Природа поймы Нижней Оби

НАЗЕМНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

ПРИРОДА ПОЙМЫ НИЖНЕЙ ОБИ

НАЗЕМНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

ЕКАТЕРИНБУРГ 1992

УДК 574.4+581.524+591.553

Природа поймы Нижней Оби. Наземные экосистемы. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. Т. 1. ISBN 5-7691-0170-9.

Данная книга открывает цикл публикаций монографического плана, в которых будут сконцентрированы важнейшие результаты исследований природных комплексов поймы Нижней Оби, проведенных сотрудниками Института экологии растений и животных УрО АН СССР.

Том 1 включает материалы по структуре и динамике наземных экосистем. В нем рассмотрен ряд компонентов, слагающих пойменные биогеоценозы (растительность, птицы, млекопитающие), за исключением беспозвоночных животных. В дальнейшем предполагается подготовить монографии по наземным и почвенным беспозвоночным (том 2) и гидробионтам (том 3).

В книге подводятся итоги многолетних исследований наземных экосистем поймы Нижней Оби. Рассматриваются такие вопросы, как почвенный покров, экологическая дифференциация пойменной растительности, флористические группировки пойменных лугов, морфологическая характеристика некоторых видов растений, эколого-генетическая изменчивость и пути адаптации доминирующих видов в растительных сообществах, продуктивность лугов и ее динамика, экологические особенности пойменных лесов, динамика населения птиц и мелких млекопитающих в пойменных биотопах и ряд других. Рассматриваются как теоретические, так и прикладные вопросы. Работа представляет интерес для широкого круга биологов и работников сельского хозяйства.

В написании книги принимали участие доктор биологических наук Л. Ф. Семериков, кандидаты биологических наук В. С. Балахонов, М. И. Брауде, Ф. Г. Гафуров, Б. А. Миронов, Н. Н. Никонова, Н. В. Пешкова, В. В. Плотников, Ю. Ф. Рождественский, В. Ф. Сосин, И. М. Скулкин, Т. В. Фамелис, Л. И. Агафонов, Н. А. Лобанова. Общее научное руководство исследованиями по указанной проблематике осуществлял Л. Н. Добринский.

Табл. 39. Ил. 23. Библиогр. 197 назв.

Ответственный редактор

доктор биологических наук **Л. Н. Добринский**

Рецензенты

доктор биологических наук **О. Я. Пястолова**
доктор биологических наук **В. К. Рябицев**

ISBN 5-7691-0170-9

© УрО РАН, 1992

ВВЕДЕНИЕ

Как известно, создатель учения о биосфере Земли В. И. Вернадский (1863 — 1945) еще в «Очерках геохимии» (1927) выделил «пойменные сгущения жизни». Примерами последних он считал поймы Амазонки, Ориноко, Замбези, Оби и Иртыша. Разумеется, даже в устах Вернадского этот перечень весьма произволен, поскольку в нем не упоминается, по меньшей мере, десяток рек столь же высокого порядка. Удивительно другое, а именно то, что уважаемый всеми нами геолог и популяризатор идей Вернадского А. В. Лапо глубоко убежден, что причисление Вернадским пойм Оби и Иртыша к лику областей сгущения жизни неправомерно: «Современные подсчеты биомассы вносят коррективы в представления Вернадского — большой фитомассой (200—250 т/га) обладают экосистемы поймы только в пределах субтропического и тропического пояса. Поэтому долины наших великих рек Оби и Иртыша примерами сгущений живого вещества служить не могут» (1979, с. 102). Цитированное утверждение продублировано и в новом издании книги «Следы былых биосфер» (1987, с. 102).

Действительно, как будет показано в специальных разделах и главах нашей книги, для пойменных биоценозов даже Нижней Оби упомянутые биологические показатели отнюдь не редкость. Но дело далеко не в этом. Уже со времен А. Гумбольдта (1769—1859) с его универсальным принципом географической зональности природных явлений абсолютные цифровые данные мало кого и мало в чем убеждают: они безусловно справедливы лишь в множественных и комбинативных сопоставлениях. А эти сопоставления однозначно свидетельствуют о том, что на фоне изобилующих (!) более скромными формами биоты таежных и тундровых ландшафтов Евразиатского континента и Северной Америки долины великих и малых северных рек земного шара были, есть и пребудут впредь не только оазисами жизни, но и выдающимися естественными регуляторами глобального экологического равновесия. Иными словами, значение сибирских рек выходит чрезвычайно широко за рамки как чисто биологических, так и узко региональных географических воззрений.

Прежде всего уместно напомнить, что Северный Ледовитый океан, являющийся в подлинном смысле «кухней погоды» для

северного полушария, в относительном выражении обладает самым крупным материковым водосбором: его с полным основанием можно считать «средиземным океаном». При этом только Обь, Енисей и Лена в объеме 1,5 тыс. км^3 пресной воды выносят к своим замыкающим гидрологическим створам ежегодно в среднем около 10,6 млрд гигакалорий тепла (одна гигакалория содержит миллиард калорий). Впрочем, после зарегулирования водохранилищами стока Енисея и Ангары приток тепла из бассейна Енисея уже уменьшился. Во всяком случае, столь внушительный суммарный тепловой «допинг» для жизнедеятельности Арктики и Субарктики поистине неоценим. На Североамериканском континенте в рассматриваемый ряд может быть поставлена лишь р. Маккензи (с р. Атабаской), имеющая протяженность 4241 км, площадь бассейна — 1,7 млн км^2 и среднегодовой сток — 312 км^3.

Обратившись к области весьма отдаленной, но достаточно изученной геологической истории, мы непременно увидим, что территория нынешнего Нижнего Приобья всегда являлась ареной динамичного взаимодействия между системами Западно-Сибирской равнины, Уральской горной страны и прилегающей части арктического морского бассейна. Из пределов Уральской горной страны, когда-то не уступавшей по высоте современным Гималаям, на равнину выносились огромнейшие объемы минерального и органического (!) вещества. Арктический бассейн с его окраинными морями и заливами то расширялся, затопляя почти всю Западно-Сибирскую низменность, то отступал вплоть до 83° с. ш., давая работу мощным пресноводным потокам.

Трудно в это поверить, но еще «каких-то» 700—1000 тыс. лет назад на месте нынешнего Карского моря простиралась суша; Палео-Иртыш огибал подножие Полярного Урала и протекал по нынешней Байдарацкой губе, сливаясь с Палео-Печорой; последняя, как и ныне, начиналась на западном макросклоне Уральской горной страны, но затем проходила на северо-восток через Карские Ворота; Палео-Обь сливалась с Палео-Иртышом примерно на траверсе северной оконечности Новой Земли; наконец, Палео-Енисей (лучше, может быть, Палео-Ангара), как и теперь, впадал в обширный эстуарий арктического океана сам по себе, но рядом с Палео-Обью. Кстати, русло Оби и теперь прослеживается на расстоянии до 200 км в пределах открытой части Карского моря. В сущности, могучими палеореками намыт и полуостров Ямал.

Упомянутых и относительно близких эпизодов геологической летописи вполне достаточно для осознания вообще-то весьма банальной истины, что будущее вряд ли может быть надежно спрогнозировано без ясного понимания хода предыдущих событий, и наоборот. В частности, совершенно очевидно, что крупнейшие месторождения нефти и газа связаны с жизнедеятельностью именно пойменных и особенно дельтовых экосистем ве-

ликих палеорек. В свете этого обстоятельства следовало бы, например, неизмеримо более внимательно присмотреться к вещественно-энергетической природе естественных осенне-зимне-весенних заморов, регулярно потрясающих все грани существования региональной гидробиоты. Думается, что подобные явления, но в гораздо более грандиозных масштабах имели место и в прошлом, а ведь в качестве энергоносителя зоомасса в среднем более чем в 4 раза эффективней фитомассы; условия же транспортировки, реутилизации и захоронения залповым образом исключаемой из оборота зоопродукции раньше могли быть существенно иными.

По створу г. Салехарда Обь ежегодно транспортирует в среднем 13,3 млн т взвешенных наносов, но это оценка примерно четверть — вековой давности. Только будь она даже совсем свежей, она не даст и отдаленного представления о тех колоссальных объемах минеральных веществ, которые река приводит в движение в процессе переработки своего русла и берегов. Недаром же тобольский натуралист и историк П. А. Словцов (1767—1843) на примере именно Оби и прочих великих сибирских рек почти на тридцать лет предвосхитил суть так называемого «закона Бэра» (и Кориолиса-Бабине): вращение Земли заставляет сибирские реки наиболее интенсивно размывать правый берег. Будь все по-другому, и география Сибири была бы принципиально иной. Луговые, кустарниковые и лесные фитоценозы существенно предохраняют ландшафты поймы от всевозможных сокрушительных деформаций. В такой же последовательности они сменяют друг друга в ходе неустранимых многолетних и вековых аллювиальных сукцессий растительного покрова.

Чрезвычайно весомой и уникальной принадлежностью поймы Нижней Оби являются так называемые «сора», т. е. мелководные озеровидные расширения русла второстепенных проток самой Оби или устьевых отрезков ее притоков. Рыбы в них находят превосходные нагульные пастбища, водоплавающие птицы — особо благоприятные условия для гнездования и линьки, к тому же сора весьма эффективно регулируют гидрологический режим вышележащих водотоков. К сожалению, приходится вновь напоминать, что всего лишь 1 т нефтепродуктов достаточно для того, чтобы вывести из строя до 12 км^2 акватории сора.

Животный мир поймы очень чутко реагирует на малейшие изменения ее обводненности как в пространстве, так и во времени. Жизнедеятельность популяций животных любой таксономической принадлежности осуществляется здесь, как правило, в залповых ритмах, что подвергает структурно-функциональную организацию соответствующих биоценозов серьезным испытаниям. По балансу отдельных веществ иные биоценозы то и дело оказываются на грани самоотравления, и лишь регулярные паводки приводят все в относительное равновесие.

На примере поймы особенно отчетливо видно, что универ-

сальным естественным механизмом жизнедеятельности экосистем любого ранга является с т о к, понимаемый в широком смысле как вынос, транзит и аккумуляция вещества (в том числе живого), энергии и информации. Фундаментальные законы сохранения массы и энергии (в замкнутых системах) придают в идеале всем представлениям о стоке математически строгое выражение и логически безупречную форму. Разумеется, и вещество может быть энергоносителем, а информация содержится как в веществе, так и в потоках энергии.

В природе практически не существует замкнутых конструкций, потому именно сток в обозначенном выше понимании организует экосистемы ландшафтно-географической размерности в непрерывный и целостный биогеоценологический покров Земли.

Поведение вещества, энергии и информации таково, что экосистема может быть сточной (выносной, «продуктивной») по веществу, но это не значит, что она сточная также по энергии и информации. Любая горная система, например, является сточной по веществу, но транзитной по энергии и аккумулятивной по информации. И точно так же речная пойма представляется системой, во всех упомянутых отношениях транзитно-аккумулятивной. Наконец, в экосистемах дельты реки преобладает аккумулятивная функция. Таким образом, в природе экосистем любого типа соблюдается своего рода б а л а н с е с т е с т в е н н ы х ф у н к ц и й. В пределах последнего и следовало бы субординировать конкретные проявления того или иного вещества, отдельных видов энергии, а также запечатленной в них информации.

Мы посчитали необходимым вынести в преамбулу всей книги изложенные выше постановочные теоретические соображения, поскольку в специальных разделах уже не будет возможности в достаточной мере абстрагироваться от конкретики и возвыситься над разрозненностью фактических данных. Вопиющий разрыв между теоретическими предпосылками и практическими результатами полевых исследований, на наш взгляд, может быть преодолен не столько путем дополнительных экспериментальных наблюдений (да еще по обычным методикам), сколько путем упорных размышлений над интегральными м о д е л я м и основополагающих природных явлений и процессов, которых не так уж и много. К числу последних как раз и принадлежит «его величество» сток.

Возвращаясь к экологическим проблемам бассейна Нижней Оби, нельзя не отметить, что мало найдется территорий даже на земном шаре в целом, которые бы осваивались современной техникой так же безалаберно и в столь же бурном темпе. А это обстоятельство возбуждает ряд эколого-экономических и даже политических коллизий, «чреватость» которых часто осознается лишь позже, когда уже очень трудно что-либо исправить. За нашими действиями на Тюменском Севере все более пристально следит весь цивилизованный мир, но ответственность разделить

не с кем. Между тем психология временщиков насаждается здесь уже не в одном поколении людей.

Мы не затрагиваем особо вопросов экологии человека, справедливо подразумевая, что они принадлежат к области медико-биологических, а еще больше — социально-экономических исследований. К тому же адаптационные способности человека неизмеримо выше, чем у большинства прочих видов высших организмов. Поэтому, например, с точки зрения рыбного хозяйства нормативы качества воды в несколько раз более строгие, чем с точки зрения здравоохранения.

Предки нынешних ненцев и хантов — самодийцы проникли в Нижнее Приобье из верховьев Иртыша и Оби еще в III—IV вв. Л. Н. Гумилев (1972) объяснил это и многие другие переселения народов в статье под красноречивым названием «Изменения климата и миграции кочевников». Как бы то ни было, а приспособление «бывших самодийцев» к местным условиям происходило на протяжении жизни 80—90 поколений.

Русские появились на берегах Нижней Оби еще в XI в., но интенсивная колонизация Обского Севера началась лишь с конца XVI в. Таким образом, потомки ранних русских переселенцев адаптировались здесь на протяжении жизни около 20 поколений. Медики же считают (Казначеев, 1983), что процесс адаптации человека к условиям Крайнего Севера охватывает в среднем период в два-три года, но затрагивает все физиологические системы организма, вплоть до субклеточного уровня. У прочих видов животных для этого потребовалось бы множество поколений, а результаты выразились бы в появлении новых внутривидовых подразделений.

Хроника колонизации Тюменского Севера необъятна: она охватывает сотни знаменательных дат, сотни славных имен и неисчислимое множество географических наименований. Но есть на Ямале озерко, которое называется Луци-Хамо-То, что в переводе с ненецкого означает «Озеро, где погибли русские». И это забытое название, пожалуй, лучше всего отражает героическую и драматическую суть рассматриваемого исторического процесса.

Известны старинные китайские карты, на которых показаны проходы из низовьев Оби на Печору, поскольку здесь пролегал древний торговый путь. В 1525 г., как полагают, московским дьяком и крупным дипломатом Д. Д. Герасимовым была составлена первая карта Северного Ледовитого океана для участка между устьями Северной Двины и Оби. В 1587 г. основан Тобольск, и тогда же была снаряжена экспедиция, возглавляемая «московским гостем» Лукой. Ей предписывалось пройти судами до устья Оби и далее к Енисею. Лука и большая часть его спутников погибли, но в Москву был доставлен отчет, который в 1609 г. был издан в Голландии. В 1598 г. по заданию Москвы «служилый человек» Федор Дьяков успешно обследовал Тазовский полуостров, после чего уже в 1601 г. князем М. Шаховским с каза-

ками поставлен знаменитый Мангазейский острог (на р. Таз). Бурный расцвет и скорый упадок Мангазеи был обусловлен главным образом политическими обстоятельствами: в 1619 г. царский указ запретил «морской ход» в Мангазею; в Югорском Шаре, на о. Матвеевом и на Ямальском волоке содержалась стража, которой следовало «...проведывать про немецких людей, чтобы отнюдь в Сибирь в Мангазею немецкие люди водяным путем и сухими дорогами ходу не приискали...». В 1642 г. Мангазея полностью сгорела, но воинский гарнизон был выведен из нее лишь в 1672 г. А ведь только с 1630 по 1637 г. из Мангазеи вывезли полмиллиона одних собольих шкурок!

Петр I в 1721 г. посылал в устье Оби «людей сведущих в мореплавании, географии и астрономии». Обско-Енисейский отряд Великой Северной экспедиции 1733—1743 гг. возглавлял Дмитрий Овцын. Декабрист — сибиряк Г. С. Батеньков (1793—1863) за несколько лет до восстания выработал «Положение о приведении в известность земель в Сибири», затем в журнале «Сын Отечества» опубликовал серию статей под единым заголовком «Общий взгляд на Сибирь» и, наконец, составил «Устав об управлении инородцами», получивший позднее силу закона.

«Тюрьма народов», за каковую мы и до сих пор почитаем царскую Россию, проводила вообще довольно-таки «странную» политику. Так, в наставлении Адмиралтейств-коллегии экспедиции И. Биллингса (сподвижника Дж. Кука, поступившего на службу в русский военно-морской флот) еще в 1785 г. (правление Екатерины II) было сказано: «Постарайтесь также, сколько возможно, сведать о земле чукчей, силе и нравах сего народа и при случае потщитесь своим поведением споспешествовать утверждению сего народа в зависимости России и в добром мнении о кротости правления, под которым они находятся». Аналогичными инструкциями руководствовались и все другие исследователи и путешественники. Поражает также комплексность научного подхода к объектам исследования, чего мы без особых успехов добиваемся и теперь. Например, финский этнограф и лингвист М. А. Кастрен (1813—1852), побывавший в Обдорске (так тогда назывался Салехард), а также в бассейнах Иртыша и Енисея, имел от Российской Академии наук задание помимо всего прочего собирать сведения «...о климате и зависящих от оного условиях растительности..., об обыкновенном изменении времен года, о вскрытии и замерзании рек и озер, о произрастании хлебов и других употребительных растений».

В 1771 г. академик П.-С. Паллас (1741—1811) направил своего спутника В. Ф. Зуева (1754—1794) в самостоятельный маршрут из Тобольска в Обдорск и далее на север к берегам Карского моря... А ведь маститому академику было в ту пору 30 лет (и пребывал он в этом ранге уже четыре года). Василию же Федоровичу едва исполнилось 17 лет, и комментарии здесь попросту излишни. Наконец, не чуждым для тех времен было и столь

пропагандируемое нынче меценатство: известный «негоциант» и промышленник М. К. Сидоров употребил практически все свое колоссальное состояние (около 2 млн руб.) на технико-экономическое освоение Сибири и преимущественно на прокладку морских путей к устьям великих сибирских рек, снаряжая корабли, учреждая даже международные премии и финансируя научные экспедиции.

Но на страницах истории запечатлено и многое другое. Так, тот же Михаил Константинович Сидоров в 1867 г. обратился к наследнику престола с запиской «О средствах вызволить север России из бедственного положения», на что от генерал-адъютанта Зиновьева получил следующий ответ: «Так как на севере постоянные льды и хлебопашество невозможно и никакие другие промыслы немыслимы, то, по моему мнению и мнению моих приятелей, народ надо удалить с севера во внутренние страны государства, а вы хлопочете наоборот и объясняете о каком-то Гольфштреме, которого на севере быть не может. Такие идеи могут проводить только помешанные».

Между тем уже в 1876 г. П. И. Матвеев в бассейне р. Щучьей проводит изыскания прямого водного пути из Оби в Байдарацкую губу. В конце прошлого и в начале нынешнего века снаряжается внушительная серия преимущественно морских полярных экспедиций, маршруты которых пересекались в Карском море. Так, в 1894 г. была организована Обь-Енисейская экспедиция под руководством А. И. Вилькицкого. Иные экспедиции бесследно исчезали, и тогда даже международными усилиями организовывались их поиски. Популярность этих исследований в обществе была чрезвычайно велика.

В советское время исследования Нижнего Приобья не прекращались, но в них стали преобладать чисто инженерные изыскания: уже в 1921 г. гидрографическим судном «Таймыр» была описана Байдарацкая губа, в 1930 г. составлена лоция Карского моря, в 1949 г. сдан в эксплуатацию участок железной дороги Сейда-Лабытнанги; тогда же начато, а в 1953 г. прекращено строительство линии Салехард — Игарка (печально знаменитая 501-я стройка); в 1966 г. пущена железнодорожная ветка Ивдель — Обь; наконец, в 1986 г. начато строительство ветки Лабытнанги — Харасавэй.

Таковы лишь некоторые достаточно впечатляющие исторические эпизоды, которые показывают, что Нижнее Приобье никак нельзя считать забытой окраиной страны. Нынешний Тюменский Север — это клубок политических, социальных, экономических и экологических проблем. В Ямбурге, например, государство расходует на жилищно-бытовое и прочее обустройство одного человека до 40 тыс. руб., а в Катровоже коренные местные жители с трудом отстаивают родную экосистему бассейна р. Соби от добытчиков гравия; нефтегазодобытчики готовятся в штурму Ямала, а Ямало-Ненецкий автономный округ объявляет о своем

суверенитете; люди все больше уповают на унизительные заморские подачки, а пойменные луговые обские угодья вряд ли используются и на 5 %. На всем этом фоне наука так и не выработала сколько-нибудь эффективной и целостной экологической стратегии, необходимой при технико-экономическом освоении столь обширного края. Но могло ли быть иначе, если на фундаментальные исследования в Тюменской области ежегодно отпускается столько же средств, сколько их требуется для бурения... всего трех скважин (Сов. Россия. 23.12. 88 г.)?

Ведь неясно даже, где начинается и где кончается бассейн Нижней Оби. Можно считать от устья Иртыша до замыкающего створа, т. е. до Салехарда, включая устье Полуя. В этом случае площадь бассейна Нижней Оби составит около 260 тыс. км^2. И это будет площадь побольше Великобритании или Югославии. Можно продлить территорию бассейна до Надымского и Ямсальского баров, т. е. включить в нее дельту Оби, а также бассейны Щучьей и прочих южноямальских рек, поскольку именно от входных буев упомянутых баров ведется исчисление протяженности реки и морская навигационная обстановка сменяется на речную. Наконец, более чем уместно вспомнить, что Салехард отстоит на 1094 км от морского траверса Обской губы. На всем этом грандиозном протяжении гидрологические и экологические проявления стока Оби причудливым образом взаимодействуют с водами Карского моря. Обская губа — это своего рода «буферное соединение» между бассейном собственно Оби и Мировым океаном. Площадь бассейна Нижней Оби с Обской губой составит около 800 тыс. км^2 (это все равно что к площади Италии присоединить площадь Испании). И в этом случае Надым, Пур и Таз есть не более чем притоки Оби.

С экологической точки зрения, с позиций системного подхода и с учетом палеогеографической ретроспективы именно так и следует рассуждать, выделяя к тому же и в пределах Карского моря область, зависимую от стока Оби. Нам неизбежно придется руководствоваться этой логикой, если мы захотим понять реальные природные взаимодействия в крупных экосистемах, типа «субконтинент — океан».

Наши конкретные исследования пока что не выходят за рамки отдельных ключевых участков, рассредоточенных между Ханты-Мансийском и бассейном р. Хадытаяхи, с одной стороны, а также между Полярным Уралом и долиной Нижней Оби — с другой. В сущности, мы еще не миновали сугубо инвентаризационного этапа исследований и не успеваем проследить за динамикой явлений. Думается, что для успеха дела следует вырабатывать достаточно гибкие и универсальные теоретические подходы и одновременно накапливать и систематизировать разнообразный фактический материал. Решению главным образом именно последней задачи и посвящена данная книга.

Глава 1.

ПОЙМЕННЫЕ ПРИРОДНО-ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ ОБИ

Исторический опыт развития взаимоотношения человека с природой показывает, как велика роль пойменных ландшафтов в становлении цивилизации во всех частях света. Давно признано, что речные поймы наиболее оптимальны для жизнедеятельности человека и осваиваются в первую очередь. Это хорошо прослеживается в истории древних государств по поймам таких крупных рек, как Нил, Днепр, Дунай, Тигр, Амударья и т. д. Утрачивали плодородие пойменные земли — ослабевали и даже исчезали с лица земли целые государства.

Непрерывно возрастающий обмен веществом и энергией между человеком и окружающей средой все в большей степени и наиболее ярко проявляется во всех его ракурсах именно в пойменных ландшафтах — природных образованиях — с транзитно-аккумулятивным характером потока веществ. Достаточно взглянуть на любую географическую карту, и вы увидите, что основная масса населенных пунктов приурочена к рекам. Однако во всех случаях хозяйственного освоения пойменных земель человек в первую очередь сталкивается с высокой пространственной и временной изменчивостью пойменных природных территориальных комплексов (ППТК). Игнорирование или недоучет последних, как правило, приводили к катастрофическим последствиям. Опыт анализа этих последствий, а также необходимость освоения новых земель в регионах интенсивного экономического развития, наряду с проблемами рационального природопользования, ставят перед исследователями задачи разработки прогноза предельно допустимых норм антропогенных нагрузок на ППТК, которые в перспективе исключали бы нежелательные для хозяйственной деятельности человека природные явления.

Многообразие задач и направлений таких исследований выдвигает необходимость выделения ведущих аспектов для концентрации усилий ученых. В последние десятилетия таковыми стали комплексные эколого-географические системные исследования ППТК. Основу их обычно составляет инвентаризация природных объектов. При этом от выбора учитываемых единиц за-

висит сведение к минимуму потерь информации. Поскольку фация географическая является неделимым элементарным природным территориальным комплексом (ПТК) и основным объектом комплексных наземных описаний, то ПТК поймы нижнего течения Оби в этой работе будут рассмотрены на данном иерархическом уровне — на уровне микроландшафтов.

Особенности климата нижнего течения Оби. Пойма нижнего течения Оби относится к области атлантико-антарктического влияния умеренного пояса (Алисов, 1969). Это избыточно влажная зона с большим количеством солнечной радиации летом и значительной годовой амплитудой температуры воздуха. Количество выпадающих осадков за год сравнительно невелико и составляет 450 — 465 мм в районе пос. Мужи. Основная масса осадков выпадает в летние месяцы (июнь — август, 45—40 %), а на зимние (декабрь — февраль) приходится всего лишь 10—18 % от годового количества.

Годовое количество часов солнечного сияния составляет около 1350, основная доля которого приходится на весну и лето. В середине лета суммарная радиация достигает 15,5 ккал / см^2.

Лето длится около 60 дней и заканчивается в конце августа с наступлением заморозков. Зима начинается в последней декаде октября. Высота снежного покрова на пойме в среднем достигает 45—50 см.

Средняя годовая температура воздуха в районе пос. Мужи составляет —4,3 °С. Абсолютные максимальные температуры воздуха — в июле и августе, достигают 35 °С, а минимальные — в феврале, достигают —58 °С. Период со средней суточной температурой выше 0 °С составляет 135 дней, выше 10 °С — 67 дней (с 20 июня по 25 августа). Последний приближается к продолжительности вегетационного периода (70 дней). Сумма температур выше 10 °С составляет от 500 до 1100 °С.

Температурный режим верхних почвенных горизонтов (0—30 см) очень пестрый и обусловлен характером биогенно-аккумулятивной толщи самой почвы и состоянием растительного покрова. Для него типичны гребнеобразные ходы изотерм, обусловленные микрорельефом поймы. Межгривные и межкочкарные пространства прогреваются плохо, а гривы и кочки — лучше. Разница температур при этом может достигать до 2,0 °С. Среднегодовая температура поверхности аллювиальных дерново-глеевых тяжелосуглинистых почв среднего яруса поймы составляет —4,8 °С. В целом почвы исследуемого отрезка поймы Оби по температурному режиму относятся к длительно-сезоннопромерзающему типу (Димо, 1972). Оттаивание минеральных почвогрунтов, как суглинистых, так и песчаных, в резко гидроморфных условиях поймы исследуемого региона затягивается до конца августа, а в отдельные наиболее холодные годы наблюдаются перелетки на глубине 1,0—2,0 м. Возможно, что такие перелетки некоторыми исследователями были приняты за многолетнемерз-

лые почвогрунты на пойме исследуемого отрезка Оби. Островные многолетнемерзлые почвогрунты встречаются только за пределами Мужинского природного пойменного района — в дельтовой части Оби ниже Салехарда. В этом регионе поймы Оби многолетнемерзлые почвогрунты подстилают до 75 % территории (Новиков, 1971).

1.1. ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПОЙМЫ

Речная сеть Оби пережила три основных этапа формирования (Земцов, 1979). На первом этапе (средний плейстоцен) в результате интенсивной абразивной работы при максимальной многоводности выработалась долина шириной до 300—350 км, которая врезана в породы неогена и палеогена. На втором этапе (поздний плейстоцен) произошло формирование вторых и третьих надпойменных террас в результате новейших тектонических движений и изменений климатических условий. Ширина позднеплейстоценовой долины достигает 100 — 120 км, как правило, она заложена аллювиальными, аллювиально-озерными отложениями мощностью несколько десятков метров. Собственно пойма реки и новейшие надпойменные террасы сформировались на третьем этапе, продолжительность которого равняется около 10 тыс. лет (собственно голоцен). Ширина современной поймы достигает 40—60 км.

Для исследуемого отрезка долины Оби характерны хорошая выраженность второй и фрагментарность первой надпойменных террас и наличие их останцев в пределах поймы. По нашим данным, первые надпойменные террасы как аллювиально-аккумулятивные образования возвышаются над среднемноголетним уровнем межени более чем на 5,5 м (отметка максимального уровня паводка за последние анализируемые 50 лет).

Пойма нижнего течения Оби в геоморфологическом отношении не однородна не только в продольном, но и в поперечном направлениях. Весьма неоднородна она и по гидрологическим условиям. Используя в основе типы пойменных земель нижнего течения Оби И. Б. Петрова (1979), мы выделили пять типов пойменных массивов — геоморфологических образований со свойственными только им структурами почвенного покрова и набором фаций (на уровне сложных урочищ).

Первый тип. Массивы острова в русле основной гидросети — новейшие аккумулятивные образования, как правило, с симметричными структурами, открытыми в ухвостье.

Второй тип. Массивы у основной гидросети и крупных проток, относительно повышенные, блюдцеобразно обвалованные одними или несколькими прирусловыми гривами и с соровыми понижениями в центре. Имеются омоложенные участки нало-

женного прирусловья и сбросные каналы с соровых понижений. Структуры вытянутые, незамкнутые, параллельные к руслу.

Третий тип. Массивы у вторичной гидросети, пониженные, блюдцеобразные, обвалованные, часто со смытыми прирусловыми гривами, с центростремительным строением дренажной сети в сорах. Характерны наличие «сбросных каналов», открытых в гидросеть реки, и высокая насыщенность озерами. Преимущественно с кольцевыми структурами.

Четвертый тип. Приматериковые, возвышенные, пологонаклонные к руслу, гривистые, старичные, проточно-соровые, чаще с параллельными к руслу структурами. Насыщенность озерами не высокая.

Пятый тип. Останцево-гривистые, проточно-соровые, очень выровненные, с выположенными прирусловыми гривами, многосоровые, многосточные, очень разнообразной структуры. Имеют, как правило, громадные размеры. Насыщенность озерами средняя.

Выделенные типы пойменных массивов специфичны только для русловой многорукавности с разветвленной вторичной гидросетью, столь характерной для исследуемого отрезка поймы нижнего течения Оби. На основе геологии и геоморфологического строения по типу преобладающего руслового процесса и определенному набору типов пойменных массивов на отрезке реки от пос. Азовы до пос. Шурышкары И. Б. Петров (1979) выделяет Мужинский природный пойменный район. Река здесь распадается на множество рукавов, формируя вторичную гидросеть. Такую пойму принято называть проточно-островной поймой.

