территориалы. По этому признаку овсянки — очень однородная группа; токовые территории строго охраняются от особей своего вида, их границы не перекрываются (рис. 5), корм собирают в основном в пределах территории (Howard, 1920; Nice, 1934; Михеев, 1939; Панов, 1973 б, и др.). Наиболее часто наблюдавшаяся поза угрозы отмечена и у других овсянковых (Andrew, 1957; Drury, 1961; Панов, 1973 а, б), Неоднократно наблюдалась помощь самок овсянок-крошек и камышовых овсянок самцам в охране территории: они нападали и на самок, и на самцов своего вида. Чучела самок атаковались самками чаще, чем чучела самцов. Зеркало у гнезда вызывало агрессивную реакцию у самок овсянки-крошки и камышовой овсянки. Зарегистрировано изгнание самцом камышовой овсянки посторонней самки. Самок лапландских подорожников, участвующих в территориальных драках, мы не наблюдали.

Совместное беспокойство соседних пар отмечено у всех трех видов.

Д. Лэк делит всех птиц на колониальных и одиночно гнездящихся, разбивая каждую из этих групп на две подгруппы: кормящиеся стайно и кормящиеся одиночно (Лэк, 1957; Lack, 1968). По его классификации, все воробьиные нашего стационара, кроме ласточки-береговушки и дрозда-рябинника, должны относиться к той группе птиц, которые и гнездятся, и кормятся одиночно. Поэтому к ним неприменимо понятие «колониальные» или «общественные», так же, как и по более ранним классификациям (Mayr, 1935; Nice, 1941).

В. М. Галушин (1962), И. В. Андриевский (1974) и другие ученые, высказываясь за введение переходных градаций между колониальными и одиночными птицами, использовали в качестве главного признака соотношение размеров гнездовой и кормовой территорий или степень перекрывания кормовых участков. К. Н. Благосклонов (1974), рассматривая некоторые особенности поведения мухоловки-пеструшки *Muscicapa hypoleuca*, также пришел к выводу о неправомерности разделения птиц на две противоположные группы.

Н. Б. Бируля (1971) отметил, что одновидовые поселения, основу которых составляют «стационарные» самцы, являются структурной единицей существования практически для всех видов воробьиных в гнездовой период. В настоящее время уже утвердилось понимание территориального распределения птиц (и других животных) в виде пространственных систем. Такая структура популяции обеспечивает функциональную связь ее элементов, в данном случае — гнездящихся пар, и ее единство (Наумов, 1972; Шилов, 1972).

Картирование гнездящихся птиц показало, что для боль-

шинства видов характерно неравномерное распределение по гнездовым биотипам даже при избытке участков, пригодных для гнездования. Явно тяготели друг к другу пары желтых и желтоголовых трясогузок, щеголей и белохвостых песочников. Иногда группы близко гнездящихся пар отмечались у длиннохвостых поморников, средних кроншнепов, малых веретенников. Более равномерно распределялись по тундре пары лапландских подорожников и золотистых ржанок. Но и их распределение часто носило мозаичный характер.

Сизые чайки селились разреженными колониями, состоявшими из нескольких пар; полярные крачки гнездились одиночно, реже — небольшими колониями. Круглоносые плавунчики, гнезда которых в годы низкой численности были равномерно разбросаны по тундре, в 1973 г., когда их количество резко возросло, образовали колонии.

Колониальным птицам свойственна совместная охрана территории колонии от вторженцев своего вида (Brown, 1963; Güttinger, 1970; Андриевский, 1974). Это возможно, если птицы, гнездящиеся по соседству, знают друг друга, что было отмечено в колониях грачей (Coombs, 1960), африканских ткачиков *Ploceus cucullatus* (N. Collias, E. Collias, 1970), и у ряда неколониальных птиц: морского зуйка *Charadrius alexadrinus* (Rittinghaus, 1961), мухоловки-пеструшки (Curio, 1959; Благосклонов, 1974), краснозобого конька (Рыжановский, 1972).

Совместная защита от хищников присуща почти всем птицам окрестностей Хадыты и выражается или в совместном преследовании хищника, или, чаще, в совместном беспокойстве членов нескольких пар.

Приведенные факты говорят о том, что неколониальным птицам свойственны многие важные признаки, которые отличают типичных колониалов: взаимная агрегативность при наличии индивидуальных защищаемых территорий, узнавание своих соседей и существование между ними иерархических отношений, совместная охрана занятой территории и защита от врагов и общие кормовые территории. Между колониальными и неколониальными птицами существуют лишь количественные различия.

Постепенное угасание территориальной агрессивности к концу периода размножения наблюдалось у всех подопытных видов. Известно, что уровень агрессивности зависит от содержания в крови тестостерона (Kuo, 1960; Etienne, 1964), поэтому агрессивность самцов изменяется в унисон с их половой активностью (Kerlan, Jaffe, 1974; Temple, 1974), что и наблюдалось в наших опытах. Некоторые исключения представляли самцы камышовых овсянок и луговых коньков, сохранявшие высокую агрессивность до вылета птенцов.

Из самок воробьиных агрессивность к чучелам самцов своего вида проявляли овсянки-крошки и камышовые овсянки, причем крошка была агрессивна только у гнезда, а камышовая овсян-

ка — на всей территории. Самки этих видов атаковали и чучела самок своего вида, чего у других видов не наблюдалось.

Опыты с зеркалом показали, что у исследованных видов воробьиных реакции на собственное отражение и на чучело идентичны, но реакция на зеркало несколько отчетливее. Это, видимо, объясняется тем, что подвижное отражение действует как более сильный раздражитель.

Наличие больших межвидовых отличий в проявлениях агрессивности в адрес чучел и зеркала говорит о том, что вызывающие реакцию релизеры или набор их, а также способ установления и защиты территории различны у представителей разных видов, иногда даже внутри одного рода.

Можно отметить также значительные индивидуальные особенности территориального поведения одного вида. Это выражалось в различиях агрессивности, что в свою очередь находило отражение в характере реакции на чучело (зеркало).

Размеры токовых территорий самцов (см. табл. 6) в тундре были больше, чем в пойменном лесу (особенно у видов, населяющих оба биотопа). Некоторые авторы указывали на зависимость размеров территории от густоты растительного покрова (Rittinghaus, 1961; Zimmerman, 1971; Catchpole, 1972). Ряд авторов, объясняя подобную закономерность, связывают уменьшение гнездовых участков при более плотной растительности либо с большей защищенностью от хищников (Mansfeld, 1961), либо с большей кормностью биотопов (Cody, Cody, 1972, и др.). Однако другие опровергают зависимость размеров гнездовой территории от ее кормности (Gibb, 1956; Armstrong, 1965; McNeil, 1969). Размеры гнездовой территории у колониальных видов, для которых территория не связана с кормовой базой, также зависят от густоты растительности в колонии (Burger, 1972; Ewaschuk, Boag, 1972).

Эти факты подтверждают вывод о том, что густая растительность, создавая большую пересеченность местности, уменьшает частоту визуальных контактов территориальных самцов, что снижает степень их взаимной агрессивности и позволяет им селиться более плотно. Этим и объясняется, видимо, разница в величине территорий в тундре и в пойменном лесу.

Влияние плотности гнездования на размер токовой территории также нельзя отрицать: юрки, каменки, луговые коньки и лапландские подорожники имели территории, размеры которых превышают те, что указаны в литературе для районов с высокой плотностью.

Мы провели сравнение территориального поведения воробьиных нашего стационара с теми же видами в других частях их ареалов. Представители одного вида, живущие в удаленных друг от друга районах, часто даже в разных природных зонах, имеют сходное территориальное поведение (изолированность токовых территорий самцов, агрессивность, способы установ-

ления и охраны территории и др). Различия найдены главным образом в размерах территорий самцов.

Сравнение по тем же признакам представителей разных систематических групп позволяет говорить об относительной однородности в этом отношении подсемейства овсянковых Emberizinae. Трясогузковые, семейство Motacillidae, различны по особенностям территориального поведения, что заметно даже на представителях одного рода (*Motacilla*, *Anthus*).

Исследуя территориальное поведение и распределение птиц, мы пытались найти предел плотности, превышение которого привело к негнездованию части особей. Наличие одиночных птиц — не всегда следствие территориальности. Это могут быть особи, потерявшие пару, разоренные, неполовозрелые и т. п. Поэтому для выяснения этого воспользуемся несколькими, дополняющими друг друга методами.

Следует сразу исключить виды, территориальное поведение которых не может привести к ограничению плотности. Так, не проявляют территориального поведения самки турухтанов, а самцы имеют лишь небольшие территории на токах (Hogan-Warburg, 1966). То же можно сказать и о дупеле. Отсутствует защищаемая территория у круглоносых плавунчиков (Höhn, 1971). По нашим наблюдениям, самцы обыкновенного и азиатского бекасов также не охраняют своих токовых территорий, что отмечал на Таймыре А. В. Кречмар (1966).

Имея сведения о плотности гнездования птиц на «Хадыте» и располагая литературными данными по плотности тех же видов в других районах, можно приблизительно оценить, насколько близка к предельной была плотность гнездования (табл. 7—9).

Можно считать, что с далекой от максимальной плотностью гнездились на «Хадыте» белая куропатка, фифи, щеголь, белохвостый песочник, серебристая чайка, каменка, варакушка, белобровик, пеночка-теньковка, все трясогузки, луговой конек, камышовая овсянка, лапландский подорожник.

Как показал анализ распределения токовых территорий воробьиных, плотность гнездования большинства видов была ниже того предела, при котором территориальное поведение могло бы играть ограничивающую роль. Об этом свидетельствует наличие незанятых участков, на которых в другие годы птицы того же вида гнездились.

Сравнение топографических карт размещения пар (гнезд) в разные годы позволило с большой достоверностью судить о пригодности каждого отдельного участка стационара для каждого из обитающих на нем видов. Анализ показал, что ежегодно окрестности стационара «недонаселялись» куликами, трясогузками и теми воробьиными, в отношении которых этот вывод уже был сделан на основании анализа распределения территории самцов.

Таблица 7

Число пар (гнезд) и плотность пар на 1 *га* гнездования воробьиных и куликов на пробной площадке в пойменном лесу (13 *га*)

Вид	1971 г.		1972 г.		1973 г.		Максимальная плотность вида по литературным данным
	Колич. пар	Плотность	Колич. пар	Плотность	Колич. пар	Плотность	
Фифи	1	0,08	3	0,23	2	0,15	—
Мородунка	3	0,23	1	0,08	2	0,15	—
Круглоносый плавунчик	2	0,15	2	0,15	2	0,15	—
Турухтан	1	0,08	3	0,23	2	0,15	—
Дупель	3	0,23	0	0	0	0	—
Бекас	1	0,08	2	0,15	3	0,23	—
Азиатский бекас	0	0	1	0,08	1	0,08	—
Варакушка	6	0,46	2	0,15	5	0,38	20 (Леонович, Успенский, 1965)
Белобровик	4	0,31	3	0,23	4	0,31	0,54 (Зубцовский, Рябицев, 1973)
Пеночка-весничка	12	0,92	5	0,38	8	0,62	1,80 (Enemar, 1963)
Пеночка-теньковка	3	0,23	0	0	3	0,23	0,61 (Данилов, Гурьев, 1968)
Пеночка-таловка	0	0	1	0,08	2	0,15	1,20 (Каплин, 1974)
Камышовка-барсучок	10	0,77	4	0,31	7	0,54	—
Белая трясогузка	2	0,15	2	0,15	3	0,23	—
Желтая трясогузка	2	0,15	0	0	3	0,23	0,4 (Каплин, 1974)
Овсянка-крошка	13	1,00	7	0,54	9	0,69	—
Камышовая овсянка	3	0,23	1	0,08	3	0,23	0,67 (Laty, 1971)
Юрок	0	0	0	0	2	0,15	0,86 (Зубцовский, Рябицев, 1973)
Чечетка	6	0,46	4	0,31	25	1,92	1,03 (Hilden, 1969)
Всего	72	5,53	41	3,15	86	6,61	

Таблица 8

Число пар и плотность гнездования пар на 1 *км*² воробьиных на пробной площадке в тундре (77 *га*)

Вид	1971 г.		1972 г.		1973 г.		Максимальная плотность вида в открытой местности по литературным данным
	Колич. пар	Плотность	Колич. пар	Плотность	Колич. пар	Плотность	
Каменка	1	1,3	1	1,3	—	—	10 (Joensen, Preuss, 1972)
Варакушка	5	6,5	6	7,8	7	9,1	(2000) * (Леонович, Успенский, 1965)
Пеночка-весничка	4	5,2	9	11,7	4	5,2	28 (Зубцовский, Рябицев, 1973)
Белая трясогузка	—	—	2	2,6	1	1,3	21 (Зубцовский, Рябицев, 1973)
Желтоголовая трясогузка	—	—	—	—	1	1,3	(1000) (Леонович, Успенский, 1965)
Желтая трясогузка	2	2,6	6	7,8	12	15,6	40 (Каплин, 1974)
Луговой конек	3	3,9	8	10,4	14	18,2	72 (Alm и др., 1965)
Краснозобый конек	44	57,1	31	40,3	23	29,9	(190)
Овсянка-крошка	2	2,6	8	10,4	12	15,6	—
Камышовая овсянка	—	—	1	1,3	—	—	
Лапландский подорожник	1	1,3	3	3,9	3	3,9	(600) (Леонович, Успенский, 1965)
Чечетка	1	1,3	2	2,6	5	6,5	272 (Williamson, Emison, 1971)
Всего	63	81,8	77	100,1	82	106,6	

* В скобках указана локальная плотность пар на 1 *га*.

Таблица 9

Встречаемость пар на 10 *км* и плотность гнездования пар на 1 *км*² птиц в тундре по данным маршрутных учетов

Вид	1970 г.	1971 г.	1972 г.	1973 г.	Максимальная плотность вида по литературным данным
Белая куропатка	0,8*/1,7	8,0/1,3	1,7/0,7	2,6/3,5	97 (Myrberget, 1972)
Золотистая ржанка	2,8/0,7	6,0/1,5	5,9/1,5	9,0/2,3	3 (Alm и др., 1965)
Фифи	0,7/0,4	0/0	3,8/1,9	2,6/1,3	10 (Kirchner, 1963)
Щеголь	0,7/0,2	4,0/1,0	1,4/0,3	0,6/0,2	7,3 ** (Томкович, 1973)
Круглоносый плавунчик	+	+	5,5/7,2	10,6/55,0	—
Турухтан	4,5/4,5	+	10,0/7,7	9,4/9,4	(200) (Леонович, Успенский, 1965)
Белохвостый песочник	0	1,0/2,0	1,4/2,2	0,3/0,3	(300) (Коханов, 1973)
Средний кроншнеп	4,9/1,2	4,0/1,0	5,5/1,4	5,8/1,4	2 } (Зубцовский, Рябицев, 1973)
Малый веретенник	1,0/0,3	4,0/1,0	2,4/0,6	5,5/1,4	5 } (Зубцовский, Рябицев, 1973)

Короткохвостый поморник	1,1/0,2	1,0/0,2	0,3/0,1	0,6/0,1	0,5 (Кречмар, 1966)
Длиннохвостый поморник	1,5/0,3	1,0/0,2	3,4/0,7	3,5/0,7	0,9 (Maher, 1970)
Сизая чайка	0,5/0,1	0	3,1/0,6	2,3/0,5	—
Серебристая чайка	1,6/0,3	0	0,7/0,1	1,0/0,2	33 (Татаринкова, 1974)
Полярная крачка	2,2/0,4	6,0/1,2	4,9/0,9	4,2/0,8	—
Желтоголовая трясогузка	0	0	2,1/2,1	0,3/0,3	(1000) (Леонович, Успенский, 1965)
Желтая трясогузка	1,7/1,7	8,0/8,0	10,3/10,3	18,4/18,4	40 (Каплин, 1974)
Краснозобый конек	40,0/40,0	—	—	—	—
Лапландский подорожник	2,8/2,8	4,0/4,0	14,1/14,1	24,8/24,8	(600) (Леонович, Успенский, 1965)
Чечетка	0,7/1,5	0	2,1/6,6	1,0/2,0	272 (Williamson, Emison, 1971)

* В числителе встречаемость, в знаменателе — плотность гнездования.

** Плотность приведена в соответствии с нашей методикой, в скобках — локальная плотность пар на 1 *га*, + — количественно не учитывались.

Существование «групповых поселений» и неравномерное распределение пар одного вида в тундре также свидетельствует о ее «недонаселенности» куликами, поморниками, чайками, полярными крачками, желтыми и желтоголовыми трясогузками и лапландскими подорожниками.

Единственным самым массовым видом, плотность которого была предельной и наблюдался «запас численности» самцов, был краснозобый конек. Наивысшая плотность гнездования на стационаре — 57 пар на 1 *км*^{2} — была в 1971 г. Не вся площадь опытного участка в тундре была распределена между токующими самцами. Оставались свободными участки с преобладанием сфагново-осоковой растительности и с выбитой оленями растительностью, где коньки вообще не гнездились. В конце июня, после спада воды в реке, освободилась часть прибрежной ерниковой тундры. В течение двух дней там наблюдалось интенсивное токование и территориальные драки краснозобых коньков, хотя в окрестной тундре птицы давно уже насиживали яйца.