В пределах каждого типа пойменного массива в зависимости от его геоморфологического облика различают прирусловую, центральную и притеррасную части. Причем на некоторых типах пойменных массивов эта традиционная схема В. Р. Вильямса (1950) оказывается неполной. Например, на вторых и третьих типах пойменных массивов отсутствуют притеррасья.

На пойме нижнего течения Оби встречаются уникальные геоморфологические образования — останцы надпойменных террас. Согласно нашим исследованиям, среди них следует различать собственно останцы надпойменных террас и новейшие аккумулятивные формирования, поверхности которых вышли из-под непосредственного влияния режимов поемности и аллювиальности. Геоморфологически порой трудно их отличать друг от друга. Однако анализ литологического строения, гидротермического режима, почвенно-растительного покрова позволяет достаточно надежно диагностировать их различие в происхождении (более подробно будет описано далее).

На долгопоемных ландшафтах по продолжительности стояния паводковых вод вычленяются вертикальные уровни, или высотные экологические пояса (Шенников, 1941; Шраг, 1953). Каждый высотный уровень характеризуется не только своим геомор-

фологическим обликом и режимом поемности, но и свойственным только ему набором почв и растительных сообществ. Таких высотных уровней в исследуемом отрезке поймы Оби нами выделено три — высокий, средний и низкий (Гафуров, Скулкин, 1986). По характеру почвенно-растительного покрова, режиму поемности эти три уровня разделены на шесть подуровней.

1.2. ГИДРОЛОГИЯ И ГИДРОГЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ ПОЙМЫ

Площадь бассейна Оби составляет около 3,0 млн км^2 при длине 3676 км. Ее годовой сток около 394 км^3. На всем протяжении Оби преобладает летний сток. Сток по сезонам в районе г. Салехарда распределяется следующим образом: зима — 8,4 %, весна — 14,6, лето — 56, осень — 21 % (Гвоздецкий, Михайлов, 1978). Анализ многолетних колебаний годового стока в нижнем течении у г. Салехарда с помощью нормированных разностных интегральных кривых модульных коэффициентов, построенных за 1930 — 1981 гг., показал, что многоводные и маловодные периоды четкой периодичности не проявляют (Маркова и др., 1984), хотя можно обнаружить фазы многоводных и маловодных лет. Однако имеются и противоположные данные, говорящие в пользу чередования 5—12-летних циклов водности (Кузин, 1970).

На основе номограмм зависимости длительности затопления от высотных отметок местности при 50 % обеспеченности максимального уровня весеннего половодья было установлено, что высокая пойма заливается не более чем на 30 дней, средняя — на срок от 30 до 75, а низкая — более 75 дней. В наиболее многоводные годы (5 % обеспеченности) эти значения соответственно достигают 90, 115 и более 115 дней, а в годы с минимальной обеспеченностью (95 %) — 5, 40 и более 40 дней.

Среди наиболее заметных гидрологических особенностей поймы нижнего течения Оби — это наличие подпорных явлений. Подпоры, распространяясь на значительные расстояния по протокам в глубь поймы, приводят к существенному изменению уровенного режима самих проток, а также сказываются на режиме почвенно-грунтовых вод. Подпорные явления, обусловленные ветронагонными волнами с Обской губы, могут на значительное время не только задержать сброс паводковых вод, но и вызвать некоторый подъем уровня воды в гидросети реки.

В целом, несмотря на наличие обширной вторичной гидросети и сбросных каналов, обеспечивающих довольно быструю разгрузку поверхностных вод, пойменные массивы в силу их сильной выположенности, тяжелого гранулометрического состава почвогрунтов и их длительно-сезонномерзлотного состояния повсеместно переувлажнены.

С гидрогенными процессами в речных поймах наиболее тесно связаны смыв и переотложение аллювия. В гранулометрическом составе взвешенных частиц в воде реки у г. Салехарда значительную долю занимают частицы размерами менее 0,01 мм. Причем эта доля значительно возрастает к осени за счет уменьшения доли песчанистых частиц. Наличие более крупных, чем песок, частиц не обнаружено. Средняя мутность воды в течение года колеблется в среднем от 10,0 г/м^3 в мае до 100,0 в середине июня и снижается до 20,0 г/м^3 в середине сентября. Основным источником материала, поступающего в обские воды во время половодья, является размыв берегов. Мощность ежегодно откладываемого слоя аллювия зависит от концентрации этих частиц в водных потоках и скорости течения пойменного потока, от глубины и продолжительности затопления, а также расстояния от места их поступления на пойму до мест отложения (Барышников, 1984). На пойменных массивах у основной гидросети толщина наилка изменяется от десятков сантиметров на прирусловье до долей миллиметров в глубь поймы. Причем по мере удаления от прирусловья толщина наилка снижается достаточно быстро (на удалении 500 м почти в 10 раз).

Химический состав ежегодно откладываемого наилка отличается нейтральной реакцией водной суспензии. Сумма поглощенных оснований в наилке может достигать 50 мг·экв/100 г образца. В составе поглощенных оснований преобладает кальций. Доля общего углерода в илистых отложениях превышает 10 %. Содержание подвижных соединений фосфора невысокое и не превышает 2 — 4 %. В составе илистого аллювия отмечены высокие значения подвижных соединений калия и железа (соответственно 50 — 65 и 4000 — 8000 мг/100 г образца). Порой после паводка поверхности соров полностью покрыты ржавой пленкой оксида железа, преимущественно связанного в органо-минеральные комплексы. В валовом химическом составе аллювия пойменной фации по сравнению с аллювием речной фации отмечается повышенное содержание железа, марганца, фосфора, магния, калия, кальция и других элементов, кроме кремния, содержание которого падает.

Будучи транзитно-аккумулятивными, пойменные ландшафты помимо ежегодно откладывающегося аллювия получают большое количество растворенных веществ, насыщаясь паводковыми водами. Собственно речные воды слабо минерализованы, и в межень их минерализация не превышает 200 мг/л. По составу растворенных веществ речные воды относятся к гидрокарбонатному классу с гидрокарбонатно-кальциево-магниевым составом (Посохов, 1985). Химический состав воды, степень ее минерализации в течение периода открытой воды подвержены большим колебаниям. В своем нижнем течении Обь имеет гораздо большую окисляемость, повышенное содержание в воде соединений железа, нитритов, нитратов, хлора и органического вещества,

нежели в среднем и верхнем течениях. Вода имеет желтовато-коричневый цвет, который обусловлен высоким содержанием растворенных и коллоидных органических веществ (до 30 мг/л и более). Причем во время половодья отношение органического вещества к минеральному в воде, как правило, выше 1,0. Поэтому повышенное содержание валового углерода наблюдается даже на тех отложениях аллювия, на которых еще нет и пионерных почв. За счет высокого содержания полуторных оксидов происходят коагуляция и осаждение растворенного органического вещества из обских вод на пойменные ландшафты. Причем количественная и качественная характеристика аллохтонного привноса веществ на пойменные ландшафты различна в различных морфогенетических частях пойменных массивов. Аллохтонный привнос на прирусловье беднее по качественному составу, но относительно богаче по количеству, нежели на центральнопоемных ландшафтах, где меньший по количеству аллювиальный привнос имеет лучшую качественную характеристику.

В целом следует отметить, что на пойме нижнего течения Оби ландшафты в большей степени испытывают влияние гидрогенных процессов и в меньшей степени — зональных биогеографических факторов. Это создает неповторимый облик уникальных ППТК исследуемого региона.

1.3. ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЙМЕННЫХ МИКРОЛАНДШАФТОВ

Пойма — сложное природное образование, продукт жизнедеятельности реки, результат перемещения русла по долине — имеет облик, соответствующий образующему ее водотоку (Барышников, 1984). Материалы наших натурных измерений и наблюдений на топоэкологических профилях, заложенных на ключевых участках, а также плановая почвенная съемка показали, что процессы формирования облика ППТК на разных участках поймы протекают не одинаково. В зависимости от трех основных выявленных групп процессов, созидающих пойменные ландшафты (режимов поемности, аллювиальности и дренируемости), формируются почвенно-растительные комплексы со сложными взаимосочетаниями их отдельных компонентов, которые в пределах даже одной ландшафтной разности могут иметь различия в возрасте. В частности, на притеррасьях можно часто встретить в той или иной степени погребенные торфяники, возраст которых порой датируется более ранней стадией их развития, чем современные торфяные отложения. Порой эти торфяные отложения выходят на поверхность.

На одних и тех же высотных уровнях, на одинаковых геоморфологических образованиях можно встретить и совершенно раз-

ные почвенно-растительные комплексы, что подтверждает существование горизонтальной экологической зональности на пойме наряду с вертикальной экологической поясностью. Если вертикальная поясность на пойме почти целиком определяется режимом поемности, то горизонтальная экологическая зональность обусловлена рядом таких факторов, как дренируемость территории, русловые процессы (режим аллювиальности и т. п.). В целом все эти факторы создают на пойме своеобразный экологический фон, существенно отличающийся от экологического фона прилегающих внепойменных территорий.

В. Б. Сочава (1986) отмечает, что в настоящее время нельзя ограничиться изучением только компонентного состава ландшафтов, а необходимо обратиться к исследованию природных режимов и уяснению принципов их интеграции. Это подводит нас к пониманию ППТК как ячейке природной среды, как динамических образований, которым присуща высокая пространственно-временная организация (геосистемы).

Основным, наиболее признанным методом познания геосистем является метод комплексной ординации (разработан в ИГ СО АН СССР). При помощи этого метода выявляются особенности природных сочетаний как систем, изменяющихся в пространстве в зависимости от определяющих их факторов.

Нами были изучены гидротермический, поемный, аллювиальный и дренажный режимы. По своему значению они не равнозначны, но в совокупности и каждый отдельно определяют динамику и структуру геосистем. На каждом определенном структурном уровне геосистем параметры одного из режимов играют ведущую роль. Например, параметры режима поемности определяют, к какому экологическому ярусу, а режим аллювиальности — к какой экологической горизонтальной зоне принадлежит та или иная геосистема. При интеграции этих режимов возникает общий ландшафтообразующий эффект.

При структурно-динамических исследованиях ППТК объектами изучения являлись сопряженные ряды (цепочки) элементарных геосистем (микроландшафтов), прослеживаемые на топоэкологических профилях, заложенных на северотаежном отрезке поймы нижнего течения Оби возле поселков Мужи и Шурышкары (общая протяженность около 50 км). На топоэкологических профилях выявлены пространственные закономерности распределения геосистем, изменения параметров экофона; охарактеризованы все основные компоненты ППТК, кроме фауны.

Для систематизации пространственных закономерностей распределения ППТК использовали двумерную систему координат на вертикальной плоскости топоэкологических профилей, где высотные уровни и подуровни, а также режимы поемности отражены на оси ординат, а на оси абсцисс — горизонтальные экологические зоны по режиму аллювиальности и дренируемости

территории (см. схему). На этой основе выделены 24 вида микроландшафтов (фаций).

Использование динамического подхода позволяет выявить существующие связи в цепочках геосистем и современные тенденции развития их, а также возможные пути развития ППТК под влиянием антропогенного воздействия.

1.4. ВИДЫ МИКРОЛАНДШАФТОВ

ПпГо-IIIб-Др — дренируемая высокая пойма второго подуровня на прирусловье основной гидросети. Это, как правило, вершины высоких прирусловых грив, сложенных слоистым крупнопылевато-мелкопесчанистым аллювием. Режим поемности не более 30 дней. Условия дренажа как поверхностных, так и почвенно-грунтовых вод хорошие. В годы с короткой поемностью и низким уровнем межени возможен дефицит доступной растениям влаги. В межень почвенно-грунтовые воды ниже 2,0 м, растительность преимущественно представлена разнотравно-мелкозлаковыми парковыми ивняками или лугами. В травяной ярус активно внедряются типичные внепойменные виды, представленные на надпойменных террасах. Под этими растительными группировками развиваются аллювиальные дерново-глубокоглееватые слоистые часто примитивные почвы. Биогенно-аккумулятивная толща (Ад+А1+ВА) этих почв не превышает 5 см. В силу высокой активности процессов гидрогенной аккумуляции аллювия в профиле почв может насчитываться несколько погребенных биогенно-аккумулятивных толщ. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения проявляются глубже 150—200 см. Почвы бедны питательными элементами, а их гидротермический режим наиболее контрастен среди других почв исследуемого региона. Эти микроландшафты служат неплохими пастбищными угодьями.

ПпГо-IIIа-Др — дренируемая высокая пойма первого подуровня на прирусловье основной гидросети. Данные микроландшафты приурочены к вершинам полого вытянутых грив на прирусловье основной гидросети с режимом поемности до 55 дней. Прирусловые гривы сложены крупнопылевато-мелкопесчанистым слоистым алювием, обеспечивающим неплохие условия дренажа для избыточной влаги. Уровень почвенно-грунтовых вод в межень не выше 1,5 м. Признаки сильного устойчивого оглеения в профиле почв появляются глубже 1,0 м. Растительность представлена разнотравно-крупнозлаковыми сообществами на лугах и в парковых ивняках. Под данными растительными сообществами формируются аллювиальные дерново-глубокоглееватые слоистые преимущественно маломощные почвы, биогенно-аккумулятивная толща которых не превышает 10 см. Почвы слабокислые, бедны подвижными соединениями азота и фосфора,

Схема пространственных закономерностей распределения ППТК Нижней Оби

Режим поемности*, дни	Высотные уровни и подуровни	Прирусловая пойма (Пп)			Центральная пойма (Цп)		Притеррасная пойма (Тп)	
		Дренаж не выражен (Дн)	Дренаж выражен (Др)		Дренаж выражен (Др)	Дренаж не выражен (Дн)	Дренаж выражен (Др)	Дренаж не выражен (Дн)
			У основной гидросети (Го)	У вторичной гидросети (Гв)				
До 30	IIIб	—	ПпГо-IIIб-Др	ПпГв-IIIб-Др	—	—	Тп-IIIб-Др	Тп-III-Дн
До 55	IIIа	—	ПпГо-IIIа-Др	ПпГв-IIIа-Др	—	—	Тп-IIIа-Др	
До 75	IIб	Пп-II-Дн	ПпГо-IIб-Др	ПпГв-IIб-Др	Цп-IIб-Др	Цп-II-Дн	Тп-IIб-Др	Тп-II-Дн
До 90	IIа		ПпГо-IIа-Др	ПпГв-IIа-Др	Цп-IIа-Др		Тп-IIа-Др	
До 100	Iб	—	ПпГо-I-Др	ПпГв-I-Др	Цп-I-Др	Цп-I-Дн	Тп-I-Др	Тп-I-Дн
100	Iа	—	—	—	—	—	—	—

* Режим поемности по 50 %-й обеспеченности максимального уровня паводковых вод.

но богаты калием. В годы с катастрофическими паводками процессы гидрогенной аккумуляции прерывают почвообразовательные процессы, формируются погребенные биогенно-аккумулятивные горизонты в почвенном профиле. Гидротермический режим данных почв следует считать контрастным. Данные микроландшафты — хорошие сенокосно-пастбищные угодья. Однако при хозяйственном использовании предпочтение должно отдаваться эксплуатации их как сенокосных угодий.

ПпГв-IIIб-Др — дренируемая высокая пойма второго подуровня на прирусловье вторичной гидросети. Обычно это вершины типичных высоких прирусловых грив вдоль водотоков вторичной гидросети. Они сложены мелкопесчанисто-крупнопылеватым аллювием. Условия дренажа избыточной влаги хорошие. Режим поемности до 30 дней. Процессы гидрогенной аккумуляции аллювия выражены, но они не подавляют дерновый процесс почвообразования. Яркое доказательство этому — отсутствие погребенных биогенно-аккумулятивных горизонтов в профиле почв. После схода паводка в межень почвенно-грунтовые воды не опускаются ниже 1,5 — 2,0 м. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения проявляются с 1,0 — 1,5 м. Мощность биогенно-аккумулятивной толщи достигает 10—30 см. Гидротермический режим среднеконтрастный. На этих микроландшафтах растительность представлена парковыми ивняками и березовыми лесами, а также луговыми сообществами с мелкозлаковыми или с разнотравно-мелкозлаковыми группировками. Под данной растительностью формируются дерново-глубокоглееватые маломощные почвы с биогенно-аккумулятивной толщей до 30 см. Почвы слабокислые, испытывают дефицит в элементах питания для растений. Они хорошо отзываются на внесение азотных и фосфорных удобрений. На этих почвах развивается хороший дерновый покров, что позволяет описываемые микроландшафты эксплуатировать как пастбищные угодья.

ПпГв-IIIа-Др — дренируемая высокая пойма первого подуровня на прирусловье вторичной гидросети. Это обычно полого вытянутые вершины высоких прирусловых грив, сложенных мелкопесчанисто-крупнопылеватым аллювием неслоистого гранулометрического состава. Режим поемности до 55 дней. Условия дренажа избыточной влаги хорошие. В межень уровень почвенно-грунтовых вод не опускается ниже 150 см. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения проявляются глубже 100 см. Растительность представлена разнотравно-крупнозлаковыми парковыми ивняками, лугами и редко — березовыми лесами. Последние встречаются только в глубине пойменных массивов на «старом» прирусловье. Под этими растительными группировками формируются аллювиальные дерново-глееватые неслоистые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи до 20—30 см. Почвы слабокислые, средне обеспечены подвижными соединениями азота и фосфора и хорошо обеспечены

калием. Гидротермический режим среднеконтрастный. Эти микроландшафты рекомендуется осваивать преимущественно под сенокосы. В силу рыхлого дернового покрова луга с разнотравно-крупнозлаковыми растительными группировками не рекомендуется осваивать как пастбищные угодья.

ПпГв-IIIб-Др — дренируемая высокая пойма второго подуровня на притеррасье. Как правило, это крутые склоны притеррасных швов, обычно поросшие березовыми, елово-березовыми и редко-ивовыми травяными лесами. В своем видовом составе растительность отражает тесное влияние прилегающих террасных сообществ. Сюда активно внедряются багульник, брусника, княженика, голубика и другие таежные элементы террасных растительных группировок. Обильно встречаются и обычные представители пойменного разнотравья — вероника, мята и т. п. Под данными растительными группировками развиваются аллювиальные дерново-глееватые неслоистые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи не более 10 — 20 см. В силу краткопоемности (не более 10—30 дней) и низкой активности гидрогенной аккумуляции аллювия в профиле аллювиальных дерново-глееватых почв, благодаря хорошим дренажным промывным условиям, формируются оподзоленные горизонты A2A1. Почвы кислые, имеют низкую емкость поглощения, бедны подвижными элементами питания растений. В эколого-динамическом ряду дренируемых пойменных фаций это конечные, переходные к зональным рядам, звенья. Для данных микроландшафтов характерно наличие в пределах почвенного профиля многолетнемерзлых толщ на глубине 150—200 см. На полого вытянутых участках дренируемого притеррасья данные микроландшафты можно осваивать под пастбища и пропашные культуры с предварительным окультуриванием почв.

Тп-IIIа-Др — дренируемая высокая пойма первого (низкого) подуровня на притеррасье. Режим поемности до 55 дней. Процессы гидрогенной аккумуляции аллювия выражены весьма слабо. Однако во многих местах вблизи притеррасных швов в литологии этих микроландшафтов присутствует деллювий. В гранулометрическом составе слагающего данные микроландшафты аллювия преобладают крупнопылеватые частицы. Растительность представлена разнотравно-крупнозлаковыми ивовыми и березово-ивовыми лесами, а также разнотравно-злаковыми лугами. Под этой растительностью формируются аллювиальные дерново-глееватые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи до 30 см. Почвы слабокислые, не насыщены основаниями, испытывают переувлажненность нижней части профиля (глубже 100 см) за счет разгрузки почвенно-грунтовых вод с прилегающих надпойменных террас по многолетнемерзлому водоупору. Дренажные условия для поверхностных вод следует считать хорошими, а для почвенно-грунтовых — удовлетворительными. Данные микроландшафты — хорошие сенокосно-пастбищные угодья.

В пределах исследуемого региона луга на этих микроландшафтах активно эксплуатируются в сельскохозяйственном производстве.

Тп-III-Дн — недренируемая высокая притеррасная пойма. Микроландшафты переувлажнены и заболочены. Режим поемности до 55 дней. После прохождения паводка полная разгрузка поверхностных вод не происходит. Эти микроландшафты заливаются осветленными спокойными паводковыми водами, и поэтому процессы гидрогенной аккумуляции аллювия не выражены. Растительность представлена сообществами переходных болот, переходящими постепенно, по мере снижения высотного уровня, в сообщества низинных болот. Эти болота, как правило, сильно обводнены, слабо закочкарены. Мощность торфа не превышает 50—100 см. Под слоем торфа часто наблюдаются мерзлотные перелетки. Почвенный покров представлен сочетанием переходных торфяно-глеевых и низинных торфяных почв. Собственно торфа имеют среднюю степень разложения. Их зольность не превышает 5—15 %. Эти микроландшафты в настоящее время не находят агрохозяйственного применения.

Тп-II-Дн — недренируемая притеррасная пойма среднего высотного уровня. Режим поемности до 90 дней. Заливаются спокойными осветленными паводковыми водами. Процессы гидрогенной аккумуляции ослаблены. Растительность представлена сообществами типичных низинных болот, где по мере снижения высотного уровня осоково-сфагновые комплексы сменяются осоково-гипновыми. В древостое преобладают береза бородавчатая и ивы. Болота сильно обводнены и закочкарены. Кочки образованы осоками, а межкочкарные пространства заняты травяно-гипновыми группировками; торфяный слой под данной растительностью местами достигает 300 см. Почвы представлены комплексом аллювиальных болотных иловато-торфяных и аллювиальных болотных иловато-торфяно-глеевых неслоистых почв. Торфы имеют среднюю степень разложения и низкую зольность. Верхнюю чать залежи выстилают древесно-осоково-низинные, а нижнюю — осоково-низинные или шейхцериево-низинные торфы. Данные микроландшафты в сельском хозяйстве не используются.

Тп-IIб — Др — дренируемая средняя пойма второго подуровня на притеррасье. Режим поемности до 75 дней. Это нижние участки склонов притеррасных швов. Условия дренажа поверхностных и почвенно-грунтовых вод хорошие. Однако нижняя часть профиля почв постоянно переувлажнена за счет разгрузки надмерзлотных вод со склонов прилегающих террас. Гранулометрический состав почвообразующего аллювия — чаще всего мелкопесчанисто-крупнопылеватый. В меженный период уровень почвенно-грунтовых вод не выше 1,0 м. Морфологические признаки сильного устойчивого оглеения в профиле почв проявляются с глубины 50 см. Растительность представлена канареч-

никовыми группировками и ивняками кустарниковыми. Под данной растительностью формируются аллювиальные дерново-глееватые неслоистые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи до 10—20 см. Почвы слабокислые, основаниями не насыщены. Растения на этих почвах испытывают недостаток в подвижных соединениях азота и фосфора, а также токсическое влияние закиси железа. Для этих почв характерно наличие двух зон гидрогенной аккумуляции подвижного железа в профиле. Первая зона на поверхности и обусловлена паводком, а вторая зона — глубже 30 — 50 см и обусловлена наличием почвенно-грунтовых вод. Эти микроландшафты рекомендуется осваивать только как сенокосные угодья.

Тп-IIа-Др — дренируемая средняя пойма первого (низкого) подуровня на притеррасье. Режим поемности до 90 дней. Это полого вытянутые притеррасные склоны, обращенные к соровым понижениям или к открытым берегам водотоков. Сложены аллювием крупнопылеватого гранулометрического состава. Микрорельеф закочкаренный. Растительность представлена осоковыми группировками. Под осочниками формируются аллювиальные дерново-глеевые неслоистые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи до 10—20 см. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения проявляются с поверхности. В меженный период уровень почвенно-грунтовых вод не выше 50 см. Почвы переувлажнены, имеют затрудненный дренаж почвенно-грунтовых вод. С глубины 50—100 см почвы тиксотропны и склонны к оплыванию. Без проведения мелиоративных работ не могут быть рекомендованы под агрохозяйственное освоение.

Цп-II-Дн — недренируемая центральная пойма среднего высотного уровня. Режим поемности до 75—90 дней. Это выровненные, полого вытянутые пространства в центре пойменных массивов. Как правило, заболочены и слабо закочкарены. Дренаж как поверхностных, так и почвенно-грунтовых вод весьма затруднен. Это молодые микроландшафты, и мощность торфов не превышает 30—50 см. Растительность представлена осоково-гипновыми группировками. Режим аллювиальности ослаблен. Торфа слабо заилены и имеют степень разложения не выше средней. Почвенный покров представлен комплексом аллювиальных болотных иловато-торфяно-глеевых и аллювиальных болотных иловато-торфянисто-глеевых почв. Практически повсеместно заиленность торфов к поверхности возрастает. На поверхности и под торфяной толщей наблюдается интенсивное накопление подвижного железа. Торфа кислые или слабокислые, бедны элементами питания растений. Осочники, как правило, низкопродуктивны. Данные микроландшафты под агрохозяйственное освоение не рекомендуются.

Цп-IIб-Др — дренируемая центральная пойма среднего высотного уровня второго (высокого) подуровня. Это наиболее

возвышенные центральнопоемные участки с режимом поемности до 75 дней. Микрорельеф слабозакочкаренный. Растительность представлена осоково-крупнозлаковыми или монодоминантными крупнозлаковыми сообществами. Под данной растительностью формируются аллювиальные дерново-глееватые неслоистые маломощные почвы. Мощность биогенно-аккумулятивной толщи не более 30 см. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения наблюдаются с глубины 30—50 см. В меженный период уровень почвенно-грунтовых вод не выше 100 см. Почвы переувлажнены, в нижней части профиля тиксотропны. Ниже 30—50 см в профиле почв обнаружена толща интенсивной гидрогенной аккумуляции подвижного железа. Почвы не насыщены основаниями, а их реакция водной среды слабокислая или близка к нейтральной. Почвы среднеобеспечены подвижными соединениями азота и фосфора. Дерновый покров рыхлый, развит слабо. Рекомендуется осваивать только под сенокосные угодья.

Цп-IIа-Др — дренируемая центральная пойма среднего высотного уровня низкого подуровня. Это полого вытянутые обширные выровненные центральнопоемные пространства вокруг соров. Режим поемности до 90 дней. Интенсивность процессов гидрогенной аккумуляции аллювия чрезвычайно низка (не более 0,1—0,05 см). Микрорельеф сильно закочкаренный. Местами высота кочек достигает 50 см. Растительность преимущественно представлена монодоминантными осоковыми сообществами. Под данной растительностью формируются аллювиальные дерново-глееватые неслоистые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи до 30 см. Причем последняя высоко насыщена растительными остатками и корнями осок. Потеря при прокаливании может достигать 15—20 %. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения наблюдаются с поверхности. Уровень почвенно-грунтовых вод в межень не опускается ниже чем на 0,5—1,0 м. Почвы сильно переувлажнены и токсотропны. С поверхности вся толща почв высоко насыщена подвижным железом. Почвы имеют близкую к нейтральной реакцию водной среды. Степень насыщенности основаниями достигает 50—70 %. Неплохо обеспечены азотом и фосфором. Однако большая часть фосфора жестко связана с железом и не доступна растениям. Почвы данных микроландшафтов не могут быть освоены под агрохозяйственное пользование. Проведению осушительных мелиоративных работ препятствуют тяжелый илистый гранулометрический состав и тиксотропность почвогрунтов. Они длительно-сезонномерзлотные, а в талом состоянии склонны к оплыванию.

Пп-II-Дн — недренируемая прирусловая пойма среднего высотного уровня. Это выположенные замкнутые участки прирусловья преимущественно вблизи зарастающих озер и стариц. Режим поемности до 90 дней. Дренаж почвенно-грунтовых вод практически отсутствует, а поверхностных (паводковых) сильно

затруднен. Микроландшафты заболочены. Однако высокая интенсивность процессов гидрогенной аккумуляции аллювия во время паводка (в основном в годы с катастрофическими паводками) прерывает процессы торфонакопления. Таким образом, формируются аллювиальные болотные иловато-торфяные слоистые и аллювиальные болотные иловато-торфяно-глеевые слоистые почвы, для которых характерно наличие в профиле нескольких погребенных иловато-торфяных слоев. Общая мощность биогенно-аккумулятивных горизонтов (торфяных слоев) достигает 100—50 см. Торфа преимущественно осоково-гипновые, сильно заиленные и имеют среднюю степень разложения. Эти почвы слабокислые, не насыщены основаниями и бедны подвижными соединениями азота и фосфора. Растительный покров на этих почвах представлен осоковыми и осоково-гипновыми сообществами. В настоящее время данные микроландшафты сильно заиливаются. Они ограниченно могут использоваться как сенокосные угодья.

ПпГо-IIб-Др — дренируемая прирусловая пойма среднего высотного уровня второго подуровня у основной гидросети. Это вершины полого вытянутых невысоких прирусловых грив или средние участки склонов высоких прирусловых грив. Преимущественно сложены крупнопылевато-мелкопесчанистым аллювием. Имеются хорошие условия дренажа избыточной влаги. Гидротермический режим средней контрастности. Микрорельеф слабо закочкаренный. Режим поемности до 75 дней. Процессы гидрогенной аккумуляции аллювия выражены хорошо. Растительный покров представлен разнотравно-крупнозлаковыми, преимущественно канареечниковыми, сообществами. Под данной растительностью формируются аллювиальные дерново-глееватые слоистые почвы. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения обнаруживаются на глубине более 50 см. В меженный период уровень почвенно-грунтовых вод глубже 100 см. Почвы кислые, не насыщены основаниями, бедны элементами питания растений. Дерновый покров рыхлый. Рекомендуем осваивать только как сенокосные угодья.

Пп-Го-IIа-Др — дренируемая пойма среднего высотного уровня первого подуровня на прирусловье основной гидросети. Режим поемности до 90 дней. Это полого вытянутые прирусловые полосы вдоль нижней части грив или обращенные к центру пойменных массивов выположенные участки склонов прирусловых грив, а также хорошо дренируемые межгривные понижения. Растительность представлена преимущественно осоковыми сообществами. Микроландшафты слабо закочкарены. Процессы гидрогенной аккумуляции аллювия достаточно выражены, чтобы способствовать формированию аллювиальных дерново-глеевых слоистых почв. Для этих почв характерно наличие в профиле погребенных биогенно-аккумулятивных горизонтов. Общая мощность последних редко превышает 10 см. Морфологические при-

знаки устойчивого сильного оглеения проявляются с поверхности или с глубины 30 см. Для биогенно-аккумулятивных толщ характерна насыщенность растительными остатками и корнями осок. Почвы переувлажнены. Уровень почвенно-грунтовых вод в межень не ниже 50—100 см. Реакция водной суспензии этих почв близка к нейтральной, однако они не насыщены основаниями. Растения испытывают дефицит в подвижных соединениях азота и фосфора. Данные микроландшафты являются одними из наиболее динамичных и постоянно обновляющихся. Поэтому их агрохозяйственное освоение нежелательно. Можно рекомендовать ограниченное сенокошение.