Приведенные наблюдения свидетельствуют о том, что в 1971 г. плотность заселения краснозобым коньком тундры была близкой к пределу. «Лишние» самцы были вынуждены занимать не свойственные им биотопы или странствовать в поисках свободной площади. В 1971 г. коньки токовали и в пойменном лесу. В 1972 г. территориальная агрессивность послужила причиной ограничения числа гнездящихся птиц ряда видов на учетной площадке в пойменном лесу. Как результат весеннего половодья возник дефицит площади из-за ее сокращения. В этом случае трудно оценить истинную плотность птиц, так как часть их селилась за пределами своих территорий. Поселиться на оставшихся сухих участках всем птицам, токовавшим на учетной площадке, помешала их взаимная агрессивность. Под действием территориального поведения часть птиц была полностью выключена из размножения и число гнездящихся птиц в лесу было ниже, чем в другие годы (см. табл. 7).

В литературе часто обсуждается вопрос об экологической специализации видов той или иной группы животных. Согласно правилу Гаузе, два вида с одинаковыми требованиями к условиям окружающей среды должны быть пространственно изолированными друг от друга, что позволяет им избежать конкурентных отношений. (Лэк, 1949; Hamilton, 1962; Lack, 1971; Recher, 1971, Ricklefs, 1972, и др.).

Нашей задачей был анализ факторов, определяющих плотность гнездования птиц на стационаре «Хадыта». Поэтому исследование межвидовых территориальных отношений было необходимо для выяснения реальности существования видов-антагонистов. Мы старались по возможности констатировать случаи вытеснения одного вида другим или, по меньшей мере, факты, подтверждающие возможность такого вытеснения.

Среди изученных 25 видов птиц можно выделить две пары, территориальное взаимоисключение которых можно считать несомненным: короткохвостый и длиннохвостый поморники, постоянно изгоняющие друг друга со своих территорий, и пеночки — весничка и таловка (см. рис. 2).

Отсутствовало территориальное взаимоисключение у видов, являющихся пищевыми конкурентами — краснозобого и лугового коньков. Пеночка-теньковка также имела с другими видами пеночек (весничкой и таловкой) общую кормовую базу, однако её территории располагались в пойменном лесу независимо от этих видов. Мы не обнаружили территориального взаимоисключения у овсянки-крошки и у камышовой овсянки, как и среди других, более далеких в систематическом отношении видов.

ЛИТЕРАТУРА

Андриевский И. В. О типах поселения птиц.— Материалы 6-й Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 2. М., 1974.

Бируля Н. Б. О структуре зооценотических группировок певчих птиц леса в сезон гнездования.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 1971, т. 76, № 6.

Благосклонов К. Н. Экспериментальный анализ гнездовых и кормовых территорий птиц.— Материалы 6-ой Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 2. М., 1974.

Галушин В. М. Территориальные отношения птиц-синантропов.— Вопросы экологии, т. 6. М., «Высш. школа», 1962.

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике, т. 2. Птицы. Свердловск, 1966.

Данилов Н. Н., Гурьев В. Н. Биомасса птиц островного бора Зауральской лесостепи.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1968.

Добринский Л. Н. Заметки по фауне птиц долины р. Хадыты (Южный Ямал).— Труды Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР, 1965, вып. 38.

Добринский Л. Н. Орнитофауна островных лесов в тундре Приобского Севера.— Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970.

Доброхотов Б. П. Особенности применения метода линейного трансекта при учете птиц в лесных ландшафтах.— Орнитология, 1962, вып. 5.

Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала.— Материалы к познанию фауны и флоры СССР, новая серия, отд. зоологический, 1941, вып. 4 (19).

Зубцовский Н. Е., Рябицев В. К. К количественной оценке птиц полуострова Канина.— Экология, 1973, № 2.

Измайлов И. В., Михлин В. Е., Гладкова Н. А., Сербин В. А. К методике учета птиц в лесных ландшафтах.— География и экология наземных позвоночных, вып. 1. Владимир, 1972.

Каплин В. Г. Численность и особенности распределения воробьиных птиц восточной Камчатки.— Материалы 6 Всесоюзной Орнитологической конференции, ч. 1. М., 1974.

Кищинский А. А. К фауне и экологии птиц Териберского района Мурманской области.— Труды Кандалакшского гос. заповедника, 1960, вып. 2.

Коханов В. Д. Материалы по экологии белохвостого песочника в Кандалакшском заливе Белого моря.— Фауна и экология куликов, вып. 1, М., Изд-во МГУ, 1973.

Кречмар А. В. Птицы Западного Таймыра. Биология птиц.— Труды Зоол. ин-та, 1966, т. 39.
Крушинский Л. В. Экстраполяционные рефлексы у птиц.— Орнитология, 1958, вып. 197.
Леонович В. В., Успенский С. М. Особенности климата и жизнь птиц в Арктике.— Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1965, вып. 38.
Лэк Д. Дарвиновы вьюрки. М.— Л., Изд-во иностр. лит., 1949.
Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., Изд-во ЛГУ, 1959.
Михеев А. В. К биологии лапландского подорожника.— Зоол. ж., 1939, т. 18 (5).
Михеев А. В. Белая куропатка. М., Изд-во Главн. упр. заповедников, 1948.
Наумов Н. П. Этологическая структура популяций наземных позвоночных.— I Всесоюз. совещ. по поведению животных. М., «Наука», 1972.
Оленев Г. В. Сезонное и годовое изменение численности и биомассы водоплавающих птиц Приобской лесотундры.— Информационные материалы Ин-та экологии растений и животных, ч. 1. Свердловск, 1974.
Павлов Б. М. Размножение белой куропатки на Таймыре.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных, вып. 3. Свердловск, 1972.
Панов Е. Н. Птицы южного Приморья (фауна, биология и поведение). Новосибирск, «Наука», 1973а.
Панов Е. Н. Взаимоотношение двух близких видов овсянок *Emberiza citrinella* L. *и E. leucocephalos* Gm. в области их совместного обитания.— Проблемы эволюции, т. 3. Новосибирск, «Наука», 1973б.
Птушенко Е. С., Беме Р. Л., Флинт В. Е., Успенский С. М. Справочник названий птиц фауны СССР. М., Изд-во МГУ, 1972.
Равкин Ю. С., Рудков А. С. Особенности учета птиц в очагах клещевого энцефалита.— Проблемы зоологических исследований в Сибири. Горно-Алтайск, 1962.
Рогачева Э. В. Методы учета численности мелких воробьиных птиц.— Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Рыжановский В. Н. Особенности размножения южноямальской популяции краснозобого конька.— Материалы 6-ой Всесоюзной орнитологической конференции, ч. 2. М., 1974.
Рыжановский В. Н., Рябицев В. К., Малафеев Ю. М. Эффективность размножения воробьиных на Южном Ямале и факторы, ее определяющие.— Зоол. ж., 1974, т. 53, № 2.
Рябицев В. К. Специфика использования территории краснозобым коньком.— Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных, вып. 3. Свердловск, 1972.
Татаринкова И. П. Особенности экологии больших морских и серебристых чаек и роль их в орнитоценозе Айновых островов.— Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1974.
Томкович П. С. Материалы по гнездовой биологии щеголя.— Фауна и экология куликов, вып. 1. М., Изд-во МГУ, 1973.
Шварц С. С., Добринский Л. Н. Животный мир Хадыты.— Природа, 1966, № 1.
Шилов И. А. Соотношение пространственной и этологической структуры популяций позвоночных животных.— I Всесоюзное совещание по поведению животных. М., «Наука», 1972.
Alm B., Enemar A., Myhrberg H., Svensson S. The denisity of birds in two study areas of the alpine region in southern Lapland in 1964. — Acta Univ. Lundensis, 1965, Sec. 2, N 4.

Andrew R. J. The agressive and courtship behaviour of certain *Emberizines*. — Behaviour, 1957, vol. 10.
Andrewartha H. G. Introduction to the study of animal populations. London, Methuen Co. and Ltd., 1961.
An experiment on spacing-out as a defense against predation. Anim. World. Explor. Ethologist, 1932—1972, Cambridge, Mass., 1972, vol. 1.
Armstrong J. T. Breeding home range in the nighthawk and other birds; its evolutionary and ecological significance. — Ecology, 1965, vol. 46, N 5.
Bell B. D., Catchpole C. K., Corbett K. J., Hornby R. J. The relationship between census results and breeding populations of some marshland pesserines. — Bird Study, 1973, vol. 20, N 2.
Berck K. H. Bemerkungen zur Brutbiologie des Steinschmätzers. — Vogelwelt, 1961, vol. 82, N 4.
Bergerud A. T. Population dynamics of the willow ptarmigan *Lagopus lagopus alleni* L. in Newfoundland 1955 to 1965. Oikos. 1970, vol. 21, N 2.
Brown J. L. Aggressiveness, dominance and social organization in the steller jay. — Condor, 1963, vol. 65, N 6.
Burger J. The use of a fish — eye lens to study nest placement in Franklin's Gulls. — Ecology, 1972, vol. 53, N 2.
Catchpole C. K. A comparative study of territory in the reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and sedge warbler (*A. schoenobaenus*). — J. Zool., 1972, vol. 166, N 2.
Cody M. L., Cody Ch. B. J. Territory size and food in populations of wrens. — Condor, 1972, vol. 74, N 4.
Collias N. E., Collias E. C. The behavior of the West African village weaverbird. — Ibis, 1970, vol. 112, N 4.
Conder P. J. The Territory of the wheater (*Oenanthe oenanthe*). — Там же, 1956, vol. 98, N 3.
Coombs C. J. F. Observations on the rook *Corvus frugilegus* in southwest Cornwall. — Там же, 1960, vol. 102, N 3.
Curio E. Verhaltensstudien am Teauerschnäpper (Beiträge zur Ethologie und Ökologie von *Muscicapa h. hypoleuca Pallas*.) — Zs. Tierpsichol., 1959, Bd. 3.
Daanje A. On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. — Behaviour, 1951, vol. 3.
Dhondt A. A. The regulation of numbers in Belgian populations of great tits. — Dynamics Popul. Proc. Advanc. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. Oosterbeek, 1970. Wageningen, 1971.
Drury W. H. Jr. Studies of the breeding biology of the horned lark, water pipit, lapland longspur and the snow bunting on Bylot Island, Northwest Territories, Canada. — Bird — Banding, 1961, vol. 32.
Enemar A. The density of birds in the subalpine birch forest of the Abisko area Swedish Lapland in 1961. — Lunds univ. arsskr., Avd. 2, 1963, vol. 58, N 12.
Etienne A. Der Einfluss von Testosteron auf das Verhalten junger Stockerpel (*Anas platyrhynchos L.*). — Zs. Tierpsychol., 1964, Bd. 21, N 7.
Ewaschuk E., Boag D. A. Factors affecting hatching success of densely nesting Canada geese. — J. Wildlife Manag., 1972, vol. 36, N 4.
Fretwell St. D., Lucas H. J. Jr. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. 1. Theoretical development. — Acta bioteoret., 1969, vol. 9, N 1.
Gal J. K. Beiträge zur Kenntnis des Geburts — Sterblichkeits — Verhältnisses einiger Vogelarten wahrend Vermehrungsperiode. — Falke, 1968, N 9.
Gibb J. Food, feeding habits and territory of the rock pipit (*Anthus spinoletta*) — Ibis, 1956, vol. 98, N 3.
Glas P. Factors governing density in the chaffinch (*Fringilla coelebs*) in different types of wood. — Arch. neerl. zool., 1960, vol. 13, N 3.
Güttinger H. R. Zur Evolution von Verhaltensweisen und Lautäusserungen bei Prachtfinken (*Estrildidae*). — Z. Tierpsychol., 1970, Bd. 27, N 9.

Hamilton T. H. Species relationships and adaptations for sympatry in the avian genus *Vireo*. — Condor, 1962, vol. 64, N 1.
Harris M. P. Territory limiting the size of the breeding population of the oystercarcher (*Haematopus ostralegus*.) — a removal experiment. — J. Anim. Ecol., 1970, vol. 39, N 3.
Hinde R. A. The biological significance of the territories of birds. — Ibis, 1956, vol. 98, N 3.
Hogan-Warburg A. J. Social behavior of the ruff, *Philomachus pugnax* (*L*). Leiden, 1966.
Höhn E. O. Observations on the breedinf behaviour of grey and rednecked phalaropes.— Ibis, 1971, vol. 113, N 3.
Holm C. H. Breeding sex ratios, territoriality, and reproductive success in the redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). — Ecology, 1973, vol. 54, N 2.
Howard H. E. Territory in bird life. London, 1920.
Hudde H. Beobachtungen über die Verlustquote bei Vogelbruten.— Ornithol. Mitt., 1959, vol. 11, N 8.
Jehl J. R. Patterns of hatching success in subarctic birds.— Ecology, 1971, vol. 52, N 1.
Jehl J. R., Hussel D. J. Effects of weather on reproductive success of bird at Churchill, Manitoba.— Arctic, 1966, vol. 19.
Kerlan J. T., Jaffe R. B. Plasma testosterone levels during the testicular cycle of the redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). — Gen. and comp. Endocrinol., 1974, vol. 22, N 4.
Klopfer P. H. Habitats and territoties, a study of the use of space by animals. New York — London, Basic Books, Inc. N. Y., 1969.
Krebs J. R. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major L.* — Ecology, 1971, vol. 52, N 1.
Kuo Z. Y. Studies on the basic factors in animal fighting. 6 Interspecies coecsistence in birds.— J. Genet. Psychol., 1960, vol. 97, N 2.
Kuusisto P. Studien über die Ökologie und Tagesrhytmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (*L*). — Acta Zool. Fennica, 1941, vol. 31.
Lack D. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen and Co., London, 1968.
Lack D. Ecological isolation in birds. Oxford, Blackwell, 1971.
Laty C. Les populations de passereaux nicheurs d'un marias de moyenne Camargue: etude de leur densite.— Ann. Univ. Provence Sci., 1971, vol. 46.
Leinonen M. Comparisons between the breeding biology of year — old and older females of the white wagtail *Motacilla alba* in Gentral Finland. — Ornis fenn., 1973, vol. 50, N 3—4.
MacInnes C. D., Misra R. K. Predation on Canada goose nest at McConnel river, Northwest Territories.— J. Wildlife Manag., 1972, vol. 36, N 2.
McNeil R. La territorialité: mecanisme de regulation de la densité de population chez certains passeriformes du Quebec. — Naturaliste canad., 1969, vol. 96, N 1.
Maher W. J. Ecology of the long — tailed jaeger at lake Hazen, Ellesmere Island.— Arctic, 1970, vol. 23, N 2.
Manniche A. L. V. The terrestrial mammals and birds of north — east Greenland. — Meddelelser om Grenland, 1910, vol. 45.
Mansfeld K. Nahrungsangebot und Deckung gegen Raubzeug als mitbestimmende Factoren der Siedlungsdichte der Vögel in Kiefernbeständen.— Angewandte Ornithol. 1961, vol. 1, N 1.
May D. J. Observations on the territory and breeding behaviour of the willow — warbler.— Brit. Birds, 1947, vol. 40, N. 1.
May D. J. Studies on a community of willow warblers.— Ibis, 1949, vol. 91, N 1.
Mayr E. Bernard Altum and the territory theory. Proc. Linnaean Soc. N. Y., 1935.
Moksnes A. Quantitative surveys of the breeding bird populations and alpine

habitats in the Nedal area in Central Norwey (1967—1971). — Morv. J. Zool., 1973, vol. 21, N 2.
Moss R. Social organization of willow ptarmigan on their breeding grounds in interior Alaska.— Condor, 1972, vol. 74, N 2.
Myrberget S. Fluctuations in a North Norwegian population of willow grouse. — Proc. 15-th Int. Ornithol. Congr. Hague, 1970, Leiden, 1972.
Nice M. M. The role of territory in bird life.— Amer. Midl. Nat., 1941, vol. 26.
Pasanen S. Piekanan ravintobiologiasta Metsä — Lapissa.— Suomen riista, 1972, N 24.
Peiponen V. A. Verhaltensstudien am Blaukehlchen (*Luscinia s. svecica*). — Ornis fennica, 1960, Bd. 37, N 3.
Recher H. F. Bird species diversity: a review of the relation between species number and environment.— Quant. Ecol., 1971, N 6.
Ricklefs R. E. An analysis of nesting mortality in birds. — Smiths Contr. Zool., 1969, vol. 9.
Ricklefs R. E. Dominance and the niche in bird communities. Amer. Natur., 1972, vol. 106, N 950.
Rittinghaus H. Der Seeregenpfeifer (*Charadrius alexandrinus L.*). — A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1961.
Schmidt E. Das Blaukehlchen.— A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1970.
Snow B. K. A field study of the bearded bellbird in Trinidad.— Ibis, 1970, vol. 112, N 3.
Temple S. A. Plasma testosterone titers during the annual reproductive cycle of starlings (Sturnus vulgaris). — Gen and Comp. Endocrinol., 1974, vol. 22, N 4.
Terres J. K. The wildlife census.— Canad. Audubon, 1962, vol. 24, N 4.
Watson A. Bird numbers on tundra in Baffin Island.— Arctic, 1963, vol. 16, N 2.
Weeden R. B., Theberge J. B. The dynamics of a fluctuating population of rock ptarmigan in Alaska.— Proc. 15-th Int. Ornithol. Congr. Hague, 1970. Leiden, 1972.
Williamson K. Bird census work in woodland.— Bird Study, 1964, vol. 11, N 1.
Wynne-Edwards V. C. The control of population — density through social behaviour: a hypothesis.— Ibis, 1959, vol. 101, N 3, 4.
Wynne-Edwards V. C. Population control in animal.— Sci. Amer., 1964, vol. 211, N 2.
Wynne-Edwards V. C. Feedback from food to population regulation.— Anim. Pop. Relat. Food Resour. Oxford — Edinburgh, 1970.
Zimmerman J. L. The territory and its density dependent effect in *Spiza americana*. — Auk, 1971, vol. 88, N 3.

Н. В. ПЕШКОВА

ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ СТАЦИОНАРА «ХАДЫТА» И ВЛИЯНИЕ ГРЫЗУНОВ НА ТРАВЯНОЙ ПОКРОВ ПОЛИГОНОВ

На территории «Хадыты» представлены следующие типы растительности.