ПпГв-IIб-Др — дренируемая пойма среднего высотного уровня второго подуровня на прирусловье вторичной гидросети. Режим поемности до 75 дней. Это вершины полого вытянутых невысоких или средние участки склонов высоких прирусловых грив. Растительность представлена вейниковыми и канареечниковыми группировками лугов и ивняков. Под этой растительностью формируются аллювиальные дерново-глееватые неслоистые почвы. Гранулометрический состав почвообразующего аллювия мелкопесчанисто-крупнопылеватый. Морфологические признаки сильного устойчивого оглеения проявляются с глубины 30—50 см. Уровень почвенно-грунтовых вод в межень с глубины 100 см. Мощность биогенно-аккумулятивной толщи 20—30 см. Почвы слабокислые, не насыщены основаниями, бедны подвижными соединениями азота и фосфора, богаты калием. Гидротермический режим слабоконтрастный. Процессы гидрогенной аккумуляции аллювия на порядок ниже, чем на прирусловье основной гидросети. Дерновый покров почв рыхлый и не выдерживает пастбищную нагрузку. Данные микроландшафты рекомендуется осваивать только под сенокосные угодья.

ПпГв-IIа-Др — дренируемая пойма среднего высотного уровня второго подуровня на прирусловье вторичной гидросети. Режим поемности до 90 дней. Это полого вытянутые полосы вдоль водотоков вторичной гидросети или нижние, обращенные к центру пойменных массивов участки склонов прирусловых грив, а также межгривные неглубокие понижения. Растительность представлена осоковыми группировками и кустарниковыми ивами. Травяной ярус последних, как правило, сильно изрежен или отсутствует. Микрорельеф слабо закочкарен. Под осоковыми группировками формируются аллювиальные дерново-глеевые неслоистые слаборазвитые почвы. Мощность биогенно-аккумулятивной толщи у этих почв не более 10 см. Это молодые постоянно омолаживающиеся весьма динамичные фации. Почвы переувлажнены и тиксотропны. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения проявляются с поверхности. Уровень почвенно-грунтовых вод редко опускается ниже 50 см. Данные микроландшафты могут быть в сухие годы с низким уровнем межени использованы как сенокосные угодья. В годы со

средней и высокой обеспеченностью паводковых вод они труднопроходимы.

ПпГо-I-Др — дренируемая низкая пойма на прирусловье основной гидросети. Режим поемности до 100 и более дней. Это субаквальные микроландшафты вдоль береговой полосы реки. Процессы гидрогенной аккумуляции очень сильно выражены. Данные микроландшафты наиболее молодые, весьма динамичны и постоянно обновляются. Литология представлена слоистыми отложениями аллювия преимущественно русловой фации, где преобладают пески. В конце паводка на песчанистый аллювий накладывается тонкий слой ила. Микроландшафты постоянно переувлажнены. Растительность представлена пионерными сообществами осок и арктофилы рыжеватой. Аллювиальные болотные иловато-глеевые почвы, формирующиеся на этих микроландшафтах, имеют примитивное строение профиля и мощность биогенно-аккумулятивной толщи не более 3—5 см. Реакция водной суспензии этих почв близка по величине к pH воды реки (близкая к нейтральной). В химическом составе свежеотложенного аллювия в достатке практически все питательные элементы для растений. Однако высокопродуктивные растительные ценозы здесь не встречаются. Жесткий режим аллювиальности, сверхдлительная поемность, а также волнонагонные и волнобойные явления — мощные ограничивающие факторы в экофоне этих микроландшафтов.

ПпГв-I-Др — дренируемая низкая пойма на прирусловье вторичной гидросети. Режим поемности до 100 и более дней. Это также субаквальные микроландшафты вдоль водотоков. Однако, в отличие от ПпГо-I-Др, эти микроландшафты имеют более «мягкий» экофон. Здесь нет столь мощных волнонагонных и волнобойных явлений. Режим аллювиальности на порядок ниже по своей интенсивности. Литология представлена скрытослоистым, преимущественно крупнопылеватым аллювием. Здесь также формируются аллювиальные болотные иловато-глеевые почвы. Однако почвы данных микроландшафтов неслоистые и имеют более мощную биогенно-аккумулятивную толщу (до 5—10 см). Они насыщены основаниями и имеют реакцию водной среды близкую к нейтральной. Богаты элементами питания растений. Это потенциально плодородные почвы, но их актуальное плодородие весьма низкое в силу плохих водно-физических параметров. Растительность представлена водно-осоковыми и арктофиловыми сообществами. Это также весьма динамичные, постоянно обновляющиеся молодые ландшафты, которые не рекомендуется осваивать.

Цп-I-Др — дренируемая центральная пойма низкого высотного уровня. Режим поемности до 100 и более дней. Это субаквальные ландшафты соровых понижений и их сбросных каналов. Литология, как правило, представлена крупнопылеватоиловатым аллювием. Уровень почвенно-грунтовых вод не ниже

50 см. Морфологические признаки устойчивого сильного оглеения с поверхности. Почвы сильно переувлажнены, тиксотропны и труднопроходимы. Растительность представлена полевицево-бекманиевыми и арктофиловыми сообществами. Под такой растительностью формируются аллювиальные болотные иловато-глеевые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи до 5—8 см. Почвы нейтральные и насыщены основаниями; их потенциальное плодородие высокое, но актуальное плодородие следует оценивать как низкое. Поверхностный слой этих почв насыщен подвижными соединениями железа и после паводка покрывается оржавленной пленкой. Эти ландшафты не рекомендуется осваивать под агрохозяйственные цели.

Цп-I-Дн — недренируемая центральная пойма низкого высотного уровня. Режим поемности до 100 и более дней. Это замкнутые понижения на низкой пойме. Полного сброса паводковых вод не происходит. Почвенно-грунтовые воды находятся в постоянном тесном контакте с поверхностными. Микроландшафты заболочены. Растительность представлена арктофиловыми и полевицево-бекманиевыми группировками, которые образуют сильно обводненные рыхлые топи. Здесь формируются аллювиальные болотные иловато-торфяные почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи до 30—50 см. Данные микроландшафты, как правило, труднопроходимы и в сельском хозяйстве не используются.

Тп-I-Др — дренируемая притеррасная пойма низкого высотного уровня. Режим поемности до 100 и более дней. Дренаж поверхностных вод хорошо обеспечен, но дренаж почвенно-грунтовых вод затруднен. Микроландшафт ровный, выположенный, обычно переходящий в соровые понижения. Растительность представлена полевицево-бекманиевыми и арктофиловыми группировками. Под данной растительностью формируются аллювиальные болотные иловато-глеевые почвы с мощностью биогенно-аккумулятивной толщи не более 3—8 см. Эти микроландшафты по своему положению субаквальны. Они постоянно переувлажнены и находятся под влиянием почвенно-грунтовых вод, подпираемых надмерзлотной разгрузкой последних с прилегающих надпойменных террас. В отличие от других микроландшафтов низкого высотного уровня эти микроландшафты, кроме гидрогенной аккумуляции паводковыми водами, накапливают еще и делювий, сносимый с надпойменных террас. Почвы насыщены калием, марганцем, алюминием и железом. Они имеют неплохое потенциальное плодородие, но их актуальное плодородие очень низкое. Данные микроландшафты под сельскохозяйственное освоение не рекомендуются.

Тп-I-Дн — недренируемая притеррасная пойма низкого высотного уровня. Режим поемности до 100 и более дней. Полной разгрузки паводковых вод не происходит. Почвенно-грунтовые воды, подпираемые их надмерзлотной разгрузкой с прилегающих тер-

рас, находятся в постоянном контакте с поверхностными водами. Микроландшафты заболочены и труднопроходимы. Здесь под влиянием тростянковой, арктофиловой и бекманиевой группировок растительности происходит торфонакопление. Торфяная толща, как правило, заилена не только аллювием, но и делювием. Она сильно обводнена и имеет весьма рыхлое сложение. Это преимущественно аллювиальные болотные иловато-торфяно-глеевые почвы с мощностью торфов до 30 — 50 см. Однако в пределах исследуемого региона часто встречаются и более мощные залежи торфов на притеррасных замкнутых понижениях (до 3 м и более). Такие микроландшафты обычно примыкают к останцам надпойменных террас. Эти недренируемые притеррасные поймы в сельском хозяйстве не используются, а их освоение следует считать нецелесообразным.

1.5. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОЙМЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ

Проведенный обзор фаций позволяет говорить, что довольно разнообразная и сложная ландшафтная структура пойменного природного Мужинского района представляет собой полигенетическое образование. На пойме одновременно существуют не только разновозрастные ППТК, но и происходят постоянные процессы их наложения и омолаживания. Вся ландшафтная структура исследуемого региона находится в довольно интенсивном динамическом состоянии, которые, как надо полагать по морфогенетическим признакам, приближается к равновесию, т. е. процессы созидания уравновешивают процессы разрушения.

История микроландшафтов, приуроченных к останцам надпойменных террас, хранит следы когда-то широко распространенных здесь мощных процессов торфонакопления. При этом нижние слои торфов, мощность которых достигает трех и более метров, как правило, имеют непойменное происхождение, а их возраст гораздо старше возраста описываемых микроландшафтов (более 5000 тыс. лет). Однако их площади в последние тысячелетия сильно сократились за счет возрастающей интенсивности процессов гидрогенной аккумуляции аллювия. Часто такие следы былых болотных фаций можно увидеть по береговым обнажениям под различной (до 2 м и более) толщей современного аллювия.

Необходимо также отметить ясно наметившуюся тенденцию заболачивания микроландшафтов низкого экологического яруса пойм, в особенности поверхности соров. Это наиболее ярко проявляется в останцево-гривистых, проточно-соровых типах пойменных массивов, где в результате заболачивания соров возрастают площади под болотными формациями с торфянистыми почвами. Заболачивание, вероятно, в первую очередь вызвано

изменениями в гидродинамических процессах на пойме, направленными на ухудшение дренажных условий. Этому также способствуют периодические грандиозные паводки с подпорными явлениями, которые, возможно, меняя уровни местных базисов эрозии, ведут к изменениям и в режиме аллювиальности. Однако от катастрофических паводков мы также вправе ожидать и сноса накапливающейся биомассы, что будет направлено против процессов торфонакопления при общей тенденции к ухудшению дренируемости поверхности соров. Поэтому здесь не следует ожидать заметного усиления торфонакопления.

Анализ ландшафтной структуры исследуемого региона показывает, что в цепочках сопряженных ППТК нет четкой последовательности определенных эволюционных фаз, что, на наш взгляд, является неплохим доказательством частых катастрофических изменений гидродинамических процессов на пойме. Например, надпойменные террасы низкого уровня, а именно — первая надпойменная терраса, представлены только отдельными фрагментами или разбросанными по всему исследуемому региону останцами. Характерное, довольно распространенное отсутствие четко последовательных поясов меандрирования на пойме также демонтирует резкие изменения в названных процессах.

В заключение необходимо обратить внимание еще раз на то, что в ландшафтной структуре территории четко различаются системы разного уровня упорядоченности динамического сопряжения ППТК относительно экологических факторов поемности и аллювиальности. Пространственная принадлежность фаций в этих эколого-динамических цепочках суть естественных тенденций изменения основных параметров экофона ППТК. Знание и учет последних — основа для прогнозов последствий антропогенного влияния на ППТК.

Глава 2.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ОСНОВЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЫ (НА ПРИМЕРЕ КЛЮЧЕВОГО УЧАСТКА В ПОЙМЕ НИЖНЕЙ ОБИ)

Освоение любой территории неизбежно приводит к существенным изменениям экосистем, особенно пойменных, отличающихся большой динамичностью и уязвимостью. Проблема рационального использования экосистем поймы Нижней Оби прежде всего включает такие вопросы: какие изменения компонентов экосистем происходят и какими они могут быть при хозяйственном освоении. Особое значение в решении этих вопросов приобретает крупномасштабное картографирование растительного покрова, позволяющее проследить особенности структуры, динамики и функционирования растительных сообществ.

Работа проводилась на ключевом участке, расположенном в пойме Нижней Оби в 60 км к северо-востоку от пос. Мужи. По геоботаническому районированию этот отрезок поймы относится к подзоне северной тайги (Растительность.., 1976). Общая площадь участка более 6000 га. Он заложен в пойменном массиве, обособленном четкими границами,— между протоками Нарты-Ас с востока и Ункевлорпосл с запада — и представляет собой единое природное целое. Пойменная растительность нижнего течения Оби на отрезке к северу от пос. Березово до г. Салехарда характеризуется как северотаежная лугово-болотно-соровая (Ильина, 1985).

Экологическая дифференциация представляет собой расчленение пространства на участки, однородные по своему биоценотическому и экологическому потенциалу, поэтому в создании экологических карт геоботаническое начало играет основную роль (Сочава, 1979).

При составлении экологической карты ключевого участка (Никонова и др., 1986; 1989; Фамелис и др., 1990) выделено несколько этапов работы:

1. Рекогносцировочное обследование поймы Нижней Оби

с целью выбора ключевого участка, включающего полный набор морфологических структур поймы.

2. Выявление закономерностей состава и структуры растительного покрова на ключевом участке методами профилирования, маршрутной и поконтурной съемок.

3. Анализ первичных материалов и разработка классификации для составления крупномасштабной геоботанической карты.

4. Повторное картирование растительности ключевого участка для выявления особенностей динамики растительного покрова в зависимости от режима поемности.

5. Составление экологической карты по результатам сопряженного анализа и синтеза геоботанических данных и факторов среды.

Индикатором экологических условий поймы обычно выступает почвенно-растительный покров. Он четко реагирует на смену экологической ситуации, чем объясняется его динамичность. Наиболее существенные различия в составе пойменных сообществ связаны с приуроченностью к разным высотно-экологическим уровням. Высотно-экологические уровни представляют собой взаимосвязанные составные сочетания экосистем. Нарушение одного звена неминуемо приводит к нарушению экологической взаимосвязи во всей системе. По соотношению высот элементов пойменного рельефа обычно выделяют три высотно-экологических уровня: низкий, средний и высокий (Петров, 1979). Каждый высотно-экологический уровень характеризуется определенным типом растительности. На изучаемом ключевом участке для низкого экологического уровня (4,7—7,5 м над ур. м.) характерна сорово-луговая растительность; для среднего (7,5 — 10,0 м над ур. м.) — лугово-кустарниковая; для высокого (10 — 12,9 м над ур. м.) — лесная и редколесно-болотная растительность (Балахонов и др., 1989). Соотношение площадей высотно-экологических уровней на ключевом участке 81 : 13 : 6.

Естественный процесс эволюции растительных сообществ в пойменном массиве идет от соровых группировок к формированию кустарниково-древесной растительности. Такая смена сообществ сопровождается сменой почв от аллювиальных болотных иловато-глеевых до аллювиальных оподзоленных (Гафуров, 1990).

С учетом общих закономерностей распределения и динамики растительного покрова, а также анализируя данные комплексного изучения пойменных экосистем (Агафонов и др., 1987), произвели интеграцию геоботанических данных, результатом которой явилась экологическая карта. По мнению В. Б. Сочавы (1979), экологическими считаются карты экосистем, где показан целый комплекс признаков ботанического и экологического содержания с влияющими на них главнейшими экологическими факторами.

Характеристика пойменных экосистем

№ п/п	Вид пойменной экосистемы	Гипсометрические отметки, м над ур. м.	Продолжительность затопления, дни	Эколого-ценотические группы (экоморфы и биоморфы)
1	Гидрофильный озерный	5,4—7,5	Более 90	Нет данных
2	Гидро-гигрофильный соровый на блюдцеобразных понижениях рельефа	4,7—6,8	60—90	Гидрофиты — 20 %: *Fontinalis squamosa, Potamogeton heterophyllum, Polygonum amphibium* Гигрофиты — 80 %: *Arctophila fulva, Equisetum limosum, E. palustre, Eleocharis palustris, Rorippa amphibia, Agrostis stolonifera, Sium suave*
3	Гигрофильный лугово-осоковый на выровненных и слабо наклонных местоположениях	5,4—7,5—	30—60	Гидрофиты — 3 %: *Polygonum amphibium* Гигрофиты — 60 %: *Carex acuta, C. aquatilis, Rorippa amphibia, Caltha palustris, Sium suave* Мезофиты — 37 %: *Achillea cartilaginea, Calamagrostis purpurea, Veronica longifolia*
4	Мезофильный кустарниково-крупнозлаковый на возвышенных хорошо дренируемых местоположениях	7,5—8,5	10—30	Гидрофиты — 3 %: *Polygonum amphibium* Гигрофиты — 33 %: *Rorippa amphibia, Comarum palustre, Myosotis palustre* Мезофиты — 64 %: *Calamagrostis purpurea, Phalaroides arundinacea, Achillea cartilaginea, Veronica longifolia, Galium palustre* Кустарниковые ивы: *Salix phylicifolia, S. myrsinifolia*
5	Мезофильный древовидно-ивняковый на прирусловых валах	7,5—10,0	10—20	Древовидные ивы: *Salix dasyclados, S. viminalis* Злаки: *Calamagrostis purpurea, Phalaroides arundinacea;* разнотравье: *Thalictrum flavum, Veronica longifolia, Impatiens noli-tangere*
6	Лесной на останцовых возвышенностях	10,0—11,2	0—10	Древесные: *Betula pubescens, Populus tremula, Picea obovata, Larix sibirica, Pinus sibirica* Кустарники: *Sorbus sibirica, Rosa acicularis, Ledum palustre* Кустарнички *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, V. uliginosum, Rubus chamaemorus* Мхи: *Pleurozium schreberi, Hylocomium splendens, Polytrichum commune*

Таблица 1

ключевого участка

Почвы	Рыбы и мелкие млекопитающие	Высотно-экологический уровень
Песчаный грунт	*Stenodus leucichos nelma, Coregonus muksun, C. nasus, C. peled, Acipenser guldenstandii, Leuciseus idus, Lota lota*	Низкий
Аллювиальные болотные иловато-глеевые		»
Аллювиальные болотные иловато-торфянисто-глеевые	*Arvicola terrestris, Microtus oeconomus, Sorex araneus*	»
Аллювиальные дерново-глееватые	*Arvicola terrestris, Microtus oeconomus, M. agrestis, Clethrionomus rutilis, Micromys minutus, Sorex araneus, S. caecutiens, S. daphaenodon, S. minutus, S. tundrensis*	Средний
Аллювиальные дерновые неоглеенные в комплексе с аллювиальными дерново-глееватыми		»
Аллювиальные оподзоленные	*Clethrionomys rutilis, Micromys minutus, Sorex araneus, S. caecutiens, S. daphaenodon, S. minutus, S. tundrensis*	Высокий

№ п.п.	Вид пойменной экосистемы	Гипсометрические отметки, м над ур. м.	Продолжительность затопления, дни	Эколого-ценотические группы (экоморфы и биоморфы)
7	Редколесно-болотный в центральных высоких частях останцов	10,0—12,9	0—10	Древесные: *Picea obovata, Betula pubescens, Larix sibirica* Кустарники: *Ledum palustre, Betula nana, Andromeda polyfolia* Кустарнички: *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, V. uliginosum, Rubus chamaemorus, Empetrum nigrum* Мхи: *Sphagnum angustifolium, S. nemoreum, Pleurozium schreberi*

Картируемая единица экологической карты — вид пойменной экосистемы. Вид экосистемы объединяет всю совокупность биогеоценозов — от начальной до субклимаксовой, функционирование которых сохраняется в рамках определенных экологических условий. К настоящему времени существуют разнообразные схемы типизации экосистем (Исаков и др., 1980). Наиболее распространенная — морфологическая, или физиономическая, основанная на учете внешних признаков. Классификация экосистем ключевого участка производилась по эколого-физиономическим признакам растительного компонента с учетом топологических и эдафических факторов. Учитывая, что в пойме основными процессами, влияющими на функционирование экосистем, являются поемность и аллювиальность, использовали фактор продолжительности затопления. Применение таких подходов при классификации экосистем и последовательное расположение картируемых подразделений в легенде дают основу для рассмотрения вопросов генезиса пойменных экосистем. Для каждого вида экосистемы выделены эколого-ценотические группы, которые можно определить как составные части экосистемы, включающие экологически, биологически и морфологически (на уровне жизненных форм) близкие видовые популяции, занимающие определенные экологические ниши в экосистеме.

Легенда представлена в виде таблицы, она построена по эколого-динамическому принципу и отражает направленность сукцессионных процессов как внутри высотных уровней, так и в целом в пойменном массиве (табл. 1). Табличная форма легенды позволяет определить характерные экологические условия любого выдела на карте.

На экологической карте выделено семь видов экосистем (рис. 1). Низкий экологический уровень включает три вида пой-

Окончание табл. 1

Почвы	Рыбы и мелкие млекопитающие	Высотно-экологический уровень
Торфянистые глеевые		»

менных экосистем: гидрофильный озерный занимает 9 % площади участка, гидро-гигрофильный соровый — 22, гигрофильный лугово-осоковый — 50 %. Гидрофильный озерный вид экосистемы (*1*) представлен озерами и старицами, находящимися на разных стадиях зарастания. Они располагаются внутри соров или в окружении осоковых лугов и имеют отметки урезов воды от 5,4 до 7,5 м над ур. м. Водную растительность не изучали. По берегам озер преобладают гидро- и гигрофиты: *Alisma plantago-aquatica, Butomus umbellatum, Arctophila fulva, Carex acuta, C. aquatilis.* Гидро-гигрофильный соровый (*2*) занимает блюдцеобразные понижения рельефа или так называемые соры. Это наземно-водная экосистема, и функционирование ее определяется продолжительностью затопления. В год максимального затопления (1985) поверхность сора была полностью покрыта водой. В это время преимущественное развитие имели гидрофиты: мох *Fontinalis squamosa*, несколько видов *Potamogeton*, над поверхностью воды выступали одиночные цветущие особи *Polygonum amphibium*, *Sium suave.*

В 1985 г. при продолжительности затопления 97 дней экосистема функционировала как водная. При этом создались условия для более продолжительного нагула рыб и получения высокой рыбной продукции.

В 1987 г. при минимальной продолжительности затопления (87 дней) соры освободились от воды в середине августа. В это время илистые отложения сора на 100 % были покрыты мхом *Fontinalis squamosa*, который при подсыхании создал фон рыжевато-бурого цвета. По мере освобождения от воды сор зарастал растительностью, скорость колонизации свободного пространства сора хвощом равна 3 м/сут. Побеги растений пробивались сквозь толщу мха и создавали характерный облик сора

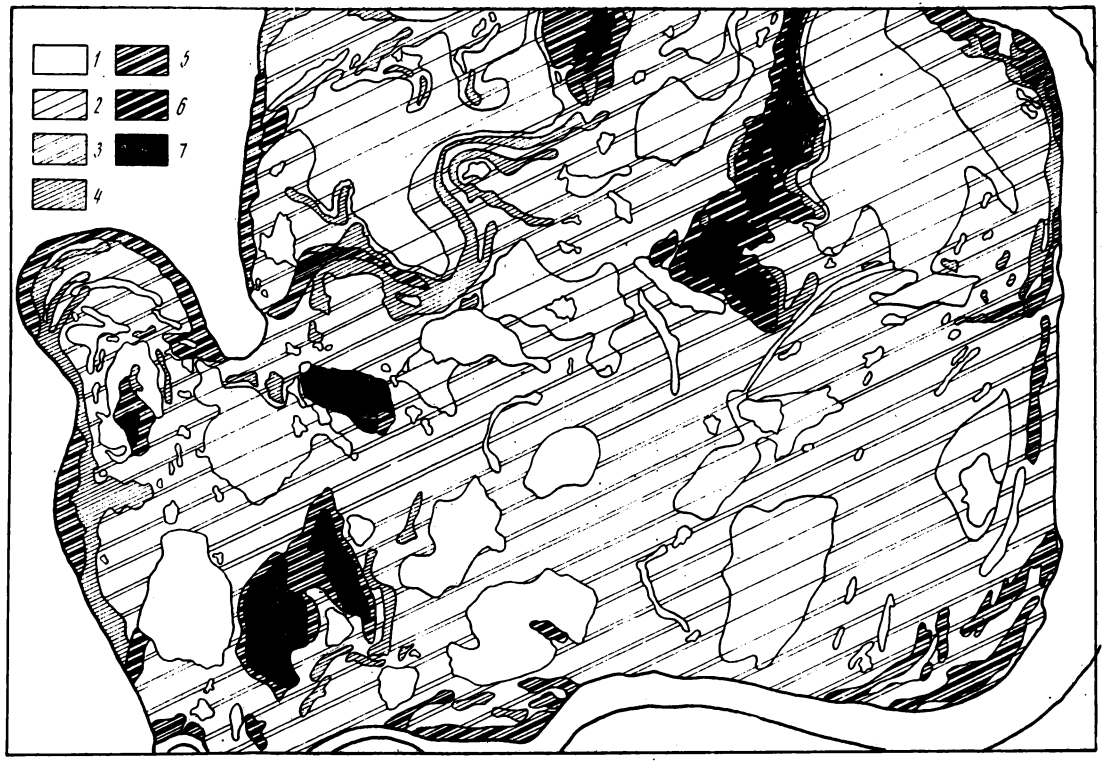


Рис. 1. Виды экосистем ключевого участка (обозначения в табл. 1)

в виде контагиозно расположенных группировок, занимавших значительные площади (30—40 м^2). В видовом составе соровой растительности в год минимального затопления преобладают гигрофиты *Arctophila fulva, Agrostis stolonifera, Equisetum limosum, E. palustre, Eleocharis palustris, E. acicularis* и экосистема функционирует как наземно-водная с уменьшением рыбной продукции.

После освобождения от воды эти растительные группировки заселялись полевкой-экономкой и водяной полевкой, может проникать сюда и обыкновенная бурозубка, причем чем длительнее период схода полых вод, тем с большей плотностью эти виды распределяются на таких участках. Таким образом, распространение мелких млекопитающих связано с наличием кормовых ресурсов, увеличивающихся по мере зарастания сора (Балахонов и др., 1989).

Гигрофильный лугово-осоковый вид экосистемы на выровненных и слабо наклонных местоположениях (*3*) включал две составные части: осоковые луга низких гипсометрических уровней, тянущиеся узкой полосой вокруг соров и озер и занимающие слабо наклонные местоположения; осоковые закочкаренные луга выровненных местоположений, занимающие значительные пространства и разграничивающие экосистемы низкого и среднего высотно-экологических уровней. Эдификаторы этой системы — *Carex acuta* и *Carex aquatilis*. В осоковых сообществах прослеживались следующие закономерности пространственной дифференциации по мере увеличения высоты рельефа: проективное покрытие осоки увеличивалось от 40 до 70 %, изменялись фазы развития осоки от одиночно растущих особей до формирования кочки, увеличивалась высота растений от 40 до 70 см, в сообществе наблюдались разные стадии вегетации: у сора растения еще вегетировали, выше — уже плодоносили. Все это определяется длительностью затопления.

В 1985 г. осоковые луга низких гипсометрических уровней не освобождались от воды весь вегетационный период, поэтому площадь гигрофильной лугово-осоковой экосистемы была меньше, чем в 1987 г. (табл. 2).

Формации осоковых лугов занимают наибольшие площади и являются наиболее устойчивой субклимаксовой растительностью низкого экологического уровня. В осоковых закочкаренных лугах создаются благоприятные кормовые и защитные условия. В них часто образуются значительные по размерам колонии полевки-экономки, а также проникают бурозубки, по-видимому, привлеченные многочисленными водными и околоводными беспозвоночными, оставшимися на поверхности после ухода воды.

В маловодные годы (к примеру, 1987) осоковые луга с высокой плотностью заселяются водяной полевкой и полевкой-экономкой. Может проникать сюда и мышь-малютка.

Средний экологический уровень представлен двумя видами

Таблица 2

Соотношение площадей экосистем низкого экологического уровня в годы наблюдений, га

Вид экосистемы	Продолжительность затопления, дней	
	97 (1985 г.)	87 (1987 г.)
Гидрофильный озерный	2200 *	550
Гидро-гигрофильный		1342
Гигрофильный лугово-осоковый	2712	3020
Всего	4912	4912

* Суммарная площадь озер и соров.

экосистем: мезофоильным кустарниково-крупнозлаковым на возвышенных хорошо дренируемых местоположениях (занимает 7 % площади) и мезофильным древовидно-ивняковым на прирусловых валах (6 %).

Мезофильный кустарниково-крупнозлаковый вид экосистемы (*4*) образован двумя компонентами и представляет собой непрерывный ряд сменяющих друг друга пойменных ценозов при зарастании луговых сообществ ивняками. Мезофильные крупнозлаковые луга, занимающие 70 % площади экосистемы, обычно одноярусны, бедны в видовом отношении (от 5 до 11 видов) и имеют один или два доминирующих вида: вейник (*Calamagrostis purpurea*) или канареечник (*Phalaroides arundinacea*). В злаковых лугах отмечена четкая приуроченность сообществ с доминированием *Calamagrostis purpurea* к высоким местоположениям. Такая же закономерность сохраняется при доминировании обоих злаков: более возвышенную (сухую) часть площади фитоценоза занимает вейник, в понижениях располагается канареечник.

В зависимости от водности года будет изменяться продуктивность доминантов. Функционирование лугового компонента также тесно связано со сроками затопления. В год минимального затопления (1987) при увеличении вегетационного периода продуктивность лугов максимальная.

Другим компонентом этой экосистемы являются заросли кустарниковых ив, занимающие 30 % площади экосистемы. Заросли ив (*Salix philicifolia, S. myrsinifolia, S. rosmarinifolia*) образуют кусты с большим количеством побегов разного диаметра, высотой 2,5—3 м, настолько густые, что под ними травянистая растительность либо отсутствует полностью, либо представлена единичными экземплярами. За рассматриваемый временной интервал (1985—1987 гг.) визуального изменения границ луговых и кустарниковых компонентов не зафиксировано, но в дальнейшем соотношение площадей внутри экосистемы будет изменяться за счет смены крупнозлаковых лугов кустарниками.

Мелкие млекопитающие отлавливались на участках злаковых лугов, занимающих пограничное положение между осоковыми лугами и древесными насаждениями. В годы наблюдений отмечена смена доминантов мелких млекопитающих: при максимальном затоплении преобладали лесные виды, при минимальном — луговые.