Леса. Особенности температурного и почвенно-гидрологического режима поймы способствуют существованию не только интразональной растительности (луга, болота, кустарниковые заросли), но и «продвигают» на север растительные формации, свойственные плакорным территориям более южных зон. Пойма р. Хадыты, находящаяся в подзоне южной (кустарниковой) тундры и в северной подзоне лесотундры, имеет лесистый характер: северная граница леса в пойме проходит в 30 *км* севернее фактории Харвоты (Добринский, 1970). В пойме среднего течения р. Хадыты почти сплошной полосой тянутся леса, по составу и структуре близкие к северотаежным: ельники (доминант древесного яруса — *Picea obovata*), лиственницы (из *Larix sibirica*), смешанные лиственнично-еловые и елово-лиственничные леса, обычно с примесью березы (*Betula tortuosa*). Встречаются и чистые березняки (из *Betula tortuosa*), характерные для горных и равнинных районов Субарктики. Сомкнутость крон в хвойных лесах поймы р. Хадыты обычно невысока (0,2—0,4), однако на отдельных участках ельников — 0,6—0,7. Много фаутных деревьев (искривленных, многовершинных, суховершинных, со сломанными вершинами), а также сухостоя. Подрост ели по количеству особей приближается к древостою основного яруса. Семенное возобновление лиственницы протекает менее успешно. Береза всех возрастов имеет в основном порослевое происхождение. Подлесок хвойных и смешанных лесов хорошо развит и флористически богат лишь на участках, непосредственно примыкающих к реке: здесь в его составе обычны такие виды как *Betula nana*, *Ribes hispidulum*, *Rosa acicularis*, *Lonicera altaica*, *L. coerulea*, *Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*.

По мере удаления от русла реки происходит обеднение подлеска (остаются лишь ивы и ерник). Наиболее развитым тра-

востоем характеризуются вейниковые типы леса; кроме *Calamagrostis langsdorffii*, в травяном ярусе хвойных и смешанных лесов встречается крупное разнотравье — *Veronica septentrionalis*, *Archangelica* sp., *Veratrum lobelianum*, *Trollius apertus*, а в березняках *Geranium albiflorum*, *Polygonum bistorta*, *Polemonium acutiflorum*.

В вейниковых типах леса травостой дает сплошное покрытие, препятствуя развитию кустарничкового и лишайниково-мохового ярусов (последний иногда бывает выражен в виде небольших разрозненных пятен *Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*, *Cladonia* sp.).

Для всех типов леса характерно участие хвоща (*Equisetum arvense*) в сложении травяного покрова. В кустарничково-зеленомошных типах леса травостой разреженный (*Linnaea borealis*, *Calamagrostis* sp.) или отсутствует. Зато кустарничковый ярус и живой напочвенный покров хорошо развиты (покрытие около 100%). Из кустарничков обычны *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *R. arcticus*, *Empetrum* sp. Основу мохового покрова составляют *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*; менее обильны и встречаются не на всех участках *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Hylocomium proliferum*, *Pohlia* sp. и некоторые другие зеленые мхи. В микропонижениях встречаются пятна сфагновых мхов (*Sphagnum* sp.); лишайники (*Cladonia* sp., *Peltigera* sp.) характерны для микроповышений и вырубок.

Луга. В пойме р. Хадыты распространены различные типы луговых сообществ. Аллювиальные луга представляют чистые заросли (хвощовые — *Equisetum arvense*; мятликовые — *Poa alpigena*) или смешанные, иногда многоярусные, сообщества. Наиболее типичны и занимают наибольшую площадь пижмово-хвощово-злаковые луга, сходные с описанными для поймы р. Полуй (Лесков, 1940). Основу их составляют *Tanacetum bipinnatum*, *Polygonum laxmanni*, *Erigeron* sp., *Solidago* sp., *Crepis nigrescens*, *Arenaria* sp., *Rumex thyrsiflorus*, *R. graminifolius* (разнотравье), хвощ (*Equisetum arvense*) и злаки — *Festuca rubra*, *Bromus sibiricus*, *Deschampsia borealis*, *Poa alpigena*, *Calamagrostis neglecta*; местами примешиваются менее обильные виды злаков — *Roegneria turuchanensis*, *Koeleria asiatica*, *Poa alpina*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Hierochloe odorata*, *Alopecurus alpinus*. На хвощево-злаково-разнотравных лугах (почти при таком же видовом составе) роль доминантной группы переходит к разнотравью. Иногда встречаются монодоминантные — щучковые или овсяницевые — травостои. На самой границе «нулевой» и прирусловой поймы изредка бывает выражена узкая полоса мелкоразнотравно-овсяницевых лугов, образованных в основном *Festuca criophila*, *Antennaria dioica*, *Parnassia palustris*, *Arenaria* sp., *Crepis nigrescens*, *Solidago* sp., *Campanula rotundifolia*, *Erigeron* sp.

В прирусловой и центральной пойме распространены вейниковые, вейниково-крупноразнотравные и крупноразнотравно-вейниковые луга. Кроме *Calamagrostis langsdorffii*, на крупноразнотравных лугах доминируют также *Veronica septentrionalis*, *Archangelica* sp., *Veratrum lobelianum*, *Polemonium acutiflorum*, *Polygonum bistorta*, *P. viviparum*. Изредка встречаются бекманниевые (*Beckmannia syzigachne*) и копеечниковые (*Hedysarum obscurum*) луга, а в бывшей прибрежной зоне спущенного пойменного озера сформировался двукисточниковый (*Digraphis arundinacea*) луг.

Заросли кустарников. Заросли древовидных кустарников — ивняки (*Salix dasyclados*) и ольшаники (*Alnus fruticosa*) — приурочены к прирусловой пойме и обычно имеют хвощово-злаковый травостой. На влажных участках — по берегам озер и ручьев, в мезодепрессиях рельефа — и в пойме, и на плакоре встречаются заросли низкорослых кустарников. Наиболее распространены ерники-зеленомошники (*Betula nana — Polytrichum commune*) и ивняки пушицево-осоковые (*Salix glauca — Carex aquatilis + Eriophorum polystachyon*).

Болота. На территории стационара — в пойме и на плакоре — широко представлены травяно-сфагновые или «тундровые болота из однодольных» (Виелголаски, 1973), иногда с клюквой (*Oxycoccus microcarpus*) и другими кустарничками и травяно-кустраничково-моховые (моховой покров смешанный сфагново-гипновый) болота; в составе травяного яруса — осоки (*Carex rotundata*, *C. limosa*, *C. chordorrhiza*) и пушицы (*Eriophorum vaginatum*, *E. polystachyon* и др.). Кустарниково-кустарничковый ярус состоит из нормально развитых *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus microcarpus*, *Lyonia calyculata*, *Rubus chamaemorus* и угнетенных *Ledum palustre*, *Salix myrtilloides*, *Betula nana*.

Топи. Топи в своем распространении связаны с постоянными или временными водоемами; они встречаются и в пойме, и на плакоре. На территории стационара обычны хвощовые (*Equisetum heleocharis*), осоковые (*Carex aquatilis*), пушицевые (*Eriophorum polystachyon*), пушицево-осоковые (*Carex aquatilis + Eriophorum polystachyon*) топи; реже встречаются небольшие участки сабельниковых (*Comarum palustre*) и вахтовых (*Menianthes trifoliata*) топей.

Тундра. Плакорная часть территории стационара занята осоково-кустарничково-багульниковой лишайниково-зеленомошной тундрой; иногда тундра выходит и на безлесные участки поймы. В кустарниковом ярусе преобладает багульник (*Ledum palustre*, *L. decumbens*), изредка — одиночно ива и ерник. Кустарничковый ярус образован *Vaccinium uliginosum*, *V. gaultherioides*, *V. vitis — idaea* ssp. *minus*, *Empetrum* sp., *Acrtous alpina*, *Rubus chamaemorus*. Доминант травяного яруса *Carex globularis*, менее обильна *C. hyperborea*, иногда встречаются

Таблица 1

Средний запас надземной биомассы растений на участке тундры в окрестностях фактории «Хадыта»

Группа видов	Средний запас надземной биомассы (воздушно-сухой вес), *ц/га*		Отношение среднего запаса надземной биомассы 1974 г. к 1973 г., %	Структура запаса надземной биомассы, %	
	1973 г.	1974 г.		1973 г.	1974 г.
Кустарники	12,88	8,44	65,5	24,8	20,7
Кустарнички	9,44	6,86	73,7	18,2	16,9
Травянистые	2,28	0,86	37,7	4,4	2,1
Мохообразные	14,00	11,26	80,5	27,0	27,7
Лишайники	13,28	13,30	100,2	25,6	32,6
Итого	51,88	40,72	78,5*	100,0	100,0

* Общий запас.

Calamagrostis spp., *Pedicularis* spp., *Pinguicula villosa*, *Hierochloe alpina*, *Eriophorum vaginatum*, *E. russeolum*. Сплошной моховой покров образован *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum congestum*, *D. elongatum*, *Hylocomium splendens*; встречаются также *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *Pleurozium schreberi*, *Drepanocladus uncinatus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum balticum*, *S. lindbergii*, *Aplozia* sp., *Lophozia* sp., *Ptilidium ciliare*, *P. pulcherrimum*. Лишайниковый покров развит на микроповышениях, в его состав входят *Cetraria nivalis*, *C. hiascens*, *C. ericetorum*, *C. elongata*, *Peltigera aphthosa*, *Alectoria* sp., *Thamnolia vermicularis*, *Cladonia uncialis*, *C. coccifera*, *C. mitis*, *C. silvatica*, *C. alpestris*, *Nephroma arctica*.

Микродепрессии рельефа (полигоны) имеют травяной покров в виде чистых одновидовых зарослей осок (*Carex globularis*, *C. hyperborea*) или пушиц (*Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*).

ЗАПАС НАДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ

Осоково-кустарничково-багульниковая лишайниково-зеленомошная тундра плакорных участков стационара «Хадыта» по общему запасу надземной биомассы близка к багульниково-пушицево-моховой с кустарничками тундре стационара «Харп» (Троценко, 1974). Сравнивая величину среднего запаса надземной биомассы на одном и том же участке стационара за два года (табл. 1), из которых 1973 г. был благоприятным для роста растений, а 1974 — менее благоприятным (засушливым), видим, что общий запас претерпевает бо́льшие изменения по сравнению со структурой надземной биомассы, т. е. с процентным соотно-

Таблица 2

Средний запас надземной биомассы растений на двух участках осоково-кустарничково-багульниковой лишайниково-зеленомошной тундры (воздушно-сухой вес), *ц/га*

Группа видов	Правый берег, 1973 г.	Левый берег (окрестности фактории «Хадыта)	
		1973 г.	1974 г.
Кустарники	5,34—9,82	9,44—16,32	6,32—10,56
Кустарнички	2,46—3,46	7,96—10,92	6,20—7,52
Травянистые	0,44—0,76	1,82—2,68	0,64—1,08
Мохообразные	6,80—13,24	10,04—17,96	8,40—14,12
Лишайники	7,64—10,60	11,00—15,56	11,96—14,64
Общий запас надземной биомассы сообщества	26,56—34,08	47,92—56,00	36,66—44,54

шением биомассы растений разных жизненных форм. Исключение составляет лишь одна группа — травянистые растения с однолетними надземными побегами, доля которых изменилась вдвое. Вообще средний запас надземной биомассы и пойменных луговых сообществ и плакорного тундрового в 1974 г. был меньше по сравнению с предыдущим годом и составлял примерно 80% от запаса 1973 г. Различия в общем запасе надземной биомассы на двух участках одного типа тундры можно видеть по данным 1973 г. (табл. 2). Рассматривая в сравнительном плане величину среднего запаса надземной биомассы сообществ, относящихся к разным типам растительности, можно заметить, что травянистые растения в общем имеют бóльший запас надземной биомассы по сравнению с кустарниками и кустарничками.

Средний запас надземной биомассы кустарников и кустарничков в (1974 г.), *ц/га* (воздушно-сухой вес) в разных сообществах был следующим:

	Кустарники	Кустарнички
Кустарниковые заросли:		
ивняк (*Salix dlauca*)	76,32—103,44	—
ерник (*Betula nana*)	60,40—90,64	—
Тундра		
осоково-кустарничково-багульниковая лишайниково-зеленомошная	6,32—10,56	6,20—7,52
Болото:		
травяно-кустарничково-моховое	11,52—18,24	
осоково-сфагновое с кустарничками	5,84—7,36	

Структура надземного запаса биомассы двух видов кустарников в чистых зарослях была следующей:

	Betula nana	*Salix glauca*
Листья	6,68—9,12* / 11,7—13,1	12,92—18,28 / 16,7—18,5
Годичные побеги	0,80—1,44 / 1,5—2,1	2,04—2,92 / 2,5—2,9
Живые многолетние стебли	53,20—76,24 / 84,8—86,8	57,68—78,72 / 78,7—80,7
Общий запас	60,40—90,64 / 100,0	76,32—103,44 / 100,0

* В числителе — биомасса, *ц/га*, в знаменателе — то же, %.

Средний запас надземной биомассы травянистых растений в 1974 г. (воздушно-сухой вес) в разных сообществах был следующий, *ц/га*:

Луг:	
вейниковый	55,28—72,24
двукисточниковый	106,08—116,40
аллювиальный разнотравно-хвощово-злаковый:	
разнотравье	1,84—6,08
Equisetum arvense	6,00—8,08
злаки	5,04—8,56
Топь:	
хвощовая (*Equisetum heleocharis*)	46,20—61,32
осоковая:	
Carex aguatilis	28,52—32,84
Comarum palustre (годичные побеги)	0,92—2,28
пушицево-осоковая:	
Carex aguatilis	14,76—18,20
Eriophorum polystachyon	3,20—4,96
Comarum palustre (годичные побеги)	0,96—1,76
Болота:	
травяно-кустарничково-моховое (*Carex* spp.+*Eriophorum* spp.)	2,08—3,04
травяно-сфагновое (*Carex* spp.+*Eriophorum* spp.)	6,88—9,76
осоково-сфагновое с кустарничками (*Carex* spp.)	13,60—15,04
осоковое (*Carex rotundata*)	13,08—15,56
Тундра:	
осоково-кустарничково-багульниковая лишайниково-зеленомошная (*Carex globularis*)	0,64—1,08

Если учесть при этом, что у кустарников величина годичного прироста едва приближается к 20% от общего запаса надземной массы (тогда как у травянистых растений общий запас надземной биомассы равен ее годичному приросту), можно сделать вывод о том, что в одних и тех же климатических условиях растения разных жизненных форм обладают разными скоростями продукционного процесса.

ВЛИЯНИЕ ГРЫЗУНОВ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ ПОЛИГОНОВ

Фитоценоз — не только источник корма зеленоядных или зерноядных животных, но и, что особенно важно, их убежище и строительный материал для сооружения гнезд. В условиях Хадытинского стационара наибольшее разнообразие условий местообитания и растительного покрова наблюдается в пойме. Пойма р. Хадыты поэтому богата и в фаунистическом отношении (Шварц, Добринский, 1966).

При обычных плотностях популяции мелких млекопитающих потребляют не более 15% запаса растительного корма, или до 7% первичной продукции (Soholt, 1973); по другим данным (Петрусевич, Гродзиньский, 1973), потребление составляет 8—20% первичной продукции. Эти величины вполне сопоставимы с естественными годичными флуктуациями первичной продуктивности.

В связи с этим, видимо, при таком размере использования кормовой базы грызуны не должны заметно нарушать растительный покров своих кормовых участков, во время пика численности того или иного вида потребителей зеленых кормов, возможно, наоборот. В зависимости от размера и времени повреждения растительного покрова кормовых участков, от возраста и биологических особенностей растений, от климатических и погодных условий и многих других факторов (от продолжительности цикла численности животных и от плотности их популяций во время пиков) может происходить полное или частичное восстановление растительного покрова и в ходе многолетней динамики растительности тот или иной процесс может дать бóльший вклад в «итоговое» для данного периода состояние фитоценоза. Опыты с разнотравьем (Качура, 1974), злаками (Братенкова, 1974; Матвеева, 1974), пушицей (Матвеева, 1974) показали, что при значительных нарушениях растительного покрова запас надземной биомассы остается пониженным в течение нескольких последующих лет. Важно поэтому знать, всегда ли интервал между последовательными пиками численности консументов первого порядка достаточен для полного восстановления нарушенного растительного покрова, и равноценны ли в ряде последовательных циклов «зоогенной» дина-

мики растительного покрова сопоставимые стадии — «исходные» и «конечные».