Мезофильный древовидно-ивняковый вид экосистемы (*5*) представлен парковыми древовидными ивняками преимущественно крупнозлаковыми. Ивы (*Salix dasyclados*, *S. viminalis*) располагаются на расстоянии 5—10 м друг от друга, иногда группируясь в многоствольные куртины по 5—8 шт., не образуя сомкнутости крон. Высота ив от 5 до 8 м, средний диаметр 8—10 см, максимальный — 20 см. Много отмирающих высохших стволов. Подрост и подлесок отсутствуют. Проективное покрытие травяно-кустарничковым ярусом 80 %, он беден в видовом отношении — в среднем 10 видов на 100 м^2. Травостой высокий (до 1 м), генеративные побеги достигают 1,8 м. Имеется слой ветоши 5—10 см толщиной. В травостое преобладают *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis purpurea*, незначительная примесь разнотравья. Мохово-лишайниковый ярус не развит. Парковые ивняки по составу, строению и пространственному распределению видов в сообществе имеют особую морфологическую структуру, в которой луговой и древесный компоненты находятся в равных количественных соотношениях, что обусловливает их наибольшую устойчивость к влиянию экологических факторов.

Способность парковых ивняков сохранять свою структуру в определенных экологических условиях говорит о том, что они являются субклимаксовой формацией среднего высотно-экологического уровня.

Для среднего экологического уровня отмечено наибольшее разнообразие видового состава мелких млекопитающих (10 видов). Здесь присутствуют как лесные виды (красная полевка, бурозубка), так и влаголюбивые (полевка-экономка, полевка водяная). По-видимому, это наиболее оптимальная стация для их существования, так как здесь млекопитающие в меньшей степени подвергаются отрицательному воздействию паводковых вод и имеют достаточное количество пищи.

Высокий экологический уровень представлен двумя видами экосистем: лесным на останцовых возвышенностях (занимает (3 % площади) и редколесно-болотным в наиболее возвышенной части останцов (3 %). Лесной вид экосистемы (*6*) включает формации березовых, осиновых и еловых лесов, сменяющих друг друга в пространстве.

Березовые и березово-осиновые редкотравно-вейниковые леса приурочены к пологим, выровненным местоположениям. Они узкой полосой опоясывают останцы со всех сторон, занимая высотные отметки до 10 м над ур. м. Степень сомкнутости крон 50—60 %, в древостое может преобладать осина (*Populus tre-*

mula) или береза (*Betula pubescens*), часто по периферии примешивается ель. Диаметр березы в среднем 16—18 см, осины — 12 см, максимальный диаметр равен 26—30 см, высота древостоя 10 м, господствующий возраст 40—50 лет. Подрост редкий, представлен березой и осиной. Подлесок слабо развит, распределен в сообществах неравномерно, в местах наибольшего сгущения может образовывать проективное покрытие 30—40 %. В подлеске — рябина (*Sorbus sibirica*), шиповник (*Rosa acicularis*). В пограничной полосе сообществ встречаются ивы и багульник. Травяной покров очень редкий, с проективным покрытием 10 %, бедный по флористическому составу. В его составе отмечены *Poa pratensis, Calamagrostis purpurea, Vicia cracca* с обилием Sp., *Equisetum arvense, Luzula multiflora, Polemonium coeruleum, Rubus arctica, Veronica longifolia, Majanthemum bifolium, Trientalis europaea, Lamium album* — с обилием sol.

Мохово-лишайниковый покров почти отсутствует, лишь иногда в пограничной полосе встречается *Pleurozium schreberi* — sp. gr. Лесная подстилка из листьев березы, осины, веточек, остатков листьев и стеблей трав.

Более высокие гипсометрические уровни (10—11,2 м) занимают елово-березовые и березово-еловые багульниково-кустарничково-зеленомошные леса. В составе древостоя преобладает то ель, то береза; степень сомкнутости крон может быть различна (от 20 до 70 %), высота деревьев 10—12 м, подрост из ели и березы незначительный. В кустарниковом ярусе отмечена рябина (*Sorbus sibirica*), которая в изреженных сообществах образует покрытие до 50 %. Травяно-кустарничковый ярус (покрытие 50—60 %) беден по видовому составу. Здесь преобладают багульник — *Ledum palustre* (cop.$_1$) и кустарнички — *Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea* — cop.$_1$, *Rubus chamaemorus* — sp. С обилием sol. встречаются: *Equisetum sylvaticum, Trientalis europaea, Linnea borealis, Carex globularis, Lycopodium annotinum.*

Сильно развит мохово-лишайниковый ярус — покрытие 70 %. Он образован зелеными мхами — *Pleurozium schreberi* — cop.$_2$, *Hylocomium splendens* — sp.-cop.$_1$, *Polytrichum commune* — sp. Закономерности функционирования этой экосистемы также определяются продолжительностью затопления и наиболее наглядно проявляются в особенностях травяно-кустарничкового яруса. В год длительного паводка в березово-осиновых редкотравно-вейниковых лесах травяной покров был сильно угнетен (проективное покрытие составляло 10 %), беден по флористическому составу. В генеративных побегах вейника наблюдалось массовое поражение спорыньей, что вызвало морфологические отклонения от нормального развития метелки. В березово-еловых багульниково-кустарничково-зеленомошных лесах в год длительного затопления наблюдалось обильное плодоношение *Vaccinium myrtillus*, а в редколесьях — *Vaccinium vitis-idaea, Rubus cha-*

maemorus. В сухой 1987 г. в редкотравных березово-осиновых лесах увеличилось проективное покрытие травостоя, в березово-еловых зеленомошных лесах не было обильного плодоношения ягодников.

Редколесно-болотный вид экосистемы (7) занимает центральные наиболее возвышенные части останцов в пределах 10,0—12,9 м над ур. м. Он образован березово-еловым (с примесью лиственницы) редколесьем багульниково-зеленомошно-сфагновым и кустарничково-осоково-сфагновым болотом.

Древесный ярус в редколесьях образуют ель (*Picea obovata*), береза (*Betula pubescens*), единично лиственница (*Larix sibirica*). Много стоящих засохших елей, имеется подрост из ели и березы. Покрытие травяно-кустарничкового яруса 40 %. Его слагают такие виды: *Ledum palustre* — cop.$_2$, *Vaccinium vitis-idaea* — sp-cop.$_1$, *Rubus chamaemorus, Chamaedaphne calyculata, Carex globularis* — sp, *Vaccinium uliginosum, V. myrtillus* — sol.

В мохово-лишайниковом ярусе (покрытие 90—100 %) преобладают сфагнумы: *Sphagnum angustifolium, Sph. nemoreum*, образующие бугры высотой до 0,5 м, в мочажинах — *Pleurozium schreberi* с обилием cop.$_1$ — cop.$_2$. Из лишайников отмечены *Cladina rangiferina, C. arbuscula* — пятнами.

В 1985 г. в редколесьях была зафиксирована мерзлота на глубине 40 см, наблюдалась сильная обводненность в мочажинах, отмечено обильное плодоношение брусники и морошки.

В 1987 г. наблюдались существенные различия в глубине залегания мерзлоты (отсутствие ее на глубине 50 см), и в функционировании этой экосистемы: произошло уменьшение высоты бугров сфагнума в связи с усилением сухости; позиция зеленых мхов усилилась; отмечено незначительное плодоношение кустарничков.

Другим компонентом этого вида экосистемы являются кустарничково-осоково-сфагновые болота. Они занимают центральные части редколесий. В травостое преобладают осоки (*Carex cinerea, C. acuta, C. globularis*), изредка — *Eriophorum vaginatum*, общее покрытие их не более 30 %. Болота характеризуются обилием подушек сфагновых мхов, образованных *Sphagnum balticum, Sph. nemoreum*. На подушках обычны кустарнички и кустарники — *Rubus chamaemorus, Oxycoccus microcarpus, Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Chamaedaphne calyculata, Ledum palustre, Betula nana*. Единично встречается *Betula pubescens*.

В целом для данного вида экосистемы характерны изреживание древостоя и массовое усыхание елей в редколесьях, развитие сплошного мохового покрова, отмечена тенденция к заболачиванию (олиготрофизации). В покрове зеленых мхов появляются синузии *Polytrichum commune*, а затем и *Sphagnum angustifolium, Sph. nemoreum*. Для редколесно-болотного вида экосистемы характерны два вида мелких млекопитающих: красная полевка и тундряная бурозубка.

Таблица 3

Ресурсно-экологический потенциал пойменной растительности *

Высотно-экологический уровень	Тип пойменных земель	Учетная площадь, га	Биологическая продуктивность, ц/га	Общая продукция с площади, т	
				При максимальной продолжительности затопления (1985 г.)	При минимальной продолжительности затопления (1987 г.)
Низкий	Озерно-соровые угодья	2200/1892	0,09/0,045 (ихтиомасса)	19,8	8,5
	Осоковые луга	2712/3020	21/50 (сухая масса)	5695,2	15100
Средний	Злаковые луга	383/383	41/82 (сухая масса)	1570,3	3140,6
Высокий	Лесные угодья	14/14	1,5/0,5 (брусника, сырая масса)	2,1	0,7
			2,25/0,92 (морошка, сырая масса)	3,1	1,3

Примечание. В числителе — 1985 г., в знаменателе — 1987 г.
* Использованы данные рукописного отчета Сибрыбниипроект 1987 г. по ихтиомассе; И. М. Скулкина (1987) — по продуктивности осоковых и злаковых лугов; Ю. М. Малафеева, М. В. Кабановой (устное сообщение, 1987 г.) — по продуктивности ягодников.

Зная закономерности динамики экосистем в пространстве и во времени, особенности их функционирования, можно подойти к решению вопросов оптимального использования пойменных земель.

Для ключевого участка был рассчитан ресурсно-экологический потенциал и выделены четыре типа пойменных земель по их хозяйственному использованию: озерно-соровые угодья, осоковые и злаковые луга, лесные угодья. В табл. 3 приведены их учетная площадь, биологическая продуктивность, дана общая продукция при максимальной и минимальной продолжительности затопления.

Озерно-соровые угодья. Учитывая большую длительность затопления поймы Нижней Оби и то обстоятельство, что именно в сорах формируется кормовая база для нереста, роста молоди и нагула взрослых рыб, мы пришли к выводу, что эти территории рациональнее использовать как объект рыбного хозяйства. В табл. 3 приведена ихтиомасса с 1 га (в пределах 4,5—9 кг) и вычислена общая продукция в годы минимального и максимального затопления.

Осоковые луга в молодом возрасте дают хорошее пита-

тельное сено, но ввиду раннего и длительного затопления половодьем участков, занимаемых осокой, ранние покосы невозможны. В середине лета осочники частично скашиваются местным населением, но в большинстве случаев только на силос. При этом надо учесть, что здесь невозможно использовать технику из-за постоянной переувлажненности и вязкости почвы. Закочкаренные осоковые луга обычно не используются из-за неудобства сенокошения. Так что, несмотря на большую площадь осоковых лугов и их довольно высокую продуктивность, использование их в пойме Нижней Оби, на наш взгляд, неэффективно.

Злаковые луга также выкашиваются местным населением. При их использовании надо иметь в виду мелкоконтурность, закустаренность, небольшие площади и также невозможность использования техники. Кроме того, выкашивание можно проводить не каждый год, а через два-три года. Поэтому на территории поймы Нижней Оби нецелесообразно создавать крупные животноводческие комплексы.

Лесные угодья — низкобонитетные древостои редколесий и лесов поймы имеют водоохранное, противоэрозионное, ветрозащитное значение, и они не должны рассматриваться как объект лесных ресурсов. Пойменные лесные сообщества могут служить объектами побочного пользования (в табл. 3 приведены данные по продуктивности брусники и морошки). Оценка ресурсно-экологического потенциала позволяет разработать приемы оптимальной эксплуатации и охраны пойменных земель. Одна из главных целей экологического прогнозирования — сохранение природных ресурсов на таком уровне, который может быть использован в течение неопределенно продолжительного времени без особых экономических затрат. Экологическая карта является основой для различных теоретических прогнозных построений. Она дает представление о распределении различных видов пойменных экосистем, отражает состав и структуру растительного и животного мира, показывает связь с факторами среды.

Выделено семь видов экосистем: гидрофильный озерный, гидро-гигрофильный соровый, гигрофильный лугово-осоковый, мезофильный кустарниково-крупнозлаковый, мезофильный древовидно-ивняковый, лесной, редколесно-болотный. Определены соотношения их площадей. Для каждого вида экосистемы определены экологические параметры, в пределах которых эта система функционирует и сохраняет свою структуру.

Каждый вид экосистемы представлен характерным сочетанием компонентов, существование которых определяется жизненной формой, приспособленной к определенной амплитуде экологических условий. В силу эволюционно-исторических причин в пойме наблюдается смена жизненных форм: гидрофиты → → гемикриптофиты → фанерофиты.

На основании проведенных исследований установлено, что

каждый высотный экологический уровень заканчивается определенной стадией субклимаксовой растительности: низкий — осоковыми лугами, средний — парковыми ивняками, высокий — редколесно-болотным комплексом. Наряду с усложнением состава и структуры пойменных сообществ наблюдается изменение видового состава и количества видов мелких млекопитающих: на низком уровне — три, на среднем — десять, на высоком — семь видов.

Определено количественное соотношение высотно-экологических уровней на эталонном участке: низкий занимает 81 %, средний — 13, высокий — 6 %. Это дает основание сделать вывод о наиболее эффективном использовании поймы Нижней Оби для рыбного промысла.

Глава 3.

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ НИЖНЕГО ОТРЕЗКА ОБИ И КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Луга поймы Оби имеют огромное значение как кормовая база для молочного животноводства. Рассматриваемый участок пойменных лугов протяженностью около 250 км находится в пределах Ямало-Ненецкого автономного округа. Его отличительные черты: сглаженность рельефа, малые высоты над уровнем моря, а следовательно, длительность пребывания под водой. Исследуемый район характеризуется наибольшей шириной поймы: по профилю — пос. Хошгорт — Усть-Войкар около 60 км. Здесь река разветвлена на три больших рукава — Большую, Малую и Горную Обь. Кроме того, пойма изрезана сетью больших и малых проток, разделяющих ее на огромное количество островов и массивов разной величины. Как правило, прибрежные части последних несколько приподняты по отношению к центральной области и образуют гривы и межгривные понижения (Роднянская, 1968). Площадь, которую можно использовать в качестве сенокоса, непостоянна, она колеблется от года к году в зависимости от продолжительности половодья. На лугах не проводились мероприятия по их улучшению, и пока огромные площади засорены кустарниками и малоценными в кормовом отношении грубостебельными видами, а также закочкарены. Но несмотря на это, пойменные луга наиболее продуктивны и на данный момент они — основной источник кормов для крупного рогатого скота на севере. Большая часть луговых массивов недоступна для использования из-за отсутствия путей сообщения. Мелководные протоки в период сенокоса не позволяют подойти к лугам не только колесному транспорту, но и водному, так как пересыхают. Отсутствие путей сообщения ограничивает возможность освоения новых площадей. Суровый климат, наличие вечной мерзлоты, длительность поемного режима приводят к тому, что часть площадей центральной поймы (сора) не имеет или почти не имеет растительности, пригодной для хозяйственного использования.

Имеющиеся сведения о пойменных лугах Ямало-Ненецкого автономного округа не исчерпывают всего комплекса вопросов, необходимых для их характеристики. Но интерес к ним исследователей проявлялся с первых лет советской власти. Так, вначале 30-х годов краткую характеристику растительности поймы Нижней Оби дал В. В. Сапожников (Сапожников, Никитина, 1923). Первое значительное описание лугов сделал М. К. Барышников (1961), детально исследуя их структуру на поперечных профилях в районах Сургута, Самарово, Березово и рекогносцировочно на отрезке от пос. Мужи до Обской губы. Луга Нижней Оби полностью обязаны своим происхождением длительному поемному режиму. В связи с огромным количеством проток и ручьев Р. А. Еленевский (1927) в своей классификации относит пойму низовьев Оби к островной. В зависимости от степени расчленения поймы протоками и интенсивности деятельности водного потока Э. Е. Роднянская (1963) выделяет в пойме Оби три района: 1) от г. Колпашево до устья Иртыша; 2) от устья Иртыша до разделения русла Оби на Малую и Большую Обь; 3) Малая и Большая Обь до Обской губы. Б. Г. Иоганзен (1963) бассейн Оби делит на пять частей: Нижняя Обь, согласно его подразделению, считается от устья Иртыша до устья Оби. Ю. А. Львов (1963) в пойме Оби рассматривает отрезки: Бийский, Барнаульский, Каменский, Новосибирский, Колывановский, Шегарский, Колпашевский, Александровский, Сургутский, Самарово-Березовский и Приустьевой. Однако о поймах Барнаульской, Каменской, Колпашевской и других можно говорить, вскрывая только биологические различия (Барышников, 1933; Бронзова, 1929; Львов, 1963; Роднянская, 1960). Если же пользоваться морфологической классификацией, то долину верхнего, среднего и частично нижнего течения Оби (до Ямало-Ненецкого округа) следует отнести к сегментно-гривистому типу, а севернее — к проточно-островному, что соответствует классификации Р. А. Еленевского (1927). Э. Е. Роднянская (1958) считает необходимым в пределах островной поймы Оби различать четыре высотных пояса поемности, или четыре экологических уровня, а М. К. Барышников (1933) — три экологических уровня: высокий, средний и низкий. Он отмечает, что пойма высокого уровня занимает всего лишь 5,4 %, среднего — 25,9, остальная часть — 68,7 % — приходится на пойму низкого уровня.

Характеризуя почвы северного отрезка Обской поймы, И. С. Сметанин (1963) отмечает бедность их «гумусом, валовым азотом и фосфором, а также подвижными формами N, P, K». Бедностью почв, суровым климатом, долгопоемностью и интенсивной аллювиальной деятельностью реки обусловливается малочисленность видового состава растительности. Несмотря на это, пойменные луга по продуктивности выше суходольных, а используются еще недостаточно (Асеева, 1982). Основная при-

чина — труднодоступность лугов поймы низкого уровня, особенно большая сложность в использовании растительности соров, которые на отрезке от Березово до Салехарда занимают 40 % общей площади (Ильина, 1976). Отмечая уникальность пойменных лугов Обского бассейна, их огромные площади, исследователи (Барышников, 1933; Номоконов, 1960; Роднянская, 1969; Тарасенков, 1935) одновременно обращают внимание на их слабую изученность, что не позволяет объективно оценить возможности освоения огромных территорий.

3.1. ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ

Снеговая вода — основной источник питания Оби в весенний период. Но снега выпадает в разные годы неодинаковое количество, и по темпу его таяния годы различаются. Поэтому уровень затопления поймы ежегодно колеблется. Наиболее низкие места левого берега Оби на широте полярного круга начинают заливаться полыми водами при уровне 300—315 см. По данным Салехардской гидрометеообсерватории, выход полых вод на пойменные земли происходит при уровне 380 см, покрытие водой поймы среднего уровня — при 450, высокого — при 500 см.

Мы проанализировали сроки заливания и освобождения поймы Оби в районе Салехарда и в южной части Ямало-Ненецкого автономного округа, в районе пос. Горки с 1960 по 1984 г. Затопление левого берега Оби против Салехарда (пойма низкого уровня) наблюдалось в разные годы с 8 по 28 мая, сход вод — с 14 июня по 27 сентября, продолжительность затопления 37—137, в среднем — 88 дней. Из 24 лет только четыре года пойма низкого уровня освободилась от воды рано — с 14 июня по 14 июля, что составляет менее 16,7 %. Десять лет заготовка сена на лугах низкого уровня была невозможной, освобождение их от воды происходило во второй половине августа — сентябре; 1979 г. отличался самым длительным периодом покрытия поймы полыми водами (рис. 2). Очень сложной была обстановка с заготовкой кормов четыре года подряд (1970—1973), когда пойма находилась под водой более 100 дней. Практика сенозаготовок на севере показывает, что в случае освобождения поймы низкого уровня до 10 августа (37,5 % из всех лет) хозяйствам округа все-таки удается, хотя и с большим напряжением сил, заготовить необходимое количество кормов.

М. К. Барышников (1961) считает для низовьев Оби ранними сроками схода полых вод при освобождении от них поймы среднего уровня до 15 июля; поздними — при освобождении после 20 июля; сверхпоздними — при сходе воды в сентябре. Годы со сверхпоздним сходом воды не поддаются прогнозированию.

Затопление поймы среднего уровня в районе г. Салехарда

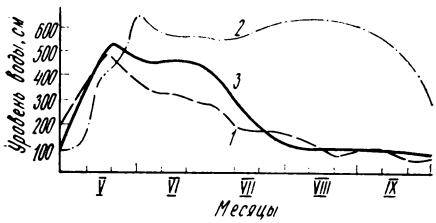


Рис. 2. Уровень паводковых вод и длительность половодий в районе г. Салехарда.
1 — в 1967, *2* — 1979, *3* — 1988 г.

происходило с 24 мая по 2 июня, освобождение — с 29 мая по 24 сентября, продолжительность разлива составляла 15—126 дней, средняя — 73. Четыре года пойма среднего уровня заливалась на 93—108 дней. Лишь в пяти случаях (21 %) за 24 года вода сходила в ранние сроки. Луга поймы высокого уровня заливались с 16 мая по 4 июня, освобождались от воды с 23 мая по 23 сентября, период покрытия их водой варьировал от 6 до 120 дней. Характеризуя гидрологическую обстановку в районе г. Салехарда за 14 лет (1936—1948), А. А. Максимов и А. С. Николаев (1963) среднюю продолжительность разлива полых вод определяют в 83 дня, максимальную — 124 и минимальную — 48 дней.

Замечено, что в годы с высокой, но быстро уходящей с поймы водой наблюдается наибольший выход зеленой массы трав (Барышников, 1933; Максимов, 1974). Это положение подтвердилось хорошими урожаями в 1968, 1977 и 1982 гг. Если луга поймы среднего уровня освобождаются от воды до августа, травостой соответствующей для производства сенокошения продуктивности успевает сформироваться, так как тепла для роста растений еще достаточно.

Абсолютные отметки высот над уровнем моря в северной части изучаемого отрезка поймы в большинстве случаев не превышают 5,5 м, в южной — 10 м. На юге округа площадей поймы высокого уровня несколько больше, есть участки, которые ежегодно не заливаются. Общая обстановка во время половодий здесь подобна таковой северной части поймы. Различия в несколько дней имеются в длительности пойменного периода, но это имеет большое значение, так как со сходом воды травы развиваются высокими темпами. Например, луга, расположенные на площадях с абсолютными отметками 9 м и более, в 40 % случаях из всех лет освобождаются от полых вод в июле, т. е. немного раньше лугов поймы среднего уровня, и формируют в этих случаях травостой высокой продуктивности. В целом на подобных лугах возможно сенокошение в 83 % из всех лет. Оставшиеся 17 % приходятся на годы со сверхдлительным половодьем, исключающим почти полностью заготовку кормов, что свидетельствует о необходимости животноводческим хозяйствам округа постоянно иметь страховой запас кормов не менее годовой нормы.

По способу приспособления к развитию при длительных паводках Р. А. Дыдина (1961) выделила три группы растений: 1) способные по мере повышения уровня полых вод поддерживать зеленые листья на их поверхности; 2) начинающие развиваться при спаде воды до определенного уровня и 3) хорошо и быстро возобновляющиеся семенным и вегетативным путем. Как правило, растения первой группы при длительных паводках косить невозможно после схода воды, так как они настолько вытягиваются и слабеют, что полегают, не в состоянии оправиться, загнивают, а иногда заносятся илом. Чем на более длительный период заливается луг, тем меньше остается времени для развития растениям второй и третьей групп. Интенсивность побегообразования у них снижается. Один из широко распространенных способов адаптации растений для выживания в условиях продолжительного паводкового периода — возобновление вегетативным путем. Он особенно эффективно «работает» в северных широтах (Максимов, 1974). Семенное размножение происходит неежегодно. В пойме непрерывно и интенсивно идет отбор приспособленных к длительному затоплению видов и отсев неприспособленных, что очень сужает ассортимент растений северных травостоев. В связи с этим пойма Нижней Оби бедна видовым составом растений.

3.2. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ, ИХ УРОЖАЙНОСТЬ И КРАТКАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Растительность поймы изучалась в наиболее распространенных, характерных нижнему ее отрезку ландшафтах, где в течение ряда лет в период выметывания метелок, колосьев, в стадии цветения их и созревания семян злаков брались укосы по заложенным профилям, производилось описание травостоев, фенологического состояния отдельных видов, собирались семена, определялись всхожесть, энергия прорастания и другие свойства, проводились наблюдения за ритмом роста растений. Мы остановимся на характеристике некоторых растительных группировок, используемых в настоящее время для сенокоса и потенциально дающих возможность эксплуатации их животноводческими хозяйствами Ямало-Ненецкого автономного округа без больших материальных затрат, и на оценке изменения их продуктивности в зависимости от условий температурного и гидрологического режима, которые сказываются не только на росте и развитии растений, но и являются факторами, изменяющими состав фитоценозов.

Первый участок для наблюдения был выбран по протоке

Таблица 4

Состав травостоя лангсдорфовейниковой группировки

Название растений	Содержание по массе, %	Название растений	Содержание по массе, %
Вейник Лангсдорфа	10,5—91,2	Горец змеиный	0 — 1,5
Мятлик луговой	1,8—15,0	Звездчатка злачная	0,2— 0,8
Вероника длиннолистная	1,1—22,5	Погремок малый	0,1— 1,3
Калужница болотная	0,7— 2,4	Лютик золотистый	0 — 0,3
Птармика хрящеватая	3,7—30,2	Синюха голубая	0,2— 1,2
Подмаренник топяной	0,3— 0,6	Щавель водный	0,3— 0,8
Мышиный горошек	0 — 1,6	Мытник судетский	0 — 0,2
Чемерица Лобеля	0 — 8,0	Хвощ полевой	0 —23,4
Латук сибирский	1,5—17,7		

Выл-Посл в 7 км от г. Лабытнанги, где по левому берегу есть типичные для поймы верхнего уровня типы растительности, к правому берегу протоки примыкает сор Хычеворлор с растительностью поймы низкого уровня.

Исследователями замечено, что при продвижении к северу виды растений, занимавшие низкие экологические уровни поймы, переходят на более высокие. Мы с этим явлением столкнулись на первом же участке, где лангсдорфовейниковая растительная группировка встречалась только на местообитаниях поймы с отметками высот, характерных пойме высокого уровня. Группировка состоит из 17 видов (табл. 4).

Из злаков доминируют вейник Лангсдорфа и мятлик луговой, но в связи с тем, что луг ежегодно используется под сенокос с обкашиванием грубостебельных видов, некоторые из них (вероника длиннолистная и птармика хрящеватая) составляют большую долю. Продуктивность вейниковых группировок в значительной степени зависит от защищенности древесно-кустарниковой растительностью: ближе к кустарникам травостой плотнее и выше, доля вейника больше. Почвы здесь влажные, богатые гумусом, рыхлые, но глубина оттаивания к середине июля составляет всего 40 см. Несмотря на это, лангсдорфовейниковые группировки к августу (1981 г.) дали от 5,1 до 9,3 т/га зеленой массы; в 1982 г. урожай вейникового луга составил 6,7, в 1983 — 8,5 т/га. Соотношение видов растений в травостое по годам не остается постоянным: в 1984 г. вейник Лангсдорфа занимал 3,0—52,0 %, вероника длиннолистная — 3,0—24,0, птармика хрящеватая — от 16,8 до 36,7 %. Вейниковые группировки на широте полярного круга (первый опытный участок) больших массивов не образуют. Также невелики по площади группировки вейника незамечаемого и мятлика лугового. Состав их включает 10—12 видов. На долю вейника незамечаемого приходится 47,0—65,0, мятлика лугового — 14,0—40,0 %. Остальная часть представлена разнотравьем из подмаренника топяного, незабудки азиат-

ской, вероники длиннолистной, птармики хрящеватой, латука сибирского и др. Иногда встречаются мышиный горошек, а в микропонижениях — осока острая. Урожайность группировки вейника незамечаемого и мятлика лугового 2,5—5,7 т зеленой массы на 1 га.

Заслуживает внимания еще одна растительная группировка первого участка — бекманево-осоковая. Она чередуется с группировкой вейника незамечаемого и мятлика лугового, занимающих микроповышения, а бекмания обыкновенная и осока острая — ложбинки. Видовой состав группировки включает 9—10 наименований, урожайность травостоя из них — 5,6—6,7 т/га.

Вегетационный период у растений севера короткий. С наступлением весеннего потепления резко возрастает темп роста растений, следовательно, и фитомассы. Наблюдение за ростом вейника Лангсдорфа дает следующую картину: при подъеме температуры воздуха до положительных значений только в дневное время в дернине появляются шильцеобразные зачатки побегов. С каждым днем их становится все больше. До перехода среднесуточных температур воздуха через +5 °С прирост стебля варьирует от 0 до 1,3 см/сут; с переходом через +10 °С — 3,6—3,8 см. Причем, если убрать прошлогоднюю стерню, рост молодых побегов замедляется. Видимо, остатки прошлогодних стеблей, отражая лучистую энергию и задерживая ветер, создают более благоприятный для роста молодых побегов микроклимат. При повышении температуры рост вейника происходит нарастающим темпом. Наибольший прирост (8 см/сут) был зафиксирован у некоторых побегов при температуре воздуха 20—25 °С, в среднем он составлял 2,3 см. В кусте вейника Лангсдорфа может быть большое количество побегов — до 300 шт. Из них от 5 до 96 %, а в среднем 67 % несут органы плодоношения. Каждый побег имеет пять-шесть живых, функционирующих листьев; наибольших размеров достигает третий от основания побега. Его размеры варьируют от 27 до 35 см по длине и от 0,8 до 1,2 см по ширине. Прирост листьев за сутки колеблется от 23 до 58 мм. Стебли вейника Лангсдорфа в среднем имеют семь междоузлий. Нижние два-три быстро прекращают рост, с четвертого по шестое — растут высокими темпами только в начальный период, самый быстрый рост и наибольшая длина у последнего междоузлия.

Бекмания обыкновенная характеризуется хорошим ростом и развитием, высокой зимостойкостью; начинает вегетацию до полного спада полых вод. Затопление, даже длительное, переносит удовлетворительно; может селиться и успешно развиваться на довольно бедных почвах, на лугах низкого экологического уровня, в местах, где откладывается мало наилка. Как утверждает Е. М. Черкашина (1983), этот вид относится к кормовым злакам высокого качества; в первый год жизни может дать 35—40 ц/га сена. Ростовые процессы у бекмании зафиксированы

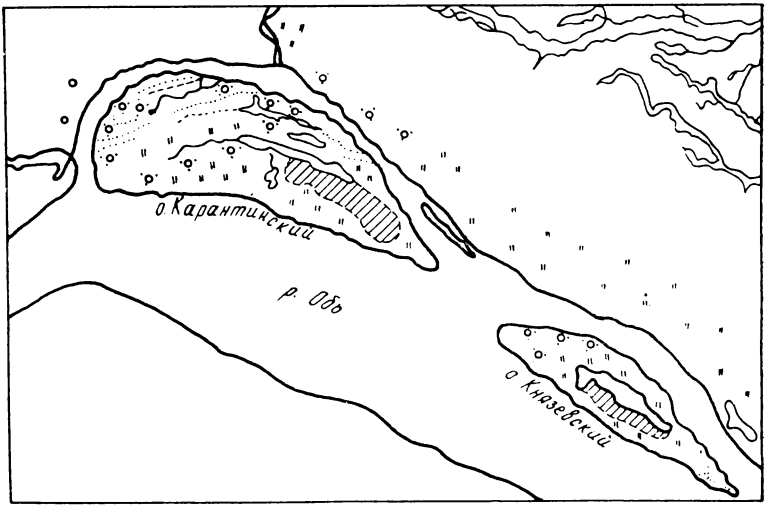


Рис. 3. Карта-схема второго участка полевого исследования лугов

нами при переходе температуры воздуха через +5 °С. Они продолжаются до конца июля—середины августа. Ежесуточный прирост 0—6 см, максимальное его значение при температуре воздуха 24—26 °С. На одном стебле бекмании развивается шесть—девять листьев. Наибольшие размеры имеют средние из них (длина 10—11,8 см). Лимитирующие факторы роста листьев — температура воздуха и влагообеспеченность: при оптимальной температуре и недостаточной влажности почвы рост листьев прекращается. Тот же результат может быть при достаточном количестве влаги, но температуре ниже +5 °С. При нормальной длительности затопления поймы полыми водами у бекмании обыкновенной во II—III декадах июля происходит колошение, в конце июля — цветение и в течение августа — созревание семян.

Высокими темпами роста и развития на севере характеризуются все виды разнотравья и осоки. Они очень хорошо приспособлены к местным климатическим условиям, обладают удивительно высокой морозоустойчивостью.

Второй участок для изучения пойменных лугов выбран на островах Карантинском и Князевском, в месте, где Обь ниже Салехарда делает крутой поворот и течет в широтном направлении на восток (рис. 3). Сенокосные угодья на островах располагаются вдоль береговой линии, центральная часть их в течение всего вегетационного периода занята водой. На о. Карантинском луга находятся со стороны основного русла Оби, площадь их 300 га, а всего острова, за исключением водной поверхности, около 1200 га; на Князевском соответственно — 40 и 380 га. Травостой лугов состоит из 20 видов (табл. 5). Они рас-

Таблица 5

Состав травостоя лугов на островах Карантинском и Князевском

Название растений	Содержание по массе, %	Название растений	Содержание по массе, %
Вейник Лангсдорфа .	0 —53,0	Щавель водный . . .	Доли %
Вейник незамечаемый .	0,8—86,0	Осока острая	0,6—100,0
Бекмания обыкновенная	1,2—48,6	Звездчатка злачная . .	0 — 2,7
Арктофила рыжеватая	54,7—92,0	Незабудка болотная .	Доли %
Мятлик луговой . . .	0 — 2,4	Пушица влагалищная .	Доли %
Полевица волосовидная	0,9—33,0	Подмаренник топяной .	0 — 1,5
Птармика хрящеватая	4,7—12,8	Вероника длиннолистная	0,3— 4,2
Калужница болотная .	1,2— 7,9	Сабельник болотный .	0 —10,5
Лютик ползучий . .	0 —10,1	Сердечник луговой . .	Доли %
Хвощ топяной	4,8—91,0	Мытник судетский . .	Доли %

пределяются по площади неравномерно. Например, доля осоки у береговой линии может варьировать от 0 до нескольких процентов, а в глубь островов возрастает, приближаясь к 100 % на расстоянии 80 м от берега. Осочники занимают 85—90 % площади, а злаково-разнотравные травостои только 10—15 %. В 70—80 м от береговой линии, а в отдельных местах в 100—140 м, появляются кочки. С понижением уровня почвы, происходящего к центральной части островов, кочки увеличиваются в размерах. На расстоянии 150 м от берега они достигают 30 см высоты и 20—25 см в диаметре.

В пределах полосы сенокосных угодий выделены растительные группировки вейника Лангсдорфа, арктофилы рыжеватой, бекмании обыкновенной и вейника незамечаемого; злаково-разнотравные, осоково-злаковые, осоково-разнотравные и осоково-кочкарные.

Вейники Лангсдорфа и незамечаемый встречаются вдоль береговой линии полосой до 50 м, причем первый формирует небольшие пятна, куртины среди вейника незамечаемого, распределяющегося в травостое более или менее равномерно. Ассортимент видов растительной группировки включает пять—семь наименований. Сюда входят осока водная, сабельник болотный, подмаренник топяной, незабудка болотная и хвощ топяной. В группировке местами доминирует вейник Лангсдорфа (более 50 %), местами — вейник незамечаемый (до 80 %). Несколько дальше от береговой линии (в 50—60 м) формируется группировка бекмании обыкновенной и вейника незамечаемого. Доля бекмании в травостое в весовом отношении колеблется от 32,2 до 41,8, а вейника соответственно — 18,2—23,8 %. Остальные составляющие группировки представлены осокой острой, хвощами и некоторыми видами разнотравья. Нередко бекмания встречается с полевицей волосовидной, вейником незамечаемым и

осоками. Соотношение их может колебаться в широких пределах, %:

Бекмания обыкновенная	11,0—48,6
Полевица волосовидная	16,5—33,0
Вейник незамечаемый	0,8—10,0
Осока острая и водная	25,0—40,0
Разнотравье	1,7— 8,3

Продуктивность группировки 3,2—4,5 т/га зеленой массы в период цветения доминирующих видов.

Арктофила рыжеватая произрастает на пологих берегах заводей, проток, ручьев, озер, на длительное время заливаемых водой. Начинает свой рост еще в воде при глубине около 50 см. При уходе паводковых вод ее восходящий стебель опускается одновременно с понижением уровня воды и при полном обсыхании грунта ложится на него. Стебель становится плагиотропным. Он дает начало дополнительной корневой системе из многочисленных тонких корешков, формирующихся у каждого узла и в местах, где полость стебля перекрыта анастомозами из рыхлой паренхимы. В каждом укоренившемся участке стебля в первый год образуется вегетативный побег, а из верхушечной части плагиотропного стебля вырастает ортотропный побег, выбрасывающий к концу вегетационного сезона метелку. Надземная масса арктофилы сочная, нежная, не грубеющая, зеленая до заморозков. Травостои ее просты по составу: в растительных группировках на островах Карантинском и Князевском она может занимать до 92 % по массе, остальная часть приходится на полевицу волосовидную и разнотравье. Нередки сочетания из арктофилы (до 63 %), осоки острой (до 26), бекмании обыкновенной (3—4) и полевицы волосовидной (около 7 %).

При сходе полых вод и одновременном потеплении арктофила рыжеватая очень быстро наращивает фитомассу. Например, в 1983 г. при уровне воды у о. Карантинского 5,62 м, т. е. в начальный период освобождения местообитания (его абсолютные отметки 5,7—6,0 м) арктофилы от воды урожайность составляла 1,6—2,7 т/га, а через десять дней (при уровне воды 5,21 м) уже 4—5 т/га, в отдельных местах до 10 т/га зеленой массы. Среднесуточные температуры воздуха за этот период увеличились с 9 до 19 °С.

Местообитания арктофилы постоянно переувлажнены, богаты илом, а следовательно, она не испытывает недостатка ни в питательных веществах, ни во влаге. Почти единственный фактор, лимитирующий ее рост в таких условиях,— температура. Максимальный прирост стебля арктофилы за сутки (5 см) зафиксирован нами при температуре воздуха +25 °С; средняя величина прироста в сутки за период вегетации 1,7 см. Листьев на стебле арктофилы 14—16 шт. Из них три-четыре нижних отмирают до сенокосной поры. Наибольшая длина (16—19 см) у 11—12-го листа, считая от основания стебля; величина осталь-

Таблица 6

Состав травостоя осоково-злаковой группировки на о. Князевском

Название растения	Содержание по массе, %			
	1	2	3	4
Арктофила рыжеватая	62,77	—	2,58	—
Бекмания обыкновенная	3,64	—	12,93	3,50
Полевица волосовидная	7,29	8,72	8,62	17,52
Вейник незамечаемый	—	24,70	0,86	2,33
Осока водная	26,27	43,60	73,27	75,93
Хвощ топяной	—	19,62	1,72	—
Калужница болотная	—	1,16	—	—
Звездчатка злачная	—	2,18	—	—
Мытник судетский	—	—	—	0,70
Другие виды разнотравья	Единично			

Примечание. 1—4 — данные по укосам, проведенным в 15, 30, 45 и 60 м от кромки берега соответственно.

ных варьирует в пределах 10,0—15,5 см по длине и 0,9—1,2 см по ширине. Растут листья неравномерно — наиболее высокий темп у верхних на стебле. Это можно объяснить совпадением их развития с самым теплым периодом летнего сезона.

Как уже было отмечено, с удалением от береговой линии островов содержание осок в травостое увеличивается. Это подтверждается данными табл. 6, где в графах 1—4 приведены результаты анализа укосов, произведенных на о. Князевском соответственно в 15, 30, 45 и 60 м от кромки берега. Урожайность растительной группировки, состав которой здесь приведен, 3,2—5,2 т/га зеленой массы.

Кочкарные осочники сформированы в основном осокой водной. Они почти не используются из-за неудобства сенокошения при наличии кочек и постоянно переувлажненной вязкой почвы. В осоковых травостоях в небольшом количестве встречаются сабельник болотный, сердечник луговой и подмаренник болотный.

Многие исследователи (Барышников, 1961; Бронзов, 1937; Еленевский, 1936) уделяют большое внимание осочникам и указывают на довольно высокое качество сена из молодой осоки. Осоки быстро растут: в годы со средними по длительности разливами полых вод и в I декаде июля суточный прирост составляет 2—4 см, иногда — до 6 см. Во II декаде июля осоки цветут, а в III, когда в этих районах начинается заготовка кормов, уже грубеют.

Третий участок полевого обследования лугов — это п-ов Хапморт и о. Кишмель: первый в 10, второй в 20 км к югу от полярного круга (рис. 4). Прирусловая полоса п-ва Хапморт имеет гривистый рельеф с абсолютными отметками не менее 5,6 м

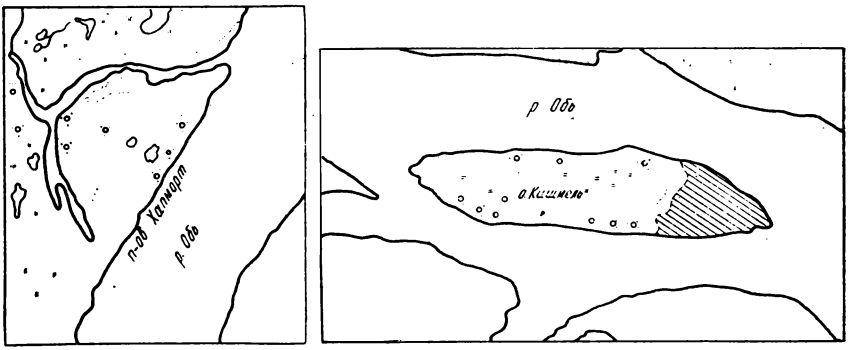


Рис. 4. Карта-схема третьего участка исследуемых лугов

над ур. м., т. е., в соответствии с подразделением М. К. Барышникова (1961), относится к высокому экологическому уровню, ширина ее 70—80 м. Далее полоса в 30—50 м — поймы среднего уровня (высота ее 4,5 м над ур. м.) и в 100—120 м от берега — луга поймы низкого уровня. Со стороны Оби и по берегам протоки, отделяющей полуостров (площадь 520 га) от материковой части, находятся сенокосные угодья. Видовой состав травянистых растений полуострова состоит из 41 наименования. Из злаков встречаются арктофила рыжеватая, канареечник тростниковидный, бекмания обыкновенная, вейники Лангсдорфа и незамечаемый, полевица волосовидная и мятлик луговой. В зависимости от рельефа и степени увлажнения содержание их в травостое сильно колеблется. Например, арктофилы — от 0 до 30 %, бекмании — от долей до 60, мятлика — от 1 до 40 % и т. д. Доминируют на полуострове осоки. Травостои их представлены как чистыми, без примеси других видов, осочниками, так и в сочетании с хвощом топяным и птармикой хрящеватой. Кроме упомянутых видов, из разнотравья наиболее распространены хвощ полевой, калужница болотная, вероника длиннолистная, щавель водный, звездчатка злачная, погремок малый. Из бобовых встречается единственный представитель, причем в небольших количествах (до 1 %) — мышиный горошек. Наиболее ценные травостои представлены злаково-разнотравными группировками, располагающимися полосами шириной 20—50 м, длиной до нескольких сотен метров. Урожайность их 3,7—6,8 т/га сырой массы. Группировки осоки водной дают 6,2—7,1 т/га, хвоща топяного и осоки — 7,2 т/га. Производительность лугов с осокой водной и птармикой хрящеватой с примесью злаков — до 12 т/га.

В годы с коротким периодом затопления поймы здесь может применяться машинная обработка лугов: поверхность почвы ровная, кочкарный осочник появляется в 150 м от берега. При длительном паводковом периоде сенокошение (в основном вручную)

возможно лишь по прирусловым гривам в полосе шириной около 100 м от береговой линии.

Остров Кишмель площадью около 720 га имеет до 440 га луговых угодий, находящихся в основном в южной части. Луга высокого экологического уровня располагаются в среднем на 6,0—6,2 м над ур. м. Состав травостоя аналогичен ассортименту видов п-ва Хапморт, но соотношение видов меняется: увеличивается содержание канареечника тростниковидного, мышиного горошка и др. Наиболее доступна для использования прибрежная часть лугов шириной полосы 100—150 м.

Злаково-разнотравная группировка окантовывает луговую часть острова полосой в 50 м. Покрытие составляет 70—80 %. В глубь острова распространяются осочники. Процентное содержание их в травостое колеблется от 43,0 до 98,9, высота от 0,7 до 1,3 м, покрытие 80—90 %. Среди них пятнами (50×100 м и более) произрастает хвощ топяной. Пятна формируются и из арктофилы рыжеватой и полевицы волосовидной, но меньших размеров — от нескольких до 100 м². Причем среди полевицы разреженно могут произрастать бекмания, хвощ топяной и водяная сосенка или арктофила и канареечник. Высота ковра полевицы 15—20 см. Злаково-разнотравная группировка постепенно переходит в разнотравно-злаковую. А между последней и осоковой группировками нередко формируется узкая переходная полоса из осоки и птармики хрящеватой. Осочники на о. Кишмель в период цветения дают от 4,0 до 17,2 т/га (в среднем 8,7 т) зеленой массы. В укосах злаково-разнотравной группировки насчитывается 12—13 видов растений, с удалением от берега к центру острова на 100 м — пять-шесть, далее осочники или хвощатники могут состоять из двух-трех и даже одного вида.

Следующий, четвертый, участок наблюдений за лугами располагается в месте слияния Большой и Малой Оби и занимает о. Осетровый и луга против него по правому берегу Оби (рис. 5). Правобережье Большой Оби на рассматриваемом участке имеет много мелких проток и озер, но по прибрежным гривам формируются хорошие по продуктивности древостои. Поверхность почвы сравнительно ровная, однако применение машин ограниченно в связи с разобщенностью сенокосных массивов. Если здесь уклон прирусловых грив при удалении от берега небольшой (10—15 см на 100 м), то на о. Осетровом он составляет 0,5—1,0 м на 100 м. В связи с этим на нем переходы от одной растительной группировки к другой выражены более четко.

В травостое этого участка появились новые кормовые виды — лисохвост вздутый и чина болотная, но одновременно увеличилось содержание сорных и ядовитых трав — погремка малого и цикуты, причем последняя широко распространилась по берегам некоторых озер, образует заросли полосой до 100 м и более. Ширина полосы сенокосных угодий здесь больше, чем на участках, расположенных ниже по течению Оби,— от 150 до 300 м.

Рис. 5. Карта-схема четвертого участка исследуемых лугов

Из злаков доминирует вейник Лангсдорфа. Доля его по массе в травостое колеблется от 18,2 до 95,9 %. На площадях в 2—3 га встречаются почти чистые вейниковые заросли. Примесь состоит из хвоща полевого (2,4 %), сабельника болотного (0,6), лютика ползучего (1,1) и подмаренника топяного (доли %). Высота травостоя 1,3 м, покрытие 90 % и более. Продуктивность около 10 т/га травы.

Средний урожай злаково-разнотравных группировок к периоду цветения злаков 5,2 т/га (лимиты 2,6—9,2), через десять дней после цветения — 7,2 т/га (лимиты 3,1—10,0). Количество крупностебельных видов разнотравья в них — вероники длиннолистной, василистника простого, щавеля водного, птармики хрящеватой, трехреберника непахучего и др.— варьирует от 5 до 30 %.

Основная доля лугов о. Осетрового приходится на осочники с включением в них пятен хвоща топяного, арктофилы рыжеватой, бекмании обыкновенной, полевицы волосовидной, вейника незамечаемого, канареечника тростниковидного и птармики хрящеватой. Видовой состав этих пятен невелик. Например, с арктофилой, занимающей 95,8 %, произрастают мятлик луговой (0,2 %), хвощ топяной (3,8), щавель водный (0,1), звездчатка злачная (доли %) и незабудка болотная (доли %); с бекманией обыкновенной (74,8) — вейник Лангсдорфа (0,8), хвощ топяной (22,1), щавель водный (1,1) и звездчатка злачная (1,2 %) и т. д. Урожай арктофиловых пятен 8,9 т/га зеленой массы. Бекмания не формирует плотных травостоев — максимальное покрытие 70—75 %. Полевица волосовидная в смеси с хвощом топяным дает 6,3 т/га. Как примесь к последним в небольшом количестве присутствуют бекмания обыкновенная, лютик едкий и щавель водный. Хвощ топяной может формировать и совершенно чистые, моновидовые травостои, причем очень плотные — покрытие до 90 %, соответственно и вес зеленой массы большой — до 28 т/га.

Встречающиеся в северной части изучаемого отрезка поймы островки канареечника тростниковидного выделяются среди луговой растительности благодаря большим размерам растений. Нередко это практически одновидовые группировки. В состав их

входит лишь небольшое количество осоки водной (0,2 %), лютика ползучего (0,5), калужницы болотной (0,1) и подмаренника топяного (0,1 %). В южной части пойменного отрезка Оби на границе Ямало-Ненецкого автономного округа канареечник тростниковидный встречается на значительных площадях, отличается быстрым ростом и рекомендуется для наиболее раннего использования. Относясь к корневищным злакам, он успешно размножается вегетативно и хорошо переносит покрытие наилком значительной толщины. Канареечник обладает хорошей продуктивностью сена — 25—40 ц/га, а на отдельных участках 60—100 ц/га (Дыдина, 1961), но чем ближе ко времени плодоношения он используется, тем качество корма хуже. Н. Ф. Кравченко (1973), изучив химический состав, перевариваемость сена и силоса канареечника лугов Оби и Иртыша, относит его к кормам среднего качества.

Вдоль понижений рельефа, залитых полыми или дождевыми водами, небольших озер и проток полосами от 10 до 30 м шириной на о. Осетровом встречаются травостои с доминированием птармики хрящеватой. Средняя высота трав до 65 см, но при значительной плотности травостоя (80—90 %) урожай зеленой массы достигает 9 т/га.

Кроме описания растительных группировок отмеченных четырех участков, периодически проводились наблюдения за лугами в низовьях Оби, по протоке Выл-Посл в устьях рек Харбей и Собь, в районе поселков Вандиазы, Питляр, Ханты-Питляр и далее на юг по Большой Оби до пос. Казым-Мыс, а по Малой и Горной Оби — вблизи поселков Шурышкары, Восяково, Мужи. Результаты наблюдений показывают, что растительные группировки пойменных лугов Малой и Горной Оби аналогичны группировкам Большой Оби. С продвижением к югу видовой состав злаково-разнотравных группировок становится разнообразнее, причем возрастает содержание злаков.

В результате изучения пойменных лугов Оби в пределах Ямало-Ненецкого автономного округа была подсчитана средняя продуктивность основных растительных группировок (табл. 7).

М. К. Барышников (1961) урожайность вейника определил в 3 т/га сена до выметывания метелок и 4 т сена или 10 т сырой массы — для растений с метелкой; урожайность канареечника — 4 т/га сена. По заключению О. А. Федоровой (1958), вейниковое, канареечниковое и арктофиловое сено богаче протеином, чем мятликовое, полевицевое и бекманевое, но вейник Лангсдорфа и канареечник тростниковидный быстро грубеют и поедаются скотом только в молодом состоянии. Злаково-осоковое сено, заготовленное в поздние фазы развития трав, содержит 6,8—10,6 % протеина, в молодой осоке (до цветения и в начале цветения) — 14,6—24,5 %. Р. А. Еленевский (1936) считает осоковые, осоково-канареечниковые и канареечниковые травостои прекрасным кормом, разрешающим белковую пробле-

Таблица 7

Средняя урожайность травостоев

Растительная группировка	Зеленая масса, т/га	Растительная группировка	Зеленая масса, т/га
Злаково-разнотравная	5,0	Бекманевая	5,0
Вейниковая	7,6	Бекманево-осоковая	4,0
Вейниково-разнотравная	6,9	Водно-осоковая	11,7
Канареечниковая	12,8	Осоково-полевицевая	4,2
Арктофиловая	7,4	Осоково-злаковая	5,5
Арктофилово-полевицевая	4,6	Осоково-разнотравная	5,1
Арктофилово-разнотравная	5,1	Топянохвощовая	12,1
		Хвощово-полевицевая	6,0

му. Но поскольку луговые растения поймы после спада воды развиваются высокими темпами, кормовая ценность их быстро изменяется. Это свидетельствует о необходимости заготовку кормов проводить в сжатые сроки.

Итак, обследование пойменных лугов Оби в пределах Ямало-Ненецкого автономного округа показало, что используются пока только сенокосные угодья высокого экологического уровня, их на изучаемом отрезке поймы около 35 тыс. га, а в хозяйственном обороте лишь 10 %. Регулярно используемые сенокосные угодья требуют поверхностного улучшения. В настоящее время они закустарены, засорены не только наносным мусором, но и ядовитыми и грубостебельными видами растений.

Все виды травянистых растений поймы в северных районах приспособились при весеннем потеплении наращивать зеленую массу такими темпами, которые позволяют через неделю после схода воды начать сенокошение. Сено из нежной, не огрубевшей травы, скошенной до колошения злаков, наиболее питательно, хотя по массе далеко не достигает максимума (Владимирский и др., 1963). Вводя научно обоснованный сенокосооборот с соблюдением оптимальных сроков сенокошения на разных типах лугов, можно обеспечить кормами с высокой питательной ценностью поголовье крупного рогатого скота, в несколько раз большее существующего в Ямало-Ненецком автономном округе без нанесения ущерба лугам, без снижения их продуктивности.

Общий анализ полученных материалов позволяет сделать следующие выводы.

1. На пойменных лугах Оби в пределах Ямало-Ненецкого автономного округа преобладают осочники.

2. Продуктивность основных растительных группировок пойменных лугов высока. Наиболее урожайны растительные группировки под защитой полос из кустарниковых ивняков.

3. Непрогнозируемость лет со сверхдлительным паводковым

периодом свидетельствует о необходимости иметь страховые запасы кормов не менее годичной потребности.

4. На постоянно используемых сенокосных угодьях содержание грубостебельных и ядовитых видов растений выше, чем на неэксплуатируемых. Сенокосные угодья требуют поверхностного улучшения.

5. Резерв кормовых запасов пойменных лугов Оби позволяет увеличить существующее поголовье крупного рогатого скота в несколько раз.

Глава 4.

ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА АЛЛЮВИАЛЬНОМ СУБСТРАТЕ

Характерной чертой пойменных луговых сообществ низовий Оби и ее притоков, а также стариц и проток является бедность флористического состава при высоких значениях коэффициента доминирования основного ценозобразователя. Кроме того, очень широко распространены чистые заросли длиннокорневищных злаков. Именно эта биоморфа гарантирует надежное закрепление за популяцией однажды занятой ею территории: подчеркивалось, что «длиннокорневищные злаки имеют по сути дела неограниченную продолжительность жизни клона» (Куркин, 1983, с. 7). Обладая большим потенциалом вегетативного возобновления, такие виды, как арктофила рыжеватая (*Arctophila fulva*), двукисточник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea*), вейник Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*), сохраняют жизнеспособность независимо от того, что в отдельные годы (например, в 1980) не только не успевают созреть семена, но даже генеративные побеги в травостое почти не представлены.

Арткофила — циркумполярный арктический вид — первой поселяется на обнажающемся субстрате соров, дна пересохших стариц, на отмелях. Тростянка овсяницевая (*Scolochloa festucacea*) — вид более южного распространения, но на границе лесотундры и северной тайги изредка встречается. Оба эти вида приурочены к избыточно-влажным экотопам и имеют один и тот же тип освоения свободного пространства (он называется «тактикой партизана») (*Lovett Doust*, 1981). Двукисточник распространен примерно в тех же климатических поясах, что и тростянка, т. е. не относится к числу характерных растений севера. Если грубо оценить долю каждого из названных видов в сложении растительного покрова поймы Оби на отрезке между протоками Нартыгорт и Шамапосл, то получим такой убывающий ряд: вейник — арктофила — двукисточник — тростянка.

По градиенту увлажнения (от застойного или избыточно-влажного до умеренного водного режима) эти виды образуют следующий ряд: арктофила — тростянка — двукисточник — вейник Лангсдорфа. Примечательно, что этот ряд одновременно

Таблица 8

Средние ценопопуляционные характеристики злаков по областям контроля

Шифр участка	ПС (число побегов/ 0,1 м²)		НБ, г/0,1 м²		МП (масса 10 побегов, г)	
	ОЭК	ОПК	ОЭК	ОПК	ОЭК	ОПК
А пл.	25,5	23,9	28,6	26,0	10,5	11,3
А (1)	17,0	20,4	10,4	10,4	5,6	5,7
А (2)	14,1	17,2	8,8	9,7	5,7	6,4
А (3)	23,8	25,8	15,5	15,4	6,0	6,3
А (орт.)	41,7	41,8	40,3	37,3	9,4	9,2
ДЛ	47,6	52,5	58,9	74,5	12,4	14,9
ХДЛ	42,6	47,0	68,0	71,9	15,6	16,4
ТЗ	38,7	40,9	26,4	26,4	6,7	6,7

Примечание. В табл. 8, 10, 11 весовые характеристики НБ и МП даны для воздушно-сухого состояния биомассы.

является и рядом усложнения структуры сообществ. Арктофила и тростянка существуют главным образом в виде чистых зарослей или двухкомпонентных ценозов (бекманиево-арктофиловые, тростянково-осоковые заросли); двукисточник образует или чистые, или хвощово (*Equisetum arvense*)-двукисточниковые заросли, или встречается вместе с гигромезофитным разнотравьем, примесь которого невелика; вейник формирует наиболее широкий типологический спектр сообществ. Наряду с его чистыми зарослями и близкими к ним хвощово- и княженично (*Rubus arcticus*)-вейниковыми группировками здесь распространены подмаренниково (*Galum boreale*)-вейниковые, чемерицево (*Veratrum lobelianum*)-вейниковые, кипрейно (*Chamerion angustifolium*)-вейниковые, синюхово (*Polemonlum acutiflorum*)-вейниковые, верониково (*Veronica septentrionalis*)-вейниковые луга, а также сообщества, образованные вейником и Ptarmica sp. Общий видовой состав таких сообществ значительно беднее, чем на лугах лесной зоны.

В данном сообщении использованы полевые материалы, собранные нами в нижнем течении Полуя, в нижнем и среднем течении Хадыты, по протокам Ямбура и Нартыгорт. В табл. 8 представлены данные по трем видам, а обследованные участки обозначены следующими шифрами.

1) Арктофила с разным тропизмом побегов — участок зарослей с плагиотропными (пл.) побегами на берегу протоки Ямбура, 1980 г. (А пл.); участки инвазионной популяции с неодинаковым соотношением между плагиотропными и ортотропными побегами на бедном песчаном субстрате по высохшему дну протоки в окрестностях фактории Хадыта — А (1), А (2), А (3); эти три участка обследованы в 1987 г; участок с преобладанием ортотропных (орт.) побегов в устье Хадыты, 1984 г.— А (орт.).

2) Двукисточник обследовался в чистом травостое (ДЛ) и на хвощово-двукисточниковом лугу (ХДЛ) на берегу протоки Нартыгорт в 1980 г.

3) Тростянковые заросли (ТЗ) — участок на берегу протоки Нартыгорт, представляющий собой пересохшее дно мелководного пойменного озерка, 1980 г.

На каждом из этих участков, а также в чистых зарослях вейника и на разнотравно-вейниковых лугах для оценки плотности стеблестоя, величины продукции и расчета средней мощности побегов было отобрано не менее 40 учетных площадок. Размер площадки 0,1 м^2; при отборе образцов методом дистанционных площадок форма площадки круглая, при использовании метода «непрерывных площадок» — квадратная. Последний метод был использован в 1987 и 1988 гг.

Результаты обработки полученного материала сведены в таблицах 8—14. Они нуждаются в предварительных пояснениях, так как содержат ряд условных обозначений. В таблицах приведены следующие средние характеристики: плотность стеблестоя (ПС), запас надземной биомассы (НБ), мощность побегов (МП); размерность показателей отражена в каждой из таблиц. Кроме того, поскольку весь материал анализируется с точки зрения нашей концепции о существовании ценопопуляций и сообществ в виде мозаики их состояний (Пешкова, 1987), а сами состояния формируются под преобладающим влиянием либо экотопического, либо биотического контроля, группировка данных осуществлялась отдельно по областям контроля. Их выделяется по две в пределах уровня контроля. На популяционном (п) уровне это область преобладания экотопического контроля состояния ценопопуляции — ОЭК (п), а также область преобладания популяционного контроля — ОПК. Область преобладания экотопического контроля уровня продуктивности сообщества (с) — ОЭК (с), область ценотического контроля — ОЦК — представляют ценотический уровень. В сообществах сложной структуры уровни взаимодействуют, а в чистых зарослях контроль одноуровневый.

В чистых зарослях состояние фрагментов ценопопуляции и частные уровни продуктивности определяются емкостью экотопа и внутрипопуляционными регуляторными процессами. Экотопический и собственно популяционный контроль, действуя в пределах всей занятой сообществом площади, определяет существование сообщества или ценопопуляции в виде мозаики состояний. Опосредованная оценка экотопических условий (Шенников, 1934) позволяет исследователю сосредоточить внимание исключительно на растительном покрове.

Области, выделяемые по преобладающему типу контроля, чаще всего статистически неразличимы по средним уровням продуктивности. Так, в рассматриваемой серии участков (см. табл. 8) лишь одно исключение — ДЛ ($p<0{,}001$). Для этого

участка характерны достоверные различия и по другим ценопопуляционным характеристикам двукисточника (ПС, МП), причем названные показатели выше в ОПК.

Вместо традиционно используемого коэффициента вариации (КВ) мы рассчитывали (табл. 9) коэффициент выравненности — $К_в$ (Доспехов, 1968). Средние для серии значения $К_в$ не различались по областям контроля для ПС и МП. Однако по степени пространственной однородности в размещении НБ области четко различимы: в ОЭК $К_в = 51{,}0 \pm 5{,}9$ %, в ОПК $К_в = 72{,}6 \pm 2{,}8$ % ($t = 3{,}31$; $0{,}01 < p < 0{,}005$). Эти данные подтверждают стабилизирующую роль популяционного контроля по отношению к уровню продуктивности.

Связь МП с ПС (табл. 10) выражена в обеих областях контроля на всех рассматриваемых участках. Каковы бы ни были значения η, ОЭК и ОПК соответствуют равные последовательности классовых средних МП. В первом случае это возрастающие, во втором — убывающие ряды. Несмотря на то, что с увеличением ПС в ОЭК МП возрастает, а в ОПК снижается, тем же самым классам ПС в обеих областях контроля соответствуют возрастающие ряды классовых средних НБ (табл. 11). Следует отметить, что в ОЭК разрыв между классовыми максимумом и минимумом резче, чем в ОПК. Однако это не приводит к векторизации соотношений значений η в ОЭК и ОПК. Следовательно, длиннокорневищные злаки, ценозообразователи чистых зарослей в условиях избыточно-переменного увлажнения, выравнивания уровней продуктивности и подгонки их под климатически обусловленный предел достигают за счет отсутствия закономерных отличий ОЭК от ОПК по тесноте связи НБ с ПС. Для серии из восьми участков средние значения η в ОЭК ($0{,}83 \pm 0{,}05$) и ОПК ($0{,}76 \pm 0{,}04$) статистически не различаются ($t = 1{,}09$). Помимо того обстоятельства, что на ранних (заросли арктофилы, тростянки) стадиях сукцессии еще не достигнута высокая ПС и на некоторых участках — А (1), А (2), А (3), Т3 — вообще представлены инвазионные популяции, на «унификацию» областей контроля влияет очень мощный фактор — весеннее половодье. Последействием этого фактора (и популяционный, и микроэкотопический контроль включаются уже после того, как все особи популяции перенесли затопление) в значительной мере объясняется в последующем слабая степень дифференциации реакции величины НБ на ПС в ОЭК и ОПК.

Для сообществ наиболее продвинутых стадий сукцессии, существующих в условиях «щадящего» (если и затопление, то очень кратковременное и не ежегодное!) водного режима, характерны резкие различия ОЭК и ОПК по тесноте связи НБ с ПС. Так, в серии из 15 участков чистых зарослей вейника Лангсдорфа (Полуй, 1980; Хадыта, 1984, 1987, 1988) в ОЭК теснота связи НБ с ПС выше ($\eta = 0{,}87$), чем в ОПК ($\eta = 0{,}67$). Столь же высокодостоверные различия ($p < 0{,}001$) отмечены и

Таблица 9

Коэффициенты выравненности ценопопуляционных характеристик злаков по областям контроля, %

Шифр участка	ПС		НБ		МП	
	ОЭК	ОПК	ОЭК	ОПК	ОЭК	ОПК
А пл.	71,0	67,8	43,3	65,9	65,6	76,0
А (1)	48,2	56,3	54,6	63,4	58,4	58,8
А (2)	45,7	52,7	22,7	68,9	67,7	63,9
А (3)	46,6	56,2	32,6	61,8	79,7	74,3
А (орт.)	79,6	75,8	64,3	80,2	82,1	81,7
ДЛ	83,6	71,3	67,6	81,1	81,5	76,4
ХДЛ	74,0	66,2	56,1	79,2	76,6	75,7
ТЗ	78,9	70,5	66,5	77,1	83,9	78,8

Таблица 10

Связь МП с ПС по областям контроля

Шифр участка	Классовые средние МП (масса 10 побегов, г)				$\eta \pm m_\eta$
	$\overline{X}_1$	$\overline{X}_2$	$\overline{X}_3$	$\overline{X}_4$	
А пл.	7,9 / 13,4	10,6 / 13,6	14,3 / 8,9	— / 10,3	0,58±0,14 / 0,83±0,06
А (1)	4,5 / 9,2	5,6 / 6,0	7,2 / 4,3	6,8 / 4,9	0,52±0,12 / 0,73±0,10
А (2)	4,6 / 8,7	6,4 / 5,9	6,8 / 4,6	— / —	0,53±0,16 / 0,65±0,13
А (3)	5,1 / 7,7	6,0 / 5,9	6,8 / 5,3	7,5 / 5,6	0,74±0,09 / 0,66±0,11
А (орт.)	7,9 / 10,6	9,0 / 9,9	11,7 / 8,3	— / 7,7	0,78±0,08 / 0,69±0,12
ДЛ	11,9 / 17,9	11,7 / 16,4	11,8 / 11,1	16,5 / 10,0	0,73±0,09 / 0,88±0,04
ХДЛ	14,1 / 22,4	14,2 / 17,2	16,5 / 14,2	17,7 / 12,8	0,38±0,18 / 0,89±0,04
ТЗ	6,0 / 7,8	5,9 / 5,9	7,6 / 5,6	7,7 / —	0,77±0,08 / 0,76±0,07

Примечание. Здесь и в табл. 11: в числителе — ОЭК, в знаменателе — ОПК.

Таблица 11

Связь величины НБ с ПС по областям контроля

Шифр участка	Классовые средние НБ, г/0,1 м²				$\eta \pm m_\eta$
	$\overline{X}_1$	$\overline{X}_2$	$\overline{X}_3$	$\overline{X}_4$	
А пл.	14,6 / 15,5	27,2 / 29,2	54,0 / 24,2	— / 37,9	0,81±0,07 / 0,81±0,07
А (1)	3,7 / 6,4	10,1 / 9,5	18,3 / 10,3	25,5 / 18,1	0,56±0,11 / 0,85±0,05
А (2)	3,2 / 6,3	11,0 / 9,9	18,9 / 13,6	— / —	0,82±0,07 / 0,94±0,02
А (3)	5,8 / 9,7	14,3 / 14,2	24,7 / 17,6	32,8 / 22,8	0,96±0,02 / 0,86±0,05
А (орт.)	23,6 / 29,1	37,3 / 38,5	62,0 / 37,9	— / 43,0	0,89±0,04 / 0,65±0,13
ДЛ	42,3 / 67,0	52,1 / 80,8	6,01 / 70,9	97,8 / 87,4	0,90±0,04 / 0,50±0,12
ХДЛ	40,6 / 52,2	56,2 / 74,8	77,9 / 74,4	109,4 / 93,4	0,76±0,09 / 0,84±0,05
ТЗ	17,1 / 23,4	21,3 / 27,2	32,8 / 35,0	38,4 / —	0,95±0,02 / 0,60±0,11

Таблица 12

Средние ценопопуляционные характеристики вейника Лангсдорфа (чистые заросли) в период роста побегов (ПР) и при достижении сезонного максимума НБ (СМ) по областям контроля

Показатель	ПР		СМ	
	ОЭК	ОПК	ОЭК	ОПК
ПС, % от $\overline{X}$	**93,0**	**106,2**	**96,3**	**102,1**
НБ, % от $\overline{X}$	**97,0**	**103,6**	98,8	99,7
$K_в$ ПС, %	55,4	63,1	66,9	67,0
$K_в$ НБ, %	**36,4**	**74,2**	**47,4**	**73,9**
Теснота связи (η) НБ с ПС	**0,94**	**0,73**	**0,87**	**0,67**

Примечание. Здесь и в табл. 13, где проводится сопоставление по парам значений, достоверно различающиеся между собой значения выделены.

Таблица 13

Дифференциация средних характеристик на популяционном и ценотическом уровнях (разнотравно-вейниковые сообщества)

Показатель	Уровень и область контроля			
	Популяционный		Ценотический	
	ОЭК (п)	ОПК	ОЭК (с)	ОЦК
ПСВ, % от X . . .	**97,6**	**102,2**	**95,2**	**104,2**
НБВ, % от X . . .	101,6	98,4	**92,1**	**107,2**
НБС, % от X . . .	100,0	99,1	**92,5**	**107,4**
$K_в$ ПСВ, %	67,0	66,3	67,9	65,4
$K_в$ НБВ, %	**47,6**	**71,0**	59,6	57,7
$K_в$ НБС, %	**60,0**	**76,5**	**59,1**	**75,7**
Теснота связи (η) НБВ с ПСВ	**0,90**	**0,65**	0,71	0,75

для фенофаз, предшествующих достижению максимального сезонного запаса НБ (табл. 12, 11 участков, Хадыта, те же годы). Для удобства сравнений ПС и НБ представлены в виде относительных значений в сочетании с $K_в$ их абсолютных значений. Видно, что различия между ОЭК и ОПК существенны, как и в первой серии участков (арктофила, двукисточник, тростянка), по $K_в$ НБ, а различия по относительной величине НБ к моменту достижения максимального сезонного запаса исчезают.

При изменении ценотического положения вейника (когда роль единственного ценозообразователя чистых зарослей меняется на роль доминанта разнотравно-вейниковых сообществ) связь между НБ и ПС по-прежнему теснее в ОЭК, чем в ОПК (табл. 13, 17 участков, Хадыта, те же). Для вейниковых сообществ разной структуры (ср. табл. 12 и 13) характерно достоверное превышение ПС в ОПК по сравнению с ОЭК. При высокой в целом ПС (сформировавшиеся сообщества, предельно освоившие емкость экотопа) популяционный контроль начинает преобладать над экотопическим, независимо от структуры сообщества, когда частный уровень ПС (ОПК) выше общего для участка. Это не значит, что и на всех площадках, относящихся к ОПК, ПС должна быть больше общей средней: и в ОЭК, и в ОПК попадают варианты как правой, так и левой части ряда ПС.

Данные табл. 13 убедительно доказывают, что в сообществах смешанного состава наряду с популяционным уровнем контроля существует ценотический. Специфичность уровней контроля проявляется, в частности, в том, что области контроля в пределах того или иного уровня различаются между собой не по одному и тому же набору признаков.

Итоговый ценотический показатель — величина продукции.

Неравномерность ее распределения по площади, занятой сообществом, определяется сочетанием разных уровней контроля — популяционного и ценотического — на любой учетной площади. Та же серия разнотравно-вейниковых луговых сообществ, которая обсуждалась выше, дает возможность оценить относительную величину продукции и степень выравненности распределения по площади абсолютных значений НБ (табл. 14). Сравнение средних значений показало наличие высокодостоверных (в одном случае $p<0{,}02$, в девяти — $p<0{,}001$) различий. Различия отсутствуют лишь между сочетаниями ОПК + ОЭК (с) и ОПК+ОЦК по относительной величине НБС и между сочетаниями ОЭК (п) + ОЦК и ОПК + ОЭК (с) по $K_в$ НБС. Таким образом, взаимодействие уровней контроля обусловливает пространственную гетерогенность сообществ сложной структуры. Совместное влияние популяционного и ценотического контроля (ОПК + ОЦК) приводит к столь высокой степени выравненности распределения НБС (см. табл. 14), которая не достигается в чистых зарослях с одноуровневым (популяционным) контролем. Так, средние значения $K_в$ НБ в ОПК для зарослей вейника составили 73,9 %, для зарослей других видов (см. табл. 8) — 72,6 %.

Рассмотренные серии сообществ разной структуры показывают, что состав и структура пойменных луговых сообществ обусловливаются особенностями экотопа. В отличие от более южных районов, где зарастание аллювия начинается со стадии пестрых по составу неопределенных группировок (например, в пойме среднего течения р. Урал) (Горчаковский, Пешкова, 1970), в низовьях Оби и по ее притокам на этом отрезке пионерных видов крайне мало (обычно это одна арктофила). Другое отличие связано с особенностями биоморфологии пионерных видов. Если в условиях умеренного и теплого климата в зарастании аллювия значительное участие принимают терофиты, то на севере эту роль способны выполнять растения с многолетними быстро растущими плагиотропными побегами и надежно защищенными почками возобновления. Случайные компоненты климатически исключены, поэтому инициальные стадии аллювиальных сукцессий — это разные фазы формирования сомкнутого арктофилового покрова, начиная с единичных разрозненных клонов. Соотношение между числом плагиотропных и ортотропных побегов арктофилы на последовательных этапах формирования сомкнутого травостоя претерпевает существенные изменения. Если сначала, при максимальной скорости колонизации субстрата, клоны продуцируют преимущественно плагиотропные побеги, то по мере повышения плотности стеблестоя возрастает доля ортотропных побегов.

Что касается уровня продуктивности пойменных сообществ, то в общем он повышается в ходе сукцессии (крупнозлаковой серии). Объяснение этому следует искать в первую очередь в

Таблица 14

Относительные значения НБС и $K_в$ абсолютных значений НБС при сочетании областей контроля разных уровней

Сочетания областей контроля	НБС, % от X	$K_в$ НБС, %
ОЭК(п)+ОЭК(с)	87,3±2,0	51,8±3,2
ОПК+ОЦК	101,5±1,9	84,0±1,2
ОПК+ОЭК(с)	96,1±2,8	72,4±2,1
ОЭК(п)+ОЦК	113,5±2,4	72,6±2,4

Таблица 15

Структура надземной фитомассы (г) ивы шерстистопобегой (1976 г.)

№ дерева	Листья	Живые побеги		Ствол	
		Годичные	Многолетние	Кора	Древесина
1	122,0	30,5	86,9	235,4	850,8
2	47,4	8,7	41,3	177,9	600,5
3	84,9	20,2	86,5	157,3	623,5
4	273,0	49,7	215,0	540,9	2058,9
5	74,3	14,4	142,2	205,2	755,8
6	3,5	1,0	2,8	11,2	21,1
7	22,5	4,5	10,6	71,9	151,2
8	48,8	10,4	67,4	288,7	1188,5
9	215,9	53,0	294,9	503,9	2142,8
10	122,0	25,7	164,1	222,6	1038,6
11	246,7	45,3	278,8	455,3	1706,5
12	234,4	44,2	220,4	531,3	2696,1
13	451,5	100,2	484,2	715,1	3491,6
14	109,3	15,6	98,7	258,7	1077,5
15	110,5	20,0	165,9	310,6	1257,4
16	53,8	9,5	36,5	164,3	548,2
17	45,2	13,0	23,0	292,6	676,6

Примечание. Здесь и в табл. 16: метровые площадки разделены горизонтальными линиями.

Таблица 16

Структура надземной фитомассы (г) ивы шерстистопобегой (1977 г.)

№ деревца	Листья	Живые побеги		Ствол	
		Годичные	Многолетние	Кора	Древесина
1	133,0	24,5	164,6	360,6	1189,7
2	215,3	44,1	254,4	477,9	1751,3
3	82,2	13,6	199,2	470,9	1536,2
4	53,7	7,7	136,0	134,2	465,5
5	215,2	37,2	279,1	277,8	1095,6
6	41,3	7,2	36,3	62,9	160,6
7	33,2	5,5	36,6	57,3	138,9
8	81,7	13,5	117,4	155,0	451,6
9	11,2	1,5	4,4	12,6	24,3
10	145,1	29,2	168,2	296,9	1063,3
11	280,4	54,9	388,4	358,9	1520,3
12	49,3	8,3	33,9	157,0	399,4
13	74,7	12,6	75,5	126,4	400,5
14	91,5	12,4	145,8	136,2	420,5
15	7,4	1,4	2,1	11,5	19,7
16	1,9	0,4	0,7	3,5	4,0
17	9,2	1,0	8,7	32,2	46,3
18	42,6	7,4	43,2	118,6	467,1
19	54,8	7,8	81,0	121,5	199,3

различиях ПС разных видов (двух-пятикратных), которые далеко не в полной мере компенсируются различиями по МП.

Зарастание аллювия протекает по-разному в зависимости от гранулометрического и минерального состава наносов. Крупнозлаковая серия, начинающаяся с арктофиловой стадии, приурочена к наносам с преобладанием илистых фракций. На песчаных же наносах обычно поселяется ива (чаще всего *Salix dasyclados*), которая со временем формирует высокоствольные (5—7 м и выше) заросли — мертвопокровные или с разреженным травяным покровом. На Хадыте, в частности, продуктивность надземной массы хвощового покрова в ивняке составила всего 129 г/м², злаково-хвощово-пижмового — 86 г/м² (в воздушно-сухом состоянии).

Структура надземной фитомассы ивы (*Salix dasyclados*) была определена нами в 1976 г. (среднее течение р. Хадыты) и в 1977 г. (тоже в среднем течении, но примерно на 20 км ниже по течению). Согласно принятой нами методике, на пробных площадках по 1 м² (в трех-четырехкратной повторности) каждое деревце ивы после спиливания расчленялось на фракции

Таблица 17

Связь между компонентами надземной фитомассы ивы шерстистопобегой (1976 г.)

Компонент фитомассы	Классовые средние, г			$\eta \pm m_\eta$
	$\overline{X}_1$	$\overline{X}_2$	$\overline{X}_3$	
Классы, выделяемые по запасу фитомассы листьев				
Годичные побеги	11,7	36,4	59,8	0,84±0,07
Многолетние побеги	67,5	182,0	299,6	0,79±0,09
Стволы	883,9	1664,7	3048,9	0,83±0,08
Классы, выделяемые по запасу фитомассы годичных побегов				
Листья	65,6	219,0	333,7	0,86±0,06
Многолетние побеги	76,3	299,3	389,6	0,84±0,07
Стволы	918,2	2268,8	3426,7	0,83±0,08
Классы, выделяемые по запасу фитомассы многолетних побегов				
Листья	59,7	162,8	304,7	0,81±0,08
Годичные побеги	12,6	30,8	66,2	0,91±0,04
Стволы	821,8	1923,5	3005,1	0,78±0,10
Классы, выделяемые по запасу фитомассы стволов				
Листья	68,5	179,0	343,0	0,81±0,08
Годичные побеги	14,3	35,7	72,2	0,78±0,09
Многолетние побеги	69,3	204,4	352,3	0,98±0,001

биомассы. Весовые показатели учитывались для воздушно-сухого состояния (табл. 15, 16).

На основе этих первичных материалов, отражающих неоднородность древостоя, выполнен корреляционный анализ с последовательным отведением роли факториального признака одной из фракций фитомассы. За учетную единицу принималось деревце.

На обоих участках, несмотря на различия в абсолютных значениях запасов фитомассы, связь между ее компонентами — сильная по тесноте (1976 г. — табл. 17; 1977 г. — Пешкова, 1981). Это можно расценивать как отражение довольно строгих соотношений между фракциями фитомассы на уровне особи. Ценотический же уровень организации характеризуется выраженным варьированием соотношения величин НБ разных компонентов сообщества и вследствие этого — меньшей теснотой связи между ними или даже отсутствием ее (Пешкова, 1987).

Двукисточник и ива шерстистопобегая в рассматриваемом районе встречаются исключительно в интразональных местообитаниях. Как и в более южных широтах, они отличаются рекордно высокой скоростью прироста НБ и ее большим запасом. В связи с этим оправдано использование этих видов в качестве

индикаторов климатически обусловленного максимума прироста НБ в тот или иной год. За два года параллельных учетов на Хадыте получены обнадеживающие совпадения величин прироста, что подтверждает, несмотря на различие экобиоморф, реальность существования верхнего климатического предела уровня продуктивности. Так, в 1976 г. НБ двукисточника составила 970 г/м², а суммарная продукция листьев и годичных побегов ивы — 910 г/м². В 1977 г. эти показатели равнялись 585 и 515 г/м². Разница объясняется отсутствием данных по величине массы радиального прироста многолетних побегов и стволов ивы.

На участке ивняка, обследованного в 1976 г., у каждого деревца замеряли линейный прирост верхушечного побега за 1976, 1975, 1974 гг. В среднем по 15 деревцам (в расчеты не включены два суховершинных) получили 25,2; 18,6; 42, 5 см соответственно. Сравнивая линейные приросты с величиной НБ двукисточника за те же годы (970; 449; 1112 г/м²), легко заметить общую направленность разногодичной изменчивости, что указывает на сходную реакцию видов на погодные условия. Потенциал продуктивности видов, приуроченных к интразональным местообитаниям, естественно, выше, чем у видов в условиях плакора.

Глава 5.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ И ЕЕ ДИНАМИКА

Продуктивность фитоценозов речных пойм, как правило, может в несколько раз превосходить продуктивность фитоценозов окружающих внепойменных территорий. Поймы и дельты рек, занимая всего 3 % площади суши, производят (по разным оценкам) от 12 % (Добровольский, 1972) до 30 % (Худяков, 1976) органического вещества, производимого наземной растительностью. Урожаи трав на пойменных угодьях всегда бывают высокими, они меньше подвержены воздействию неблагоприятных изменений погоды. Столь высокая биологическая продуктивность пойменных лугов обусловлена природным плодородием почв и их ежегодным обогащением солями и мелкоземом, смываемым с водоразделов. Немалое значение имеет на севере и отепляющее влияние реки: если в тундре многолетняя мерзлота даже в разгар лета залегает всего на 30 см от поверхности почвы, то в пойме сезонное оттаивание охватывает слой от 1,2 м и глубже (Пешкова, 1987).

Пойменные луга севера не просто имеют большую продуктивность, но их травостои часто превосходят суходольные луга умеренной зоны и в качественном отношении. По данным Т. А. Работнова (1985), луговые растения высоких широт, находясь в условиях длинного фотопериода, содержат больше сахаров и поедаются скотом при прочих равных условиях лучше, чем аналогичные растения, выросшие в условиях менее продолжительного освещения. В суровых климатических условиях севера возрастает также и общая калорийность луговых растений (Dennis et al., 1978). Данные химического анализа и наблюдения за поедаемостью показали, что даже сено из осоки водяной, вопреки распространенному мнению, является высококачественным кормом при условии своевременного скашивания (Барышников, 1933, 1961).

Данные по продуктивности пойменных лугов низовьев Оби в литературе имеются (Барышников, 1933, 1961; Дыдина, 1961; Номоконов, 1962; Пешкова, 1982, 1983, 1986, 1987; Рождественский, 1985; Шепелева, 1986; и др.). Однако многие из этих работ были написаны на основе маршрутных исследований, с ис-

пользованием разных методик, что зачастую делает результаты разных авторов несопоставимыми. Например, Р. А. Дыдина (1961) указывает для лангсдорфововейникового луга в низовьях Оби среднюю продуктивность 30 ц/га, а Н. В. Пешкова (1987) — 70,4 ц/га. В настоящей работе основной акцент сделан на длительное стационарное наблюдение в наиболее типичных луговых сообществах. Цель этих исследований — установление разногодичной изменчивости биологической продуктивности лугов в связи с изменением режима поемности, выяснение механизмов формирования того или иного уровня продуктивности.

Поскольку важной характерной особенностью естественных пойменных лугов низовьев Оби является их простой видовой состав и зачастую ярко выраженная монодоминантность, это позволяет в ходе стационарных исследований выявлять зависимость уровня продуктивности монодоминантного ценоза как от экзогенных, так и от эндогенных факторов. Внутриценотические межвидовые отношения в таких сообществах оказывают лишь второстепенное влияние на формирование уровня продуктивности и во многих случаях могут игнорироваться. Это, в свою очередь, позволяет более детально изучать структуру биомассы доминанта сообщества и ее динамику.

Для стационарного изучения структуры и продуктивности пойменных лугов летом 1985 г. был заложен топоэкологический профиль Шурышкары-Питляр, пересекающий пойму Оби в направлении с запада на восток, общей протяженностью более 25 км (Гафуров, Скулкин, 1987). На профиле изучали высотное распределение типов почв, растительных группировок, продолжительность затопления различных гипсометрических уровней, произвели оценку экологической амплитуды видов-доминантов по отношению к фактору затопления. Затем на данном профиле выбрали два ключевых участка для стационарных наблюдений за структурой и продуктивностью сообществ. На одном из них, расположенном на берегу протоки Рынгим в 8 км к востоку от с. Шурышкары, изучали разногодичную флюктуационную изменчивость трех естественных лугов, на другом (о. Бубенский, протока Малая Обь, в 3 км к северо-востоку с. Шурышкары) — разногодичную изменчивость нескольких луговых сообществ, скашиваемых ежегодно с 1986 г. В период максимального развития травостоя на пробных площадях (10 м^2) в случайном порядке заложены 25 круглых раункиеровских площадок по 0,1 м^2. Травостой срезали на уровне почвы, образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Помимо общего запаса надземной биомассы (далее — НБМ, или W), определяли долю участия в ней каждого вида и важнейшие структурные признаки доминантов: плотность стеблестоя (N, или ПС), число, размер и массу генеративных и вегетативных побегов, среднюю массу одного побега (M, или МП).

5.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОДУКТИВНОСТИ ТИПИЧНЫХ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ

В районе исследований можно выделить шесть основных групп первичных естественных лугов. По их расположению в мезорельефе поймы и уменьшению устойчивости доминантов к затоплению эти луга можно расположить в следующем порядке: арктофиловые (*Arctophila fulva*) — полевицево-бекманиевые *Agrostis stolonifera*+*Beckmannia syzigachne*) — осоковые (*Carex aquatilis*) — осоковые (*Carex acuta*) — канареечниковые (*Phalaroides arundinacea*) — вейниковые (*Calamagrostis langsdorfii*). Важнейшими производственными сообществами, развивающимися из естественных при сенокошении, являются злаковые полидоминантные (*Poa pratensis*+*Agrostis stolonifera*+*Beckmannia syzigachne* + *Calamagrostis neglecta*), разнотравно-мятликовые (*Poa pratensis*) и разнотравно-лисохвостовые (*Alopecurus pratensis*) луга. Первый тип сообществ развивается на месте сообществ осоки острой, второй и третий — на гривах высокого уровня при выпадении вейника Лангсдорфа. Вследствие небольшой плотности населения в низовьях Оби в настоящее время площадь сенокосов составляет лишь 5—10 % от общей площади лугов (Барышников, 1961; Пуртов, 1970), поэтому производные сообщества значительно менее распространены, нежели естественные.

Как видно из табл. 18, продуктивность как естественных, так и производных луговых сообществ достаточно высока и в среднем составляет 300—500 г/м² (30—50 ц/га). Данные, полученные нами, несколько выше средних значений урожайности тех же сообществ, приводимых М. К. Барышниковым (1961), однако нужно принять во внимание, что мы не производили поправки на высоту скашивания, и кроме того, данные учетов продуктивности по мелким площадкам обычно бывают чуть выше.

Все производные сообщества (6—8) имеют меньший запас НБМ, чем их предшественники, однако количественные потери вполне компенсируются качественным улучшением состава травостоя, заменой грубостебельных верховых злаков (вейника Лангсдорфа, канареечника) и крупных осок низовыми мелкими злаками с большой долей листьев в биомассе. Например, если у вейника и канареечника доля листовых пластинок в общей НБМ вида составляет всего 22—25 %, то у мятлика лугового — не менее 50 %.

Кроме надземной биомассы, в ряде случаев на пойменных лугах определяли еще и запасы мертвой надземной фитомассы (МФМ), подземной фитомассы (ПФМ) — в слое 0—50 см, общие запасы фитомассы сообществ (НБМ+МФМ+ПФМ), а также отношения надземной фитомассы к подземной (НФМ: ПФМ) и мертвой фитомассы к живой (МФМ : НБМ). Получен-

Таблица 18

Запасы надземной биомассы основных типов пойменных лугов низовьев Оби (1985—1990 гг.), г/м²

Луга	Запас НБМ		
	Минимальный	Максимальный	Средний
Арктофиловые *	168	567	325
Полевицево-бекманиевые	285	385	300
Осоковые **	215	636	375
Канареечниковые	459	742	550
Вейниковые	374	902	550
Злаковые полидоминантные	244	515	350
Разнотравно-мятликовые	192	398	325
Разнотравно-лисохвостовые	233	580	350

* — только сообщества с ортотропными побегами, ** — остро- и водно-осоковые луга вместе.

Таблица 19

Запасы надземной и подземной фитомассы некоторых луговых сообществ низовьев Оби, г/м²

№ описаний	Надземная фитомасса (НФМ)		Общий запас (НФМ)	Подземная фитомасса (ПФМ)	МФМ / НБМ	НФМ / ПФМ
	Живая (НБМ)	Мертвая (МФМ)				
Арктофиловые луга						
22	464±54	78±8	542	789±155	0,17	0,69
Осоковые луга						
45а	338±45	362±56	700	2889±455	1,07	0,24
32	346±63	535±57	881	3050±570	1,54	0,69
54	438±48	493±82	931	3660±702	1,13	0,26
63	513±62	733±73	1246	4275±885	1,43	0,29
Канареечниковые луга						
40	526±57	424±64	950	3497±562	0,81	0,27
41	459±44	290±33	749	2068±401	0,63	0,36
42	742±92	1071±92	1813	2152±388	1,44	0,84
49	618±77	302±44	920	2400±455	0,49	0,38
Вейниковые луга						
92	416±42	628±76	1044	1963±362	1,51	0,53
30	863±34	1275±102	2138	2944±541	1,48	0,73
50	590±61	530±71	1120	3690±697	0,90	0,30
Лисохвостовые луга						
90	579±102	179±27	758	1258±216	0,31	0,60

ные данные сравнивались со средними значениями аналогичных показателей для лугов СССР (Матвеева, 1974).

Запасы ПФМ вейниковых (2866 г/м^2) и канареечниковых (2529 г/м^2) лугов низовьев Оби превышают среднее значение для настоящих лугов СССР (2031 г/м^2), а осоковых (3469 г/м^2) — соответствующее среднее значение для переувлажненных лугов СССР (2585 г/м^2). Столь значительные запасы ПФМ на обских лугах объясняются медленным разложением отмирающих подземных органов в условиях продолжительного затопления и короткого вегетационного периода. Неслучайно разнотравно-лисохвостовые сообщества (табл. 19), занимающие наиболее повышенные участки в мезорельефе поймы и находящиеся в лучших условиях для разложения растительных остатков, имеют относительно невысокий запас ПФМ — 1258 г/м^2.

Максимальные запасы надземной фитомассы (НФМ = НБМ + МФМ) свойственны вейниковым лугам (1317 г/м^2), что значительно превышает среднее значение для СССР (430 г/м^2), НФМ канареечниковых лугов (1108 г/м^2) также в 2 раза выше средней (567 г/м^2). Формирование столь больших запасов НФМ объясняется, с одной стороны, высокой продуктивностью этих сообществ, а с другой — медленным разложением стеблей этих злаков, особенно вейника.

Общие запасы фитомассы осоковых, вейниковых и канареечниковых лугов (соответственно, 4335, 4183 и 3637 г/м^2) оказались довольно близкими друг другу, арктофиловых (1331 г/м^2) — существенно меньше, поскольку эти последние находятся в исключительно неблагоприятных условиях поемности.

Отношение НФМ : ПФМ было максимальным в сообществах арктофилы со слаборазвитыми подземными органами (1 : 1,5), минимальным — у переувлажненных осоковых лугов (1 : 4), что соответствует средним значениям по СССР (Матвеева, 1974). Отношение МФМ : НБМ максимально (в среднем — 1,57) у осоковых сообществ. Очевидно, что в одном и том же сообществе это отношение будет разным в годы с разным паводком, так как часть мортмассы (ветоши) уносится водой при затоплении местообитания. С началом сенокосного использования лугов количество мортмассы на лугах быстро уменьшается, соответственно уменьшается и отношение МФМ : НБМ.

5.2. РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРОДУКТИВНОСТИ ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ

Стационарные наблюдения за продуктивностью, видовым составом и структурой сообществ проводятся на трех участках с 1985 г. по настоящее время. Разнотравно-осоковое (ассоциация 54) и вейниковое (ассоциация 42) сообщества расположены

соответственно на правом и левом берегах протоки Рынгим непосредственно на линии профиля Шурышкары — Питляр. Другое вейниковое сообщество (ассоциация 30) расположено также на левом берегу данной протоки в 3 км выше по течению от ассоциации 42.

Режим затопления у всех сообществ разный. Разнотравно-осоковое сообщество заливается на 20—30 дней с вероятностью 80—90 %, второе вейниковое (30) — на 5—20 дней с вероятностью 20—40 %, первое вейниковое (42), занимающее наиболее возвышенное местообитание, заливается очень редко при наиболее высоких паводках, какие имели место в 1985 и 1987 гг.

Видовой состав выбранных сообществ, как, впрочем, и большинства других в низовьях Оби, весьма прост. Число видов на пробной площади 10 м^2 в разные годы колебалось от 8 до 14. Доминантами в разнотравно-осоковом сообществе были *Carex acuta* и *Ptarmica vulgaris*, а в отдельные годы, кроме того, *Calamagrostis neglecta* и *Stellaria graminea*; в первом вейниковом (42)—*Calamagrostis langsdorffii* и (только в 1985 г.) *Phalaroides arundinacea*; во втором вейниковом (30) — только вейник Лангсдорфа.

Как было показано в ряде работ (Барышников, 1961; Пешкова, 1982, 1986; Шепелева, 1986), продуктивность пойменных лугов Оби зависит прежде всего от высоты и продолжительности паводка текущего, а также предыдущего года, и в значительно меньшей степени — от климатических условий вегетационного периода. К. А. Куркиным (1986) было показано, что при снижении среднесуточных температур воздуха с 22—24° до 14—15 °С на фоне оптимального водного и питательного режима прирост травостоев лугов практически не снижается. Поскольку в июле — месяце наиболее интенсивного роста трав на Обском Севере — температуры практически не опускаются ниже 10 °С, обеспечение теплом в это время не является фактором, лимитирующим продуктивность лугов. Это доказывается и отсутствием корреляций продуктивности вейникового луга (ассоциация 30) и суммы летних температур (Скулкин, 1990).

По литературным данным, различия в продуктивности одних и тех же луговых сообществ Обского Севера в смежные годы могут составлять от 40—89 % (Данилов, 1986) до 490—530 % (Пешкова, 1987). В наших сообществах амплитуда разногодичных флюктуаций не превышала 200 % (разнотравно-осоковое) и 250—270 % (вейниковые). Выдвинутое рядом исследователей (Асеева, 1980; Дружинина, 1986) положение об асинхронности изменений продуктивности луговых ценозов разных высотных уровней поймы по годам, на наш взгляд, не всегда оправдывается. Сравнивая динамику запасов НБМ вейниковых (рис. 6, *А*, *В*) и разнотравно-осокового (см. рис. 6, *С*) сообществ, относящихся к разным высотным уровням, можно заметить, что в одни годы (1985—1987) флюктуации действительно асинхронны, тогда

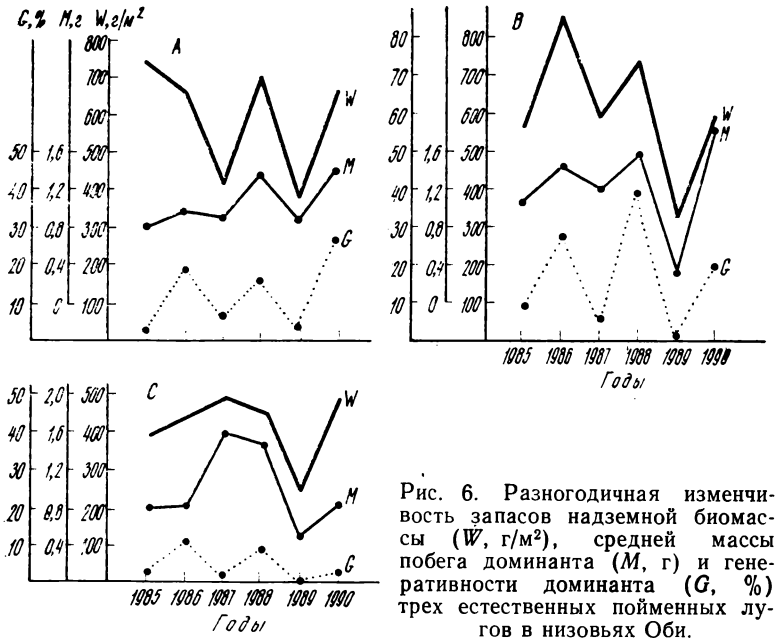


Рис. 6. Разногодичная изменчивость запасов надземной биомассы (W, г/м^2), средней массы побега доминанта (M, г) и генеративности доминанта (G, %) трех естественных пойменных лугов в низовьях Оби.

A, *B* — вейниковые, *C* — разнотравно-осоковое сообщества

как в другие (1988—1990), характеризовавшиеся коротким паводком и жарким летом, они практически совпадают. Вероятно, синхронизацию продуктивности сообществ разных уровней могут вызывать как экстремально высокие и продолжительные паводки, так и экстремально низкие в сочетании с высокой температурой и малым количеством летних осадков.

Сопоставляя флюктуации генеративности, средней массы побега доминанта и общего запаса НБМ сообщества (см. рис. 6), легко сделать вывод о том, что для вейниковых сообществ годы максимальной продуктивности — это годы максимального количества генеративных побегов в травостое (1986, 1988, 1990), так как масса генеративного побега в 2,5—3 раза больше, нежели вегетативного, а плотность стеблестоя данных естественных сообществ относительно стабильна (CV=17—25 %). У осоки острой (см. рис. 6, *C*) продуктивность сообщества также во многом определяется средней массой побега доминанта, несмотря на то, что его доля в общей биомассе не 90—98 %, как у вейника в вейниковых сообществах, а всего 55—70 %. Кроме того, изменения средней массы побега осоки никак не связаны с изменением генеративности, возможно, потому, что масса генеративного побега осоки практически не превышает массы вегетативного. Интересно, однако, отметить, что генеративность вейника и осоки по годам изменяется синхронно, хотя эти виды растут

на разных высотных уровнях и находятся в разных режимах поемности и увлажнения.

Анализируя размах разногодичной изменчивости (табл. 20), можно сделать вывод, что продуктивность разнотравно-осокового сообщества более стабильна, нежели вейниковых (*CV* 19,84 против 24,10 и 27,15), однако различия все же не столь существенны, как можно было бы ожидать исходя из более стабильного режима поемности в осочнике. Изменчивость массы побега и генеративности доминанта гораздо выше у осоки, нежели у вейника.

Причиной относительно небольших различий изменчивости продуктивности двух типов сообществ, вероятно, является существенное колебание доли участия разнотравья в НБМ разнотравно-осокового луга. В сухие годы с низким паводком птармика вейник незамечаемый и особенно звездчатка злачная резко увеличивают свою биомассу, поэтому общий запас НБМ снижается не так резко, как этого можно было бы ожидать. В вейниковых, резко монодоминантных сообществах разнотравье столь малочисленно, что неспособно играть роль «буфера», или «амортизатора» колебаний продуктивности. Даже при существенном снижении жизненности вейника в течение ряда лет рост биомассы разнотравья не компенсирует потерь доминанта.

5.3. ПРОДУКТИВНОСТЬ ЕЖЕГОДНО СКАШИВАЕМЫХ ЛУГОВ И ЕЕ РАЗНОГОДИЧНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

В 1987 г. нами был начат опыт по выяснению влияния ежегодного сенокошения на состав, структуру и продуктивность пойменных лугов на о. Бубенский. На части профиля Шурышкары — Питляр, проходящей перпендикулярно береговой линии острова, заложили 15 пробных площадок размером 5×2 м². Они располагались по градиенту высоты над уровнем моря в мезорельефе, находились в разном режиме затопления (табл. 21) и по исходному видовому составу 1987 г. были отнесены к шести сообществам: участок I — к разнотравно-вейниковому (в дальнейшем — РтВ), II — IV — к вейниковому (В), V и VI — к вейниково-канареечниковому (ВК), VII — к угнетенному затенением ив осоково-злаковому (УОЗ), VIII—XII — к полидоминантному осоково-злаковому (РтОЗ), участки XIII—XV — к осоковому (Ос).

Изначально наибольший запас НБМ (табл. 22) был отмечен в сообществах РтВ (540 г/м²), В (500) и Ос (499 г/м²), причем различия между ними, а также между ВК и РтОЗ были недостоверными. Существенно отличалось лишь угнетенное сообщество — 302 г/м². В 1990 г. картина существенно изменилась: на 13 участках из 15 (рис. 7) запас НБМ уменьшился. Общая тен-

Таблица 20

Средние значения и показатели варьирования запаса НБМ и некоторых признаков доминантов разнотравно-осокового и двух вейниковых сообществ (1985—1990 гг.)

Тип сообщества (№ участка)	Показатель	*W*	*N*	*M*	*G*
Разнотравно-осоковое (54)	$X \pm m_x$	419±34	308±25	0,96±0,15	4,4±1,6
	lim	247—485	209—385	0,49—1,58	1,1—10.5
	CV	19,84	19,97	38,93	88,18
Вейниковое (30)	$X \pm m_x$	597±61	783±51	0,86±0,06	16,3±4,7
	lim	328—866	518—917	0,60—1,11	2,3—39,7
	CV	27,15	18,30	17,68	76,24
Вейниковое (42)	$X \pm m_x$	593±58	594±61	0,78±0,06	8,6±3,5
	lim	388—742	384—814	0,65—0,97	3,1—18,8
	CV	24,10	25,20	18,16	67,68

Примечание. *W* — общий запас НБМ сообщества, г/м², *N* — число побегов доминанта на 1 м², *M* — средняя масса одного побега доминанта, г, *G* — % генеративных побегов доминанта.

Таблица 21

Основные характеристики режима поемности луговых участков о. Бубенский

№ участка	Расстояние от берега, м	Высота над ур. моря, м	Вероятность затопления	Средняя продолжительность затопления, дни	Дата окончания затопления
					Июнь
I	10	7,60	10	0,6	30
II	40	7,00	40	10,1	7
III	50	6,85	50	14,5	11
IV	60	6,70	70	21,5	18
V	70	6,60	80	24,0	21
VI	80	6,50	80	26,2	25
VII	90	6,40	90	29,8	28
VIII	100	6,35	90	31,4	29
					Июль
IX	115	6,30	90	34,1	1
X	125	6,20	100	43,1	4
XI	140	6,10	100	48,2	10
XII	150	6,05	100	49,7	13
XIII	160	6,00	100	52,9	16
XIV	170	5,95	100	55,0	20
XV	200	5,90	100	61,2	27

Примечание. Расчеты режимов поемности выполнены по данным водомерного поста г. Салехарда в 1977—1986 гг.

Таблица 22

Запасы надземной биомассы стационарных участков лугов о. Бубенский, г/м²

№ участка	Тип сообщества	1987 г.	1988 г.	1989 г.	1990 г.
		$X \pm m_x$			
I	РтВ	540±51	426±51	244±40	335±39
II	В	555±32	133±11	119±10	108±12
III	В	442±45	340±34	174±26	188±27
IV	В	504±56	312±40	188±24	173±21
V	ВК	462±57	310±33	208±18	193±14
VI	ВК	509±66	272±31	299±30	241±26
VII	УОЗ	302±36	155±11	170±15	160±10
VIII	РтОЗ	475±44	230±22	276±29	253±13
IX	РтОЗ	470±40	238±33	235±29	259±14
X	РтОЗ	348±40	347±34	200±25	334±32
XI	РтОЗ	324±51	352±34	374±39	570±90
XII	РтОЗ	505±63	324±42	413±50	469±48
XIII	Ос	542±51	278±33	328±22	369±33
XIV	Ос	468±42	272±27	406±44	510±55
XV	Ос	488±47	290±46	396±39	452±52

Таблица 23

Изменение биомассы основных доминантов стационарных участков в разные годы под влиянием сенокошения, г/м²

№ участка	Вейник Лангсдорфа				Канареечник				Осока острая			
	1987	1988	1989	1990	1987	1988	1989	1990	1987	1988	1989	1990
I	160	240	134	100	—	—	—	—	—	—	—	—
II	505	112	86	36	—	—	—	—	—	—	—	—
III	357	335	122	105	—	—	—	—	—	—	—	—
IV	382	291	147	130	—	—	—	—	—	—	—	—
V	88	87	19	17	283	173	143	110	—	—	—	—
VI	144	113	159	119	308	110	105	64	—	—	—	—
VII	172	99	122	120	74	20	14	40	5	2	3	18
VIII	199	98	123	73	174	82	97	114	18	17	18	24
IX	44	28	20	33	114	43	33	26	156	95	72	65
X	24	15	0	0	40	9	4	0	135	59	62	98
XI	34	46	0	15	151	169	196	224	82	70	30	131
XII	18	19	32	0	117	43	243	165	259	171	46	103
XIII	—	—	—	—	—	—	—	—	413	197	175	130
XIV	—	—	—	—	—	—	—	—	274	158	210	166
XV	—	—	—	—	—	—	—	—	314	172	162	180

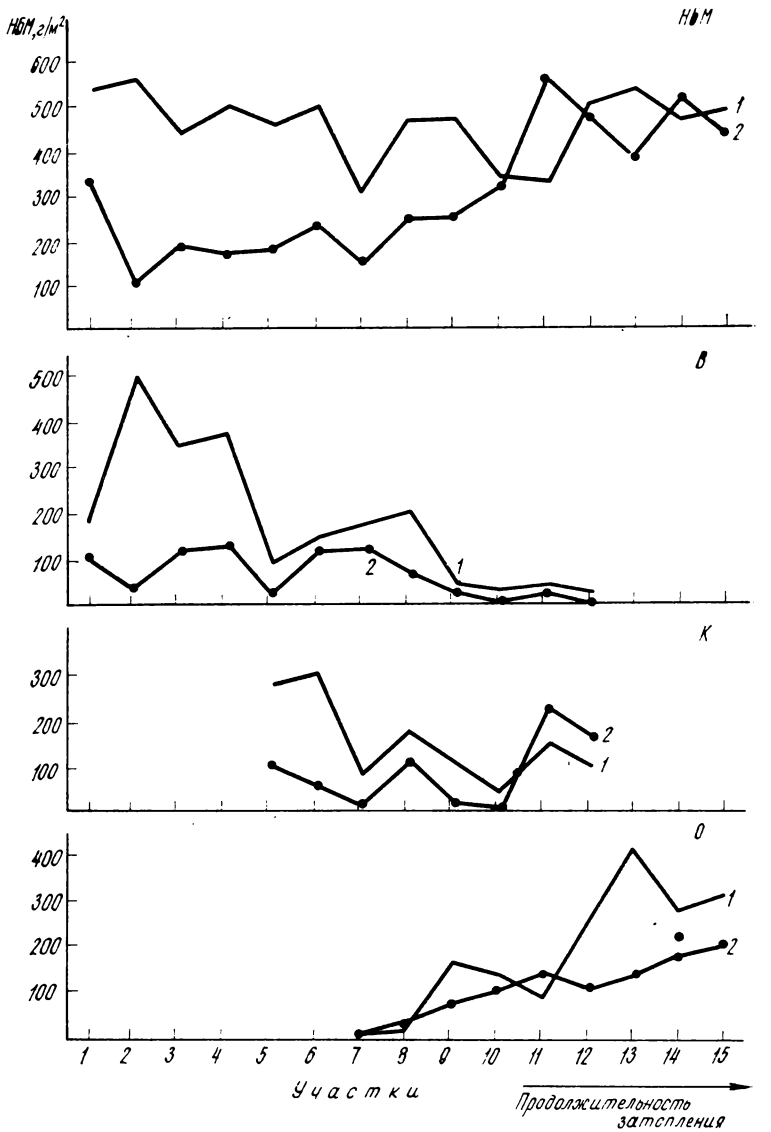


Рис. 7. Изменение общих запасов надземной биомассы (НБМ), биомассы вейника Лангсдорфа (В), канареечника (К) и осоки (О) на пятнадцати ежегодно скашиваемых участках луговых сообществ, расположенных по градиенту фактора поемности.

1 — 1987 г., *2* — 1990 г.

Таблица 24

Изменение ботанического состава травостоев стационарных участков лугов в разные годы под влиянием сенокошения, % от общего запаса НБМ

№ участка	Тип сообщества	Злаки				Осоки				Разнотравье			
		1987	1988	1989	1990	1987	1988	1989	1990	1987	1988	1989	1990
I	РтВ	29,6	56,4	56,7	33,5	0	0	0	0	70,4	43,6	43,3	66,5
II	В	91,0	84,2	88,6	52,7	0	0	0	0	9,0	15,8	11,4	47,3
III	В	80,7	85,5	73,4	66,7	0	0	0	0	19,3	14,5	26,6	33,3
IV	В	90,2	93,2	78,1	78,2	0	0	0	0	9,8	6,8	21,9	21,8
V	ВК	80,2	75,7	79,9	70,0	0	0	0	0	19,8	24,3	20,1	30,0
VI	ВК	88,6	82,2	88,8	79,5	0	0	0	0	11,4	17,8	11,2	20,5
VII	УОЗ	81,7	77,1	80,8	79,0	1,7	0,9	1,8	1,1	16,6	22,0	17,4	19,9
VIII	РтОЗ	78,5	78,0	79,6	75,8	8,8	7,3	6,6	9,0	17,7	14,7	13,8	15,2
IX	РтОЗ	34,8	29,5	22,7	48,4	33,1	39,7	30,5	24,5	32,1	30,8	46,8	27,1
X	РтОЗ	18,1	10,7	6,8	26,0	38,7	23,9	30,8	29,0	43,2	65,4	62,4	45,0
XI	РтОЗ	57,2	60,9	62,3	52,0	25,5	20,0	8,0	23,0	17,3	19,1	29,7	25,0
XII	РтОЗ	26,7	13,5	30,0	42,0	51,3	52,7	26,5	22,0	22,0	33,8	43,5	36,0
XIII	Ос	0	0	0	3,0	79,7	71,0	53,2	30,0	20,3	29,0	46,8	67,0
XIV	Ос	0	0	1,4	23,0	58,5	58,2	51,7	33,0	41,5	41,8	46,9	44,0
XV	Ос	0	0	0,5	1,1	63,4	59,4	41,0	39,9	36,6	40,6	58,5	59,0

денция при этом такова: чем выше в мезорельефе поймы расположен участок или сообщество, тем более ощутимо влияние сенокошения на продуктивность.

В РтВ запас НБМ уменьшился на 38 % по сравнению с 1987 г., составив 335 г/м². При этом доля участия вейника Лангсдорфа, купыря (*Anthriscus silvestris*), дягиля (*Archangelica decurrens*), княженики (*Rubus arcticus*) и других видов в общей НБМ практически не изменилась. Небольшим, но важным моментом было появление в травостое мятлика лугового (*Poa pratensis*), доля участия которого увеличилась с 0 до 3 %.

В результате четырехлетнего сенокошения наибольшее снижение запасов НБМ произошло в монодоминантном вейниковом сообществе (В) — с 442—555 г/м² до 108—188 г/м², т. е. в среднем по сообществу на 68%. Причиной этого является неустойчивость единственного доминанта — вейника Лангсдорфа, к скашиванию, что ранее отмечали многие авторы (Аврамчик, 1961; Вершинин, 1961; Степанова, 1985; и др.). Снижение биомассы вейника не компенсировалось увеличением таковой ранее присутствовавших видов разнотравья или внедрением новых видов (табл. 23, 24). Существенным было лишь увеличение доли участия мятлика лугового: на участке II — на 19,5, III — на 12, IV — на 3,5%. Интересно, что усиление ценотической роли мятлика было фактически обратно пропорционально снижению НБМ вейника; на тех же участках потери вейника составили соответственно 58, 26 и 1 % по сравнению с 1987 г.

В сообществе ВК также произошло значительное снижение продуктивности — в среднем на 55 %, с 462—509 до 193—241 г/м². В большей степени это было связано со снижением НБМ и доли участия в НБМ сообщества канареечника тростниковидного — в среднем на 22 %, в то время как доля участия вейника Лангсдорфа даже несколько увеличилась. Эти данные в какой-то степени противоречат утверждению И. Г. Вершинина (1961) о том, что канареечник в пойме — один из самых устойчивых к сенокошению злаков, однако нужно принять во внимание, что канареечник здесь находится, по-видимому, на верхней границе своего экоареала в мезорельефе, и неблагоприятные для этого вида гидроклиматические условия 1988—1990 гг. (непродолжительный разлив, теплый и сухой вегетационный период) усугубили отрицательное влияние сенокошения. Из других видов необходимо отметить мятлик, увеличивший долю участия в НБМ на 3—9 %, и василистник желтый — на 5—8 %.

В наименьшей степени (на 5 %) снизилась за четыре года продуктивность полидоминантного сообщества РтОЗ, на участках которого в разных сочетаниях доминировали вейник Лангсдорфа, вейник незамечаемый (*Calamagrostis neglecta*), канареечник тростниковидный, осока острая (*Carex acuta*) и птармика (*Ptarmica vulgaris*). В то же время на участках, где все-таки преобладал вейник Лангсдорфа, запас НБМ снизился на 15—47 %. На участках XI, где основным доминантом изначально была осока острая (51 % НБМ), к 1990 г. стал явно преобладать канареечник, повысивший долю своего участия в НБМ с 23 до 35 %, что, по-видимому, и привело к возрастанию общего запаса НБМ на участке XI с 324 до 570 г/м². Ослаблению ценотических позиций осоки в пользу канареечника в данном случае способствовали непродолжительные разливы Оби и высокие температуры вегетационных периодов 1988—1990 гг.

Из других видов необходимо отметить вейник незамечаемый, увеличивший свое участие в НБМ на 8—24 %. Такое увеличение биомассы данного вида мы отмечали неоднократно не только на о. Бубенский, но и на других сенокосах. Доля разнотравья в НБМ в целом осталась той же, однако чем ниже был расположен участок в мезорельефе, тем большее относительное увеличение доли НБМ разнотравья на нем наблюдали. Например, на участках X—XII оно составило соответственно 2, 8 и 14 %.

Осоковое сообщество, в котором основную роль в сложении травостоя играла изначально осока водяная (*Carex aquatilis*, 58—80 %), за четыре года снизило свой запас НБМ незначительно, в среднем всего на 10 %. На участке XIII этого сообщества НБМ даже увеличилась на 9 %, что объясняется внедрением бекмании (*Beckmannia syzigachne*) с 0 до 7 % НБМ и увеличением доли полевицы побегоносной (*Agrostis stolonifera*) с 0—0,5 до 16 % НБМ. Осока при этом снизила свое участие на 25—

47 %, значительно возросла доля малоценного или даже вредного, нежелательного разнотравья (*Equisetum fluviatile, Caltha palustris*) — с 20—25 до 28—50 % НБМ.

Если оценить разногодичную изменчивость продуктивности сенокосных участков по коэффициенту вариации, получим следующий ряд по мере ее убывания: В (53 %) — ВК (34) — УОЗ (31) — РтВ (28) — РтОЗ (23) — Ос (22 %). Таким образом, выявляется следующая тенденция: чем ниже в мезорельефе поймы расположено сообщество и стабильнее режим затопления (см. табл. 21) и обеспеченность влагой в течение вегетационного периода, тем меньше размах разногодичных флюктуаций запасов НБМ при сенокошении. Единственным исключением является сообщество РтВ, но оно находится практически вне зоны поемности, ни разу за четыре года не заливалось, т. е. условия там тоже были достаточно стабильными.

Сравнение разногодичной изменчивости сенокосных участков с флюктуацией продуктивности естественных травостоев показывает, что изменчивость запасов НБМ естественных сообществ несколько меньше, хотя значения коэффициентов вариации весьма близки. Так, для разнотравно-осокового сообщества (см. табл. 20) $CV = 19{,}84$, а для близкого РтОЗ — 23 %, для естественных вейниковых сообществ — 24,10 и 27,15 %, для сенокосного сообщества В — 53 %. Однако имеющихся данных недостаточно для сравнения *CV* двух групп сообществ.

Если проанализировать изменчивость запаса НБМ отдельных доминантов, то можно отметить любопытный факт: наименьшие флюктуации, наименьшее снижение НБМ доминанта наблюдались в сообществах, где данный вид был не единственным или не основным доминантом. Так, вейник Лангсдорфа снизил долю своего участия в НБМ на 76 % в монодоминантном сообществе В, и лишь на 49 % — в сообществе ВК. Осоки снизили свою биомассу на 50 % в сообществе Ос и лишь на 11 % — в полидоминантном РтОЗ. Частично это объясняется подвижностью зоны экологического оптимума по градиенту высоты мезорельефа в годы разной водности и разного температурного режима.

5.4. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТЬ И ОТАВНОСТЬ

Летом 1986 г. в двух сообществах: разнотравно-осоковом и вейниковом изучалось влияние сроков и количества укосов на суммарную продукцию сообщества и ряд ценотических показателей. Опыт проводили в четырех вариантах. Вариант I — три укоса за сезон (28.06, 4.08, 19.08); вариант II — также три укоса (10.07, 4.08, 19.08); вариант III — два укоса (16.07, 19.08); вариант IV (контрольный) — один укос (4.08).

В первом укосе варианта III, как и в контрольном, получены

близкие значения запасов надземной биомассы — 338 и 346 г/м², что указывает на достижение сообществом пика продуктивности уже в третьей декаде июля — в фазу начала плодоношения осоки. Максимальная суммарная продукция была получена в варианте I — 463 г/м², в том числе 259 г/м² отавы (56 %); минимальная — при одноукосном использовании в контроле — 346 г/м² воздушно-сухой биомассы. Отавность в варианте I была выше, чем в вариантах II и III (соответственно 259, 196, 101 г/м² отавы); доля отавы в суммарной продукции сообщества составила 56 %, что выше средней доли отавы на переувлажненных лугах СССР (32 %).

Скорости прироста побегов в высоту и прироста надземной биомассы существенно отличались во всех вариантах. Максимальная скорость прироста побегов в высоту (2,9 см/сут) была отмечена в варианте II 16—24 июля, максимальная скорость прироста надземной биомассы — в контроле (17,20 г/м²·сут, с 10 по 16 июля). Скорость отрастания побегов отавы в первую декаду укоса была незначительной (1,0—1,4 см/сут), во вторую — максимальной (2,7—3,0 см/сут), в третью и последующие декады существенно снижалась (0,3—0,7 см/сут).

Начальная скорость прироста биомассы, как и скорость прироста побегов отавы в высоту, зависит и от момента укоса. Например, первый укос в варианте II произведен 10 июля, когда в контроле была отмечена максимальная скорость прироста биомассы. Соответственно начальная скорость прироста биомассы отавы в этом варианте также была максимальной — 8,33 г/м²·сут.

Доля участия основных видов в структуре НБМ отавы практически не изменилась по сравнению с контролем ни в одном варианте. После первого укоса наблюдалось некоторое увеличение численности побегов осоки — на 40—60 % по сравнению с изначальной численностью, однако повторное скашивание отавы действовало на сообщество угнетающе независимо от срока, приводя к снижению численности побегов на 35—55 %.

Таким образом, максимальная суммарная продукция вейниково-осокового луга может быть получена при двух-трехкратном скашивании. При данном режиме эксплуатации сообщества (ранний укос и скашивание отавы в августе) может быть получен наиболее питательный корм в наибольшем количестве. Однако данное сообщество (во избежание снижения продуктивности) не следует использовать в последующие два-три года, что рекомендуется и другими авторами (Андреяшкина, Игошева, 1979).

Сезонную динамику и продуктивность вейниковых лугов изучали на примере высокопродуктивного чистого сообщества вейника Лангсдорфа в трех вариантах. Вариант I — два укоса за сезон (4.07, 23.08); II — также два укоса (19.07, 23.08); III (контрольный) — один укос (23.08).

Пик продуктивности был достигнут сообществом 8 августа (863 г/м²) — в фазу разгара цветения доминанта. В последую-

щие 15 дней произошло лишь незначительное (18 г/м²) недостоверное увеличение запасов НБМ. Максимальная суммарная продукция (881 г/м²) была получена (в отличие от осокового сообщества) в контрольном варианте, при одном укосе — 23 августа. В варианте I она составила 469 г/м², в том числе 226 г/м² (48 %) отавы, в варианте II — 642 г/м², в том числе 132 г/м² (21 %) отавы. Таким образом, даже при раннем первом укосе суммарная продукция участков с двумя укосами была значительно ниже, чем на контрольном участке, составляя соответственно 53 и 73 %.

Уменьшение суммарной продукции при двухукосном использовании вейниковых сообществ в лесотундровой зоне на 35 % по сравнению с контролем ранее наблюдали Н. И. Андреяшкина и Н. И. Игошева (1979). Очевидно, снижение суммарной продукции будет тем меньше, чем позднее произведен первый укос, так как при скашивании 4 июля потери составили 47 %, 19 июля — лишь 27 %.

Скорость прироста побегов отавы вейника на скошенных участках была несколько выше, чем скорость прироста основной массы побегов естественного травостоя, однако существенно ниже таковой у отавы осоки водяной (0,34—0,90 против 0,40—2,71 см/сут). Объясняется это тем, что при срезании побегов осоки точки роста, как правило, не повреждаются и отава растет с той же скоростью, что и интактные побеги в данный момент. Отава же вейника Лангсдорфа формируется за счет образования новых молодых побегов из почек зоны кущения и корневищ, поэтому в первые 10—15 дней после укоса прирост отавы идет исключительно медленно, независимо от срока первого укоса.

Из сказанного становится понятным значительное увеличение плотности травостоя вейника на обоих опытных участках. На участке I численность побегов возросла на 147 % от начальной (1530 поб/м²), на II — на 74 % (1163 поб/м²). Возможно, прирост численности побегов зависит от фазы, в которой находится сообщество, принимая во внимание существенные сезонные колебания плотности травостоя вейника (Пешкова, 1982).

Глава 6.

ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМЫ НИЖНЕЙ ОБИ

Исследования проводили в двух природных районах (Петров, 1979) поймы Нижней Оби: Октябрьском — долгопоемной проточной трехъярусной сорово-островной средневысотной мелкогривистой поймы со среднетаежной лесо-кустарниково-сорово-луговой растительностью на аллювиальных дерновых и дерново-глеевых болотных почвах и Мужинском районе — долгопоемной пониженной двухъярусной иловато-тяжелосуглинистой проточной останцово-гривистой соровой поймы с северотаежной лугово-болотно-соровой растительностью на аллювиальных дерново-глеевых и болотных почвах.

Пойменные местообитания отличаются многими специфичными чертами, вследствие которых существенно трансформируются зонально-географические особенности. Явление этой трансформации особенно значительно в поймах таких крупных рек как Обь, имеющих большую протяженность в меридиональном направлении и пересекающих несколько природных зон. Упомянем основные из воздействующих на зональные природные условия факторы, специфичные для поймы.

Это прежде всего тепловой сток. Годовой сток у устья Оби около 400 км^3 в год, причем формируется он в значительной степени в среднем течении реки, а на весенне-летний период (апрель — август) приходится 69 % годового стока. В результате поступления с речным стоком большого количества тепла средние температуры пойменных местообитаний заметно выше, чем в аналогичных по широте плакорных и приводораздельных местоположениях, что существенно сказывается на растительности. В пойме Оби влияние теплового стока и связанного с ним изменения мерзлотных явлений и условий дренажа приводит к различию в облике растительности, достигающему величины подзональности. По данным И. Б. Петрова (1979), вследствие теплового воздействия речных вод в обоих природных районах — Октябрьском и Мужинском — уровень сезонной мерзлоты в пойме не опускается ниже 1,5 м.

Существенное влияние на растительность поймы оказывает и твердый сток. В связи с тем, что Обь из всех сибирских рек

имеет самые низкие уклоны (Обь — 0,054, Енисей — 0,21, Лена — 0,28 м/км) (Малик, 1978) и в связи с разновременностью половодий в разных частях обширного бассейна продолжительность затопления поймы в Мужинском районе достигает 137 дней. При таком длительном стоянии воды в пойме почти весь взвешенный в воде минеральный материал, сносимый со стоком с вышележащих элементов рельефа, откладывается на заливаемых территориях, существенно повышая плодородие почвы.

Дренирующая роль Оби в связи с небольшими уклонами сравнительно невелика. Она уменьшается еще более вследствие того, что весенне-летнее половодье в Северном Приобье очень растянуто и продолжается бóльшую часть безледного периода, причем длительное время уровни близки к максимальным. В степени дренирующей активности Оби отмечена известная периодичность (Малик, 1978). В начале и середине XX в. наблюдалось ее ослабление (конец 50-х — начало 60-х годов), наилучший дренаж был в начале 30-х и 50-х годов, в 70-х годах начала проявляться тенденция к улучшению дренажа. Несмотря на слабую дренирующую способность Оби, внутрипойменные незатапливаемые гривы и останцы террас находятся в лучших условиях дренажа, чем аналогичные по высотному положению внепойменные местообитания. Неблагоприятны для дренирования бассейнов обских притоков подпорные явления, а на самой Оби — подпоры от нагонных ветров, распространяющиеся до 360 км от устья. Дренированность территории в пойме Нижней Оби — один из ведущих экологических факторов и может служить критерием для разделения условий местообитания в классификационных целях.

Характерной особенностью поймы Нижней Оби является частая перестройка русловой сети, главным образом вторичной гидросети. Если русла главных проток и коренной Оби меандрируют слабо и преобладает осередковый тип руслового процесса, то русла второстепенных проток сильно меандрируют и образуют множество хорошо выраженных грив. Вместе с тем и среди второстепенных проток есть устойчивые со слабо выраженной аккумулятивно-эрозионной деятельностью и служащие своего рода дренажными канавами для соровых поверхностей. В основном же эрозионно-аккумулятивные процессы на вторичной гидросети и в значительно меньшей степени — на коренных руслах Оби и главных проток служат мощным фактором омоложения пойменных массивов и препятствуют развитию заболачивания, что существенно сказывается на распределении различных типов растительности по пойменной территории и на продуктивности растительного покрова. Наличие и постоянное появление новых аллювиев, где процесс формирования растительных сообществ начинается с пионерных стадий, также одна из типичных особенностей пойменных местообитаний, накладывающих свой отпечаток на динамику растительного покрова.

Перейдем к характеристике исследованных районов, опираясь на сведения, изложенные в монографии И. Б. Петрова (1979). Октябрьский пойменный район расположен на отрезке от гидропоста Белогорье до пос. Октябрьское и имеет протяженность по руслу Оби 245 км. Перепад высот 6 м. Пойма только левосторонняя. Обь размывает Белогорский материк и смещается на восток. Характерна хорошо развитая русловая и пойменная многорукавность. От низких левобережных террас пойма отделяется системой проток. Ширина поймы колеблется от 8 до 20 км, причем расширенные участки чередуются с узкими. Абсолютная отметка средней многолетней межени в Белогорье 18 м, а относительная высота грив 10 м.

И. Б. Петров (1979) выделяет в районе три типа пойменных массивов.

1. Крупногривистые русловые песчаные острова овальной вытянутой формы с понижениями в центре. Образуются в современный период при незавершенном меандрировании и сочетаются с пойменной многорукавностью и вторичной гидросетью по разновозрастным поясам меандрирования.

2. Обвалованные вторичной вложенной и наложенной гидросетью соровые поверхности с кольцевыми структурами, с низкими и узкими гривами, постоянно сообщающиеся с руслом.

3. Озерно-соровые пологогривистые, блюдцеобразные массивы с кольцевыми структурами, закочкаренные и заболоченные, нередко с торфяниками.

Период с температурами выше нуля равен 160 дням, а с температурой выше 10 °С — 85—100 дням. Половодье позднее и продолжительное, подъем уровней составляет в среднем 7,0—7,5 м.

Выделяются три высотных яруса: верхний — на высотных отметках 7,5—9,0 м относительных высот, средний — на 4,5—7,5 и нижний — до 4,5 м. На Нижней Оби Октябрьская пойма самая высокая, ниже по течению уменьшается и абсолютная и относительная высота поймы.

Верхний ярус — высокий экологический пояс поемности. Затопление происходит раз в десять лет на срок до одного месяца. На приверхах пойменных массивов с наложенными валами прирусловья распространены лесные фации ивово-березовые, осиново-березовые и кедрово-березовые, преимущественно разнотравно-злаковые на аллювиальных дерново-слоистых и дерново-оподзоленных почвах легкого механического состава. На относительно ровных и обширных поверхностях распространены ивняки парковые разнотравно-злаковые на аллювиальных слоистых дерново-глеевых тяжелосуглинистых почвах, но более типичны они для пойменных массивов второго типа в омоложенной средней экологической зоне. Средневысотный экологический ярус затапливается раз в три-четыре года в среднем на два месяца. К нему в основном относятся гривы вторичной гидро-

сети, обвалованные соровые поверхности. Они заняты луговыми фациями на аллювиальных дерново-глеевых тяжелосуглинистых почвах. Нижний ярус — это днища соровых поверхностей и межвалковых понижений прирусловой зоны, занятые кочковатыми осоковыми лугами.

Кроме этих трех типов пойменных массивов в районе встречаются не отмеченные И. Б. Петровым останцы надпойменных террас, расположенные внутри поймы и на примыкающих к пойме бортах долины. Для них характерна лесная растительность, представленная кедровыми насаждениями с примесью березы, реже сосны и ели. Почвы аллювиальные неслоистые дерново-оподзоленные среднесуглинистые.

Мужинский пойменный район расположен между поселками Азовы и Шурышкары и имеет протяженность около 200 км при ширине 50—60 км. Характерная особенность района — наличие огромных приустьевых озер-соров на боковых притоках Оби. Русла главных проток и коренной Оби меандрируют слабо и преобладает осередковый тип руслового процесса. Второстепенные протоки сильно меандрируют и образуют множество хорошо выраженных грив, сочетающихся с обширными соровыми поверхностями, создающими общий ландшафтный фон поймы всего района. По сравнению с Октябрьским районом пойма здесь характеризуется снижением высоты и уменьшением контрастности рельефа. Абсолютная отметка средней многолетней межени в Кушевате 5 м, относительная высота грив около 8 м. Необычайно большая ширина поймы в этом районе натолкнула на мысль, что здесь располагалась древняя губа Оби.

И. Б. Петров (1979) выделяет в Мужинской пойме только два высотных яруса: средний — в интервале высот 3,5—5,0 м над меженью и нижний — до 3,5 м. Однако в пределах поймы довольно часто встречаются останцы первой и второй надпойменных террас с абсолютной отметкой до 18 м. На этих останцах произрастают березово-елово-кедровые насаждения на суглинистых неслоистых дерновых оглеенных почвах. Они никогда не затапливаются при самых высоких паводках и являются внепойменными. По-видимому, по этой причине они особо не выделены И. Б. Петровым. Но они находятся внутри пойменной территории, и ее гидрологический режим оказывает на них существенное влияние. В силу сказанного считаем необходимым выделение в Мужинском районе и верхнего высотного яруса на отметках свыше 5 м над меженью. Кстати, в данных гидропоста Мужи такие территории учтены.

К среднему высотному ярусу в Мужинском районе отнесены слабо выраженные в рельефе узкие и невысокие наложенные валы вторичной гидросети, обваловывающие соровые поверхности и возвышающиеся над ними не более чем на 1 м. Здесь формируются лесные и кустарниковые фации ивняков, ивняки парковые и ивово-березовые насаждения на аллювиальных слои-

стых дерново-глеевых иловато-тяжелосуглинистых почвах. В среднем высотном ярусе нижние части склонов грив и верхние части соровых понижений заняты луговыми фациями на аллювиальных перегнойно-глеевых и иловато-глеевых почвах.

Нижний ярус представлен днищами соровых понижений, занятых луговыми фациями на аллювиальных иловато-глеевых и иловато-торфяно-глеевых почвах.

В связи с большой шириной поймы Мужинского района режим поемности характеризуется постепенным нарастанием уровней и таким же постепенным спадом и отличается спокойным характером. Понижения среднего яруса заливаются ежегодно на 2,5 мес, спад воды приходится на вторую половину августа — начало сентября.

И. Б. Петров (1979) выделяет в Мужинской пойме следующие типы пойменных массивов.

1. Острова в коренном русле, сегментно-гривистые, песчаные, симметричные, с понижением в центре острова, открытом в ухвостье.

2. Серединные массивы вторичной гидросети, пониженные, блюдцеобразные, с центростремительным строением дренажной сети, структуры кольцевые. Имеют единственное главное сточное русло, открытое в одном направлении.

3. Краевые массивы вторичной гидросети и крупных проток, ровные, заболоченные, относительно повышенные. Имеют омоложенные участки наложенного прирусловья.

4. Приматериковые возвышенные наклонные к руслу массивы, гривистые и озерно-котловинные, чаще с параллельными руслу структурами.

5. Останцево-гривистые, проточно-соровые очень ровные массивы с низкими валами вдоль проток, многоотсечные, разнообразной неправильной конфигурации. Имеют очень большие размеры.

Данные по уровенному режиму в пойме исследованных районов приведены в табл. 25. Гидропост (в табл. 25 — г/п) Октябрьское характеризует низовья Октябрьского района, гидропост Мужи — середину Мужинского района (расположен в левой части поймы на Горной Оби), а гидропост Кушеват — верховья Мужинского района (расположен на Большой Оби). Из табл. 25 видно, что по срокам и продолжительности затопления нижнего высотного яруса районы различаются незначительно, но эти показатели для среднего и верхнего высотных ярусов в Октябрьском и Мужинском районах существенно различны.

Режим поемности, т. е. частота и длительность затопления, является одним из важнейших экологических факторов, определяющих существование лесной растительности в пойменных местообитаниях. Им определяется распределение этой растительности по элементам пойменного рельефа. Разработаны шка-

Таблица 25

Сроки, продолжительность (дни) и частота (число лет) затопления грив и понижений поймы Нижней Оби по высотным ярусам, 1936—1975 гг. (И. Б. Петров, 1979)

Показатель	Верхний ярус		Средний ярус		Нижний ярус	
	Гривы	Понижения	Гривы	Понижения	Гривы	Понижения
Пойма Октябрьского района, г/п Октябрьское						
Высотные отметки	7,5—9,0 м		4,5—7,5 м		Менее 4,5 м	
Начало затопления						
Раннее	6.07	29.06	16.05	4.05	1.05	1.05
Среднее	6.07	1.07	18.06	18.05	16.05	13.05
Позднее	6.07	3.07	12.07	9.06	29.05	28.05
Конец затопления						
Раннее	3.08	10.07	17.07	7.07	13.06	10.08
Среднее	3.08	31.07	7.08	25.08	26.07	5.09
Позднее	3.08	13.08	29.08	12.09	22.09	30.09
Продолжительность затопления						
Наибольшая	29	42	72	114	142	150
Средняя	29	31	56	89	93	127
Наименьшая	29	11	1	33	26	89
Число лет	1	3	12	38	40	Ежегодно
Пойма Мужинского района, г/п. Кушеват						
Высотные отметки	Более 5,0 м		3,5—5,0 м		Менее 3,5 м	
Начало затопления						
Раннее	—	—	17.05	12.05	7.05	7.07
Среднее	—	—	3.06	25.05	22.05	19.07
Позднее	—	—	21.07	9.07	18,06	7.06
Конец затопления						
Раннее	—	—	19.05	15.05	11.05	2.08
Среднее	—	—	7.07	1.07	4.07	5.09
Позднее	—	—	27.08	7.09	15.09	30.09
Продолжительность затопления, дни						
Наибольшая	—	—	85	96	105	137
Средняя	—	—	35	38	54	110
Наименьшая	—	—	1	1	1	78
Число лет	—	—	14	28	38	40
Пойма Мужинского района, г/п. Мужи						
Высотные отметки	Более 5,0 м		3,5—5,0 м		Менее 3,5 м	
Начало затопления						
Раннее	—	26.06	17.05	8.05	7.05	6.05
Среднее	—	9.07	3.06	27.05	20.05	20.05
Позднее	—	23.07	29.06	21.06	8.06	8.06
Конец затопления						
Раннее	—	13.07	31.05	28.05	26.05	8.05
Среднее	—	3.08	11.08	17.08	15.07	18.09
Позднее	—	17.08	16.08	21.09	24.09	13.09

Окончание табл. 25

Показатель	Верхний ярус		Средний ярус		Нижний ярус	
	Гривы	Понижения	Гривы	Понижения	Гривы	Понижения
Продолжительность затопления, дни						
Наибольшая	—	26	101	115	124	144
Средняя	—	26	70	76	81	120
Наименьшая	—	25	1	6	20	83
Число лет	—	2	27	37	39	Ежегодно

лы устойчивости разных видов деревьев к затоплению. По одной из них (Природа..., 1987) древесные виды по степени уменьшения устойчивости к затоплению распределяются следующим образом: ивы, осина, береза, сосна, кедр, ель, пихта. М. В. Рубцов (1983) приводит несколько иной ряд: ива трехтычинковая, ива русская, береза пушистая, сосна обыкновенная, пихта сибирская, ель сибирская. При этом приводятся сроки затопления, которые может выдерживать тот или иной вид.

Наши наблюдения показывают, что в пойме Нижней Оби хвойные виды на затапливаемых даже периодически элементах рельефа, как правило, не встречаются. На затапливаемых эпизодически (на короткий срок) местоположениях верхнего высотного яруса они начинают принимать то или иное участие в составе насаждений. Чистые хвойные насаждения произрастают только на незатапливаемых территориях. На затапливаемых на длительный срок участках нижнего высотного яруса лесных насаждений нет, и только на наиболее повышенных элементах рельефа начинают встречаться древовидные ивы. Так, прирусловые валы вторичной гидросети, а также береговые склоны, непосредственно примыкающие к руслам проток, заняты различными видами кустарниковых ив, а в более повышенных местоположениях нередко произрастает ива русская. Ивняки также произрастают на островах, регулярно затапливаемых в период половодья и выходящих из-под воды во вторую половину вегетационного периода. Здесь в пределах среднего высотного яруса на нерегулярно затапливаемых участках нередки ивняки так называемого паркового типа, образуемые ивой русской. Береза и осина принимают участие в составе насаждений, начиная со среднего высотного яруса.

Своеобразие поймы Нижней Оби состоит также в том, что изменение высотных градиентов происходит на определенных уровнях скачкообразно, т. е. на местности нередко прослеживаются уровенные ступени, возникающие вследствие более или менее продолжительного стояния воды на определенном уровне.

При этом граница между высотными экологическими ярусами поймы проходит по этим уступам, маркирующим характерные уровни воды на пойме и руслах. Характерно также, что достаточно бывает различия в высотных отметках в 0,2—0,3 м, чтобы поверхности имели существенно различные режим поемности и растительный покров.

В целом устойчивость видов древесных пород к затоплению соответствует приведенным шкалам по последовательности расположения видов, но их способность выдерживать те или иные сроки затопления снижена вследствие суровости общего климатического фона.

СТРУКТУРА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ

Исследования проводили только на лесных участках, не затрагивая узкие полосы даже из древовидных ив, произрастающие на прирусловых валах вторичной гидросети. Они имеют ширину не свыше нескольких метров, не являются собственно лесом, хотя и играют существенную берегозащитную роль. Не изучали также редко встречающиеся в границах поймы на наиболее повышенных участках насаждения с преобладанием лиственницы.

Закладывали в наиболее характерных лесных участках пробные площади, на которых делали сплошной перечет деревьев по двухсантиметровым ступеням толщины, начиная с 6 см, замеры высот, учет возобновления, геоботаническое описание, характеристику почв при помощи прикопок, взятие нескольких модельных деревьев и отбор кернов древесины преобладающих пород в количестве не менее 10 шт. для определения возраста и характеристики радиального прироста стволов.

Типология пойменных лесов разработана слабо. Нет даже единого мнения о том, какие принципы должны быть положены в основу типологической классификации (Колесников, 1967; Миркин, 1975; Сукачев, Зонн, 1961; Природа..., 1987). Не ставя себе целью выявление типологической структуры пойменных лесов Нижнего Приобья и тем более разработку их классификации, названия пойменным лесным ассоциациям мы давали по преобладающей древесной породе в соответствии с генетическим принципом Б. П. Колесникова (1967) и по характерным индикаторным видам травяного и кустарникового яруса, ясно сознавая условность таких названий. Однако определенную группировку исследованных насаждений сделать было необходимо. Исследования показали, что в пойме Нижней Оби одним из важнейших экологических факторов, определяющих распределение лесной растительности по территории и ее продуктивность, помимо режима поемности, является частично связанная

с ним степень дренированности местоположения. По этому признаку выделены две группы лесорастительных условий. В связи с особенностями рельефа обских пойменных массивов и стратиграфией аллювиальных отложений разного механического состава здесь довольно распространены относительно автономные по режиму стока участки, в которых существенно затруднены как подток внутрипочвенных и грунтовых вод со стороны, так и миграция их за пределы данного участка. Они отличаются плохими условиями дренажа и сильно угнетенной лесной растительностью. Такие местоположения выделены в группу плакорных слабо дренированных. Гораздо лучшими условиями дренажа отличаются склоны, непосредственно примыкающие к гидрографической сети, а также выровненные, но небольшие по размерам (не свыше нескольких десятков гектаров) останцы, со всех сторон окруженные водотоками. Эти местоположения выделены в группу склоновых дренированных.

Следует отметить, что в плакорных местоположениях в Мужинском районе наблюдается повсеместное залегание в пределах почвенного профиля многолетней мерзлоты, которая, ухудшая условия дренажа, является и сама по себе мощным экологическим фактором, лимитирующим продуктивность лесных сообществ в этих условиях. Во всяком случае на древесные растения эти два фактора воздействуют в совокупности и во взаимосвязи и вычленить влияние каждого весьма затруднительно.

Таксационная характеристика исследованных пойменных насаждений приведена в табл. 26. Анализ приведенных данных позволяет заключить, что общей закономерностью является смешанный состав большей части насаждений, чистые древостои встречаются сравнительно редко. Это кедровники багульниковые на слабо дренированных плакорных местоположениях, и лишь в одном случае чистый кедровник встречен на удовлетворительно дренированном останце площадью 42 га. На площадях, пройденных устойчивым низовым пожаром, могут возникать чистые березняки как одна из стадий последовательных смен. Так же как одна из кратковременных стадий в процессе выработки сообщества, на новых аллювиях встречаются чистые осинники, но они мало распространены в обоих исследованных районах.

Полнота пойменных лесов колеблется весьма значительно: от редин до максимально возможной. Данные табл. 26 показывают, что по показателю полноты насаждения довольно четко подразделяются на плакорные слабо дренированные и удовлетворительно дренированные склоновые. Если в первой группе часто встречается полнота 0,1—0,5, то во второй диапазон ее колебаний от 0,6 до 1,2. При этом надо, конечно, иметь в виду условность оценки полноты, так как для Нижнего Приобья нет региональных таблиц хода роста и оценку приходится делать по стандартным таблицам. Интразональность пойменной лесной

Таблица 26

Таксационная характеристика древостоев поймы Нижней Оби

Пробная площадь	Тип леса	Бонитет	Состав	Н ср., м	Д ср., м	Возраст, лет	Сумма площадей сечений, м²/га	Полнота	Запас на 1 га	Число стволов, шт/га	Прирост, м³/га в год
	Дренированные местоположения										
	Мужинский пойменный район										
1—5	Кедровник ягодниковый	Va	6К	13,0	26,5	180	16,445	0,5	115	305	0,64
		Va	1Е	11,0	16,5	220	3,98	0,2	23	175	0,11
		Va	3Б	12,0	14,7	160	10,45	0,6	44	230	0,28
	Всего			12,4	21,2		30,875	1,0	181	710	1,01
2—6	Кедровник хвощово-злаковый	V	7К	10,5	19,0	130	17,087	0,9	106	607	0,82
			1Е	9,6	17,2	100	1,521	—	9	65	0,09
			2Б	9,0	11,8		6,991	0,5	33	615	
	Всего			10,0	16,9		25,599	1,2	148	1287	1,14
	Кедровник мохово-ягодниковый	Va	7К	11,3	19,0	170	8,636	0,3	54	303	0,32
5—6		Vб	3Б	8,6	11,2	130	6,49	0,4	29	656	0,23
			+Е	9,1	11,1		0,55	—	3	60	
	Всего			10,1	15,5		15,676	0,7	86	1019	0,51
	Кедро-березняк	Va	5Б	10,3	12,1	140	11,064	0,7	53	952	0,38
6—6	чернично-хвощовый	Va	4К	11,1	14,5	150	6,208	0,3	39	384	0,26
			1Е	10,2	12,6	100	0,592	—	8	48	0,08
	Всего			10,6	12,9		17,864	1,0	100	1384	0,72
	Кедровник хвощовый	V	5К	11,0	18,6	150	6,464	0,3	40	238	0,27
10—6			4Б	9,1	10,2	70	6,077	0,4	28	736	0,4
			1Е	9,6	11,1	90	1,251	0,1	7	129	0,08
			+Рб	9,0	10,1	35	0,121	—	1	15	0,03
	Всего			10,5	15,1		13,1	0,6	76	1118	0,51
	Ельник мохово-хвощовый	V	8Е	13,0	15,9	100	18,161	0,7	143	917	1,43
5—5		Vб	2Б	8,9	10,3	110	5,978	0,4	28	716	0,26
	Всего			12,0	14,5		24,139	0,9	171	1633	1,7
	Ельник-березняк	Va	2Е	10,3	15,7	90	2,904	0,1	18	156	0,2
6—5	мохово-чернично-	V	8Б	10,0	12,0	70	15,219	0,9	79	1333	1,13
			+К	10,8	19,2	90	1,096	—	7	37	0,08
	Всего			10,1	13,0		19,212	1,0	104	1526	1,49
	Осинник злаковый	II	60с	19,0	30,0	60	—	0,6	150	400	2,5
3—5		II	4Б	17,0	24,0	60	—	0,2	90	200	1,5
	Всего								240	600	4,0
	Кедровник ягодниковый	Va	5К	8,5	10,9	100	8,95	0,5	50	775	0,5
7—6		Va	2Е	10,0	14,7	90	4,175	0,2	23	241	0,26
		V	3Б	9,1	12,3	110	5,192	0,3	24	433	0,22
	Всего			9,0	12,2		18,317	1,0	97	1429	0,97
	Кедро-березняк	—	6Б	10,5	9,7	60	8,869	0,5	48	1176	0,8
8—6	хвощово-политриховый, паловый		2Е	10,0	11,3	60	2,932	0,2	17	283	0,29
			2К	9,4	12,3	60	1,8	0,1	12	149	0,2
			+Ос	10,2	10,7	50	0,833	—	5	90	0,1
	Всего			10,2	10,4		14,434	0,9	82	1098	1,37

Пробная площадь	Тип леса	Бонитет	Состав	Н ср., м	Д ср., м	Возраст, лет	Сумма площадей сечений, м²/га	Полнота	Запас на 1 га	Число стволов, шт/га	Прирост, м³/га в год
1—8	Кедровник ягодниково-багульниковый	V	10к	11,4	17,2	100	17,512	0,8	105	750	1,05
			+Б	10,0	9,6		0,96		5	132	
	Всего						18,472	0,8	110	882	1,1
	Октябрьский пойменный район										
1—7	Кедро-березняк кисличный	IV	5Б	25,0	30,1	120	17,585	0,6	197	248	1,65
		IV	2Е	17,0	18,1	130	8,343	0,3	78	321	0,6
		V	2Пх	14,4	16,2	120	6,902	0,2	58	333	0,49
		IV	1К	16,1	19,8	130	1,755	—	15	57	0,12
			+Рб	11,0	9,0		0,452	—	2	69	
	Всего			19,6	23,1		36,037	1,2	350	959	2,92
3—7	Кедровник ягодниковый	V	5К	14,5	19,6	120	14,678	0,4	112	486	0,94
		V	4Б	18,3	22,1	110	13,686	0,6	113	357	1,03
			1Е	11,0	13,9	120	2,401	0,1	15	157	0,13
	Всего			15,9	20,3		30,765	1,0	240	1000	2,09
4—7	Кедровник мохово-хвощовый	IV	6К	12,3	14,3	70	9,06	0,3	63	560	0,9
		V	3Б	13,7	11,0	60	4,76	0,2	30	500	0,5
			1С	10,4	11,7		2,14	0,1	15	200	
			+Об	14,4	18,1		0,77		5	30	
	Всего			12,6	13,2		16,73	0,6	113	1290	1,62
5—7	Кедровник хвощово-моховой	V	7К	15,0	16,6	170	16,76	0,5	138	770	0,82
		V	3Б	15,1	11,4	100	9,543	0,5	65	926	0,65
			+Е	10,7	11,4		1,003		6	97	
	Всего			14,9	14,6		27,306	0,9	209	1793	1,23
8—7	Кедровник багульниково-ягодниковый	V	10К	17,5	28,6	170	28,341	0,7	252	441	1,49
			+Е	12,7	15,7	120	0,761		6	39	0,05
	Всего			—	—	—	29,102	0,7	258	480	1,52
7—7	Осинник хвощово-злаковый	III	100с	22,0	23,7	90	24,646	0,8	258	557	2,87
			+Б	17,8	18,7		1,696		14	64	
	Всего						26,342	0,8	272	621	3,03
	Плакорные местоположения										
	Мужинский пойменный район										
2—5	Кедровник ягодниково-багульниковый	Va	8К	8,0	13,9	100	5,376	0,5	26	308	0,26
		Vб	2Б	6,5	10,7	90	1,372	0,1	5	38	0,06
		Va	+Е	6,0	9,5	70	0,305		1	32	0,02
	Всего			7,7	13,3		7,053	0,7	32	378	0,32
1—6	Кедровник багульниковый	Vб	10К	8,6	15,2	160	1,914	0,1	11	136	0,07
			+Е	7,6	7,3	70	0,07			16	
	Всего			8,6	14,9		1,984	0,1	11	152	0,07

Пробная площадь	Тип леса	Бонитет	Состав	Н ср., м	Д ср., м	Возраст, лет	Сумма площадей сечений, м²/га	Полнота	Запас на 1 га	Число стволов, шт/га	Прирост м³/га в год
3—6	Кедровник мохово-багульниковый	Va	9К	12,6	12,2	135	2,659	0,1	13	232	0,1
		Vб	1Е	7,7	8,8	120	0,149		1	24	0,01
			+Б	6,5	9,0		0,052		1	8	
	Всего			12,2	12,0		2,86	0,1	15	264	0,12
9—6	Кедро-березняк чернично-багульниковый	Va	6Б	9,2	8,8	80	4,995	0,3	29	800	0,37
		Va	4К	10,0	14,3	80	2,93	0,2	18	180	0,23
			Ед.Е							5	
	Всего			9,5	10,8		7,925	0,5	47	985	0,59
4—6	Березняк вейниковый, паловый	V	10Б	9,0	12,2	120	7,14	0,5	39	605	0,33
			+К	7,0	9,9	120	0,242		2	39	0,02
	Всего			8,9	12,2		7,382	0,5	41	644	0,35
11—6	Ельник голубично-сфагновый	Va	5Е	5,0	5,0	100	3,15	0,2	18	200	0,18
		Va	5Лц	6,0	8,0	100	3,0	0,2	17	110	0,17
	Всего			5,5	6,1		6,15	0,4	35	310	0,35
2—8	Кедровник багульниковый	Va	10К	10,2	15,4	130	9,546	0,5	53	530	0,41
4—5	Ельник багульниково-сфагновый	V	9Е	5,0	6,8	120	2,273	0,2	8	627	0,07
			1Б	3,2	4,5	90	0,356		1	210	0,02
			+К	3,0	4,5	40	0,046			27	
	Всего			5,0	6,8			0,2	9	864	0,09
	Октябрьский пойменный район										
2—7	Кедровник сфагново-багульниковый	V	9К	15,8	13,9	130	11,189	0,3	91	740	0,7
			1Б	13,8	9,7		1,059	0,1	7	141	
			+С	12,6	10,6		0,397		3	44	
			Ед.Е	10,4	10,6						
	Всего			15,5	13,5		17,585	0,3	101	925	0,78
	Древостои долины р. Хадыта-Яха, Южный Ямал										
1—9	Ельник разнотравно-моховой	Va	4Е	11,2	16,7	140	5,598	0,2	34	254	0,25
		Va	2Лц	13,3	16,6	140	2,495	0,1	19	115	0,14
		Va	4Б	9,8	11,0		6,518	0,4	30	683	
	Всего			10,9	14,1		14,601	0,6	83	1052	0,6
2—9	Лиственничник разнотравно-злаковый	V	10Лц	18,0	25,8	100	22,272	0,6	188	425	1,88
		V	+Е	7,0	9,8	—	1,179	0,1	5	158	—
	Всего	—	—	—	—	—	23,451	0,6	193	583	1,93

растительности сказывается