Оценка состояния растительного покрова кормовых участков грызунов может быть надежной только в том случае, если исследования охватывают период времени, соответствующий нескольким последовательным циклам динамики численности консумента и равный продолжительности хотя бы самого короткого климатического цикла. Менее длительные наблюдения могут характеризовать лишь один из возможных путей восстановления растительного покрова, сильно пострадавшего от максимальной нагрузки на фитоценозы во время пика численности травоядных животных. Иллюстрацией одного из возможных путей восстановления травяного покрова осоковых и пушицевых полигонов после воздействия на них копытного лемминга при пике его численности 200 особей на 1 *га* (оценка численности дана С. С. Шварцем) могут послужить наши наблюдения, проведенные в 1973—1974 гг. на участке первой надпойменной террасы правобережья р. Хадыты. Здесь в 1973 г. (год пика численности копытного лемминга) в весенне-раннелетний период травяной покров полигонов был почти полностью нарушен. Однако в тот же вегетационный период началось восстановление травяного покрова, причем у трех видов (*Eriophorum polystachyon*, *E. russeolum*, *Carex hyperborea*) оно не было связано с изменением числа побегов вследствие базального роста поврежденных листьев многолетних побегов; у *Carex globularis* — вида с однолетними надземными побегами проросли почки, которые в нормальных условиях дали бы побеги только в 1974 г. В 1973 г., к моменту достижения максимального запаса надземной биомассы растений, реальный запас ее у *Carex globularis* составил лишь 46% от потенциального, тогда как у пушиц он превышал 90%. Если средний вес одного побега *Carex globularis* на полигонах с восстановленным покровом был вдвое меньше по сравнению с прошедшими полный цикл развития побегами, то у пушиц разница в весе поврежденного и неповрежденного листа едва составляла 10%. Известно, что у *Eriophorum polystachyon* через 25—30 дней после срезания листьев они достигают нормальной длины, свойственной виду в данных экологических условиях (Солоневич, 1956). У растений, восстановление биомассы которых происходит без изменения числа побегов и связано с базальным ростом поврежденных листьев, процент листьев, имевших в 1973 г. повреждения, составил: у пушиц — около 70, у *Carex hyperborea* — 44 от общего числа листьев (к лету следующего года произошло отмирание этих листьев, а новых повреждений в 1974 г. не было: во всех выборках было встречено только два побега *Carex hyperborea* с обгрызенными листьями). В 1973 г. число побегов *Carex globularis* восстановилось на 86%. Погодные условия вегетационного периода 1973 г. благоприятствовали интенсивному нара-

Таблица 3

Состояние травяного покрова полигонов в период максимального запаса надземной биомассы растений

Вид растения и показатель	1973 г.	1974 г.
Carex globularis		
Среднее число побегов на 1 *м*²:		
ненарушенный покров	1088—1352	
восстановленный покров	968—1144	560—720
Средний запас надземной биомассы, *г/м*²		
ненарушенный покров	17,92—20,16	
восстановленный покров	7,99—9,68	8,68—11,72
Средний вес побега, *мг*:		
ненарушенный покров	15,6	
восстановленный покров	8,4	16,3
C. hyperborea		
Среднее число побегов на 1 *м*²	732—876	480—640
Средний запас надземной биомассы, *г/м*²	12,36—17,48	18,44—25,64
Средний вес побега, *мг*	18,5	40,7
Eriophorum polystachyon		
Среднее число побегов на 1 *м*²	380—420	200—280
Средний запас надземной биомассы, *г/м*²	24,96—29,60	10,40—13,60
Средний вес побега, *мг*	70,3	50,5
Средний вес листа, *мг*		
поврежденного	18,1	—
неповрежденного	20,4	15,5
E. russeolum		
Среднее число побегов на 1 *м*²	600—680	320—400
Средний запас надземной биомассы, *г/м*²	12,84—15,24	8,72—10,64
Средний вес побега, *мг*	21,8	28,0
Средний вес листа, *мг*		
поврежденного	7,4	—
неповрежденного	8,1	10,6

Примечание. Весовые показатели приведены для воздушно-сухого состояния биомассы.

станию биомассы растений. Лето следующего года было теплым, сухим. Даже в пойме запас надземной биомассы травянистых сообществ составил поэтому лишь около 80% от прошлогоднего. Недостаточное увлажнение не могло не повлиять и на травяной покров полигонов, особенно на такие влаголюбивые растения, как пушиц.

Таблица 4

Состояние травяного покрова полигонов в год резкого падения (1974 г.) и пика (1973 г.) численности копытного лемминга

Вид растений	Показатели 1974 г. к 1973 г., %	
	Среднее число растений	Средний запас надземной биомассы
Carex globularis . . .		
ненарушенный покров	52,5	53,5
восстановленный покров	60,6	115,6
C. hyperborea	69,6	148,0
Eriophorum polystachyon	60,0	44,0
E. russeolum . . .	56,3	68,0

Известно, что численность побегов отдельных видов травянистых растений характеризуется меньшей амплитудой годичных флюктуаций по сравнению с их биомассой. В обычных условиях изменение запаса биомассы не связано с заметным изменением численности, так как растения реагируют на изменение погодных условий изменением веса побегов.

Рассмотрим данные 1974 г. в сравнении с 1973 г. (табл. 3, 4). У осок и у пушиц уменьшилось среднее число побегов и, по-видимому, величина этого изменения выходит за рамки естественных годичных флюктуаций. В 1974 г., при практическом отсутствии нагрузки на травянистые ценозы, средний вес одного побега был у всех видов, кроме *Eriophorum polystachyon*, выше, чем в предыдущий год. Средний вес одного листа, как и средний вес одного побега, увеличился у *Eriophorum russeolum* и уменьшился у *E. polystachyon* — самого влаголюбивого вида, погодные условия для которого оказались наиболее неблагоприятными.

Запас надземной биомассы пушиц уменьшился (однако разница в отношении его к реальному и потенциальному запасу прошлого года очень мала), а осок — увеличился по сравнению с 1973 г. У вида *Carex globularis* запас надземной биомассы оказался примерно вдвое меньше ненарушенного запаса 1973 г., несмотря на практически одинаковый средний вес одного побега.

По результатам двухлетних учетов численности и биомассы надземных побегов четырех видов травянистых однодольных на полигонах можно сделать следующие предварительные выводы. В год сплошного повреждения зарослей травянистых однодольных происходит значительное (не менее чем на 80%) восстановление числа побегов за счет появления новых побегов из

почек возобновления первого порядка (это характерно для осок — *Carex aquatilis*, *C. globularis*). И все же эти побеги, проходящие неполный период вегетации, не достигают нормальных размеров, и запас их биомассы к концу вегетационного периода в лучшем случае составляет половину ненарушенного запаса (обычно меньше). Растения, восстанавливающие (примерно до 90%) запас биомассы за счет отрастания поврежденных листьев (пушицы *Carex hyperborea*), так же, как и растения, восстанавливающие его за счет роста новых побегов, истощают запас пластических веществ в корневищах и не всегда (в зависимости от продолжительности роста «восстановленной» части побегов) успевают его восполнить в размерах, достаточных для поддержания исходной численности на следующий год. Поэтому если результаты воздействия грызунов в начале вегетационного периода могут быть нейтральными для сообщества, то в конце — вредными, приводящими к последующему снижению численности побегов. Если пики численности травоядных грызунов повторяются часто и при этом не происходит смены кормовых территорий, возможно, что в ходе многолетней (даже в масштабе столетий) «зоогенной» динамики численности травянистых однодольных процессы неполного восстановления будут преобладать. Не случайно запасы надземной биомассы пушиц на исследованном участке субарктической тундры оказались такими же, как в условиях арктической тундры. Периодически повторяющиеся максимальные нагрузки на травянистые ценозы (во время пиков численности мелких травоядных млекопитающих) — один из важнейших факторов, определяющих динамику растительного покрова тундровых полигонов.

ЛИТЕРАТУРА

Братенкова Е. С. Пастбищное использование лугов в лесотундре.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3. Якутск, 1974.

Виелголаски Ф. Е. Типы растительности и биомасса растений тундры.— Экология, 1973, № 2.

Добринский Л. Н. Орнитофауна островных лесов в тундре Приобского Севера.— Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар, 1970.

Качура Н. Н. Вопросы биологии некоторых доминирующих видов луговых сообществ Камчатки.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3. Якутск, 1974.

Лесков А. И. Очерк растительности долины р. Полуя.— Геоботаника, 1940, вып. 4.

Матвеева И. П. Влияние сроков отчуждения надземной фитомассы у пушицы узколистной и арктофилы на их продуктивность в низовьях реки Колымы.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3. Якутск, 1974.

Петрусевич К., Гродзиньский В. Значение растительноядных животных в экосистемах.— Экология, 1973, № 6.

Солоневич Н. Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков.— Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, вып. 2. М.-Л., 1956.

Троценко Г. В. О запасах фитомассы в основных растительных сообществах лесотундры Приобского Севера.— VI симпозиум «Биологические проблемы Севера» (тезисы докладов), вып. 3. Якутск, 1974.
Шварц С. С., Добринский Л. Н. Животный мир Хадыты.— Природа, 1966, № 1.
Soholt L. F. Consumption of primary production by a population of kangaroo rats (Dipodomys merriami) in the Mojave Desert.— Ecol. monogr., 1973, vol. 43, N 3.

СОДЕРЖАНИЕ

Н. Н. Данилов. Роль животных в биогеоценозах субарктики 3
В. Н. Ольшванг. Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре . 31
И. А. Богачёва, В. Н. Ольшванг. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара «Хадыта» 72
И. А. Богачева. Пилильщики *Hymenoptera*, *Tenthredinoidea* и их роль в биогеоценозах Приобского Севера 85
В. К. Рябицев. Продуктивность и этологические механизмы регуляции плотности гнездования и численности птиц на Южном Ямале 104
Н. В. Пешкова. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов 134

УДК 557.486+591.555

Роль животных в биогеоценозах Субарктики. Данилов Н. Н. «Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала». Свердловск, 1977.

Обсуждаются общие принципы изучения функционирования биогеоценозов и роли животных, которые были положены в основу при работах в 1970—1974 гг. на Южном Ямале. Описаны методические приемы и способы решений поставленных задач. Рассмотрены оригинальные и литературные данные о численности и биомассе различных групп животных.

Оценена годовая продукция животного населения наземных местообитаний. Рассчитаны соотношение различных трофических уровней по весу, общая величина энергообмена и участие в нем животных трофических уровней.

Обсуждено воздействие на нижестоящие трофические уровни. Колебания численности грызунов влияют на продуктивность почти всех компонентов биогеоценозов. Оценена связь водных и наземных систем через вынос живого вещества на сушу птицами и при вылете насекомых.

Таблиц 4. Библ. 60 назв.

УДК 557.486+591.555

Биомасса и динамика населения членистоногих мезофауны в Приобской лесотундре. Ольшванг В. Н. «Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала». Свердловск, 1977.

Исследовались видовой состав и продуктивность беспозвоночных мезофауны (высшие высекомые и пауки) на стационарном участке в лесотундре нижнего Приобья в 1970—1973 гг. Найдено более 600 видов насекомых, относящихся к 14 отрядам и 104 семействам, около 50 видов пауков, один вид многоножек и один — сенокосцев. Биомасса указанных беспозвоночных в разных типах растительности составляла 100 *мг/м*^{2} в сыром весе в щебнистых тундрах и болотах и достигала 2 *г/м*^{2} и более в зарослях кустарников, в водоемах — 6 *г/м*^{2}.

Описываются суточные и сезонные изменения биомассы и обилия членистоногих. Отмечается стабильность уровня общей биомассы в течение всего периода исследований.

Таблиц 6. Иллюстраций 1. Библ. 34 назв.

УДК 577.486+591.555

Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара «Хадыта». Богачева И. А., Ольшванг В. Н. «Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала». Свердловск, 1977.

В 1970, 1971 и 1974 гг. проводилось изучение беспозвоночных мезофауны на стационаре «Хадыта» на Южном Ямале. Дается краткий очерк энтомофауны, приводятся данные по продуктивности и обилию насекомых, пауков и дождевых червей.

Таблиц 5. Библ. 9 назв.

УДК 591.555+577.3

Пилильщики *Hymenoptera*, *Tenthredinoidea* и их роль в биогеоценозах Приобского Севера. Богачева И. А. «Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала». Свердловск, 1977.

Пилильщики — одни из наиболее заметных потребителей зеленых частей растений в тундре. В 1970—1974 гг. проводилось изучение фауны пилильщиков в нескольких районах Приобского Севера. Приводится список, включающий 52 вида, с указанием кормовых растений и описанием личинок. Даются материалы по биологическим особенностям и энергетическим потребностям массового вида — ивового пилильщика *Amauronematus harpicola* sp. nov.

На основании анализа данных по потреблению листовой массы в ивовых консорциях делается вывод, что в тундре пилильщики функционально занимают то место, которое в лесах средней полосы принадлежит чешуекрылым.

Таблиц 4. Библ. 42 назв.

УДК 591.555+591.552

Продуктивность и этологические механизмы регуляции плотности гнездования и численности птиц на Южном Ямале. Рябицев В. К. «Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала». Свердловск, 1977.

Описано территориальное поведение 14 видов воробьиных. Обсуждены элементы группового поведения в поселениях неколониальных птиц, внутривидовая агрессивность, размеры токовых территорий, специфичность территориального поведения и значение его как фактора, ограничивающего численность птиц.

Приведена плотность гнездования птиц в пойменном лесу и в тундре. Даны результаты исследования межвидовых территориальных отношений.

Таблиц 9. Иллюстраций 5. Библ. 113 назв.

УДК 577.486+581.524

Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов. Пешкова Н. В. «Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала». Свердловск, 1977.

В статье кратко охарактеризован растительный покров стационара (леса, луга, заросли кустарников, болота, топи, тундра). Приведены оценки запаса надземной биомассы растений луговых и тундровых сообществ; отдельно рассмотрена величина запаса надземной биомассы кустарников и кустарничков (кустарниковые заросли, тундра, болота) и травянистых растений (луга, болота, топи, тундра, осоковые и пушицевые полигоны в тундре). Обсуждается (на основе двухлетних наблюдений) влияние леммингов на состояние травяного покрова тундровых полигонов.

Таблиц 4. Библ. 11 назв.

ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ

сборники научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Микологические исследования на Урале. 6 п. л. Цена 60 коп.

Обобщены материалы исследований микологической флоры Урала за последние годы. Внимание уделено грибам из разных систематических групп: сумчатым, афиллофоровым, агариковым. В статьях рассматриваются вопросы географического распространения грибов в разных ботанико-географических зонах и растительных поясах Урала, прослежена приуроченность грибов к различным биотокам, проанализирована связь грибов с высокими растениями, установлено время образования карпофоров.

Все представленные в сборнике материалы оригинальны и представляют интерес для работников научно-исследовательских биологических учреждений и учебных заведений, практиков лесного хозяйства, студентов биологических факультетов.

Развитие лесообразовательного процесса на Урале. 10 п. л. Цена 1 р.

В серии статей характеризуются почвенно-лесорастительные условия, определяющие формирование типов лесов. Представляют интерес материалы по структуре и строению древостоев в уральских лесах и генетические аспекты плодоношения и восстановления в них. Ряд статей сборника отражает фито- и энтомологические особенности лесов. В сборнике помещены также материалы о начальных этапах формирования современных лесов на техногенных ландшафтах и об истории использования лесов на Урале.

Сборник представляет интерес для специалистов в области лесоведения, биогеоценологии, работников лесного хозяйства.

Заявки направлять по адресу:

г. Свердловск, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

ВЫХОДЯТ В СВЕТ

сборники научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Геоботаника, экология и морфология растений на Урале. 10 п. л. Цена 1 р.

Освещается опыт составления крупномасштабной геоботанической карты в южной тайге Среднего Урала, приводится длительная дендрологическая шкала по лиственнице сибирской, излагаются данные об анатомоморфологических, экологических особенностях и распространении ряда видов.

Книга рассчитана на ботаников, лесоводов, агрономов.

Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье. 10 п. л. Цена 1 р.

В сборнике представлены материалы, отражающие основные результаты работ по интродукции растений, которые получены главным образом в ботанических садах и дендрариях региона. Значительное место занимают работы, касающиеся теоретических аспектов интродукции растений — экологии, внутривидовой изменчивости и систематики, а также работы по новым проблемам интродукции, возникшим в связи с увеличением воздействия на окружающую среду антропогенного фактора. Подводятся итоги практических достижений в области интродукции растений за последние 10 лет.

Заявки направлять по адресу:

г. Свердловск, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

ВЫШЕЛ В СВЕТ

сборник научных статей сотрудников Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Механизм регуляции развития бактериальных популяций. 10 п. л. Цена 1 р.

Проблема саморегуляции живых организмов на уровне популяции интенсивно разрабатывается в нашей стране и за рубежом. В сборнике представлены материалы, отражающие дальнейшее развитие исследований Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР по системам аутометаболической регуляции развития популяций. Впервые рассмотрены особенности такой регуляции на новом объекте — популяциях микроорганизмов — с изучением продукции и опосредованного специфического влияния микробных метаболитов на темпы репликации, генетический обмен и другие факторы микроэволюционного процесса. Часть материалов посвящена характеристике основных энергетических процессов, формирования в клетках окислительных центров, а также состава и физико-химических свойств нуклеиновых кислот, продукции аминокислот, пентидов и азотистых оснований на разных фазах развития популяций микроорганизмов. На основании экспериментальных данных рассмотрена возможность существования систем специфического контроля развития внутри- и межвидовых микробных сообществ, открывающая перспективы новых подходов к решению ряда вопросов практического здравоохранения и микробиологической промышленности.

Материалы сборника представляют интерес для биологов, микробиологов, экологов, генетиков и специалистов микробиологического производства.

Заявки направлять по адресу:

г. Свердловск, ГСП-169, ул. Первомайская, 91.
РИСО УНЦ АН СССР

БИОЦЕНОТИЧЕСКАЯ РОЛЬ ЖИВОТНЫХ В ЛЕСОТУНДРЕ ЯМАЛА

Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 106

Утверждено к печати
Редакционно-издательским советом
Уральского научного центра АН СССР

Редактор *Т. П. Бондарович*
Обложка художника *М. Н. Гарипова*
Техн. редактор *Н. Р. Рабинович*
Корректоры *И. М. Мигачева, В. Б. Белоусова*

РИСО УНЦ № 755—16(77). Сдано в набор 14/XII 1976 г. НС 15174. Подписано к печати 4/VI 1977 г. Формат 60×90 1/16. Усл.-печ. л. 9,5. Уч.-изд. л. 10. Бумага типографская № 1. Тираж 800. Цена 1 р. Заказ 676.

РИСО УНЦ АН СССР, Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.

Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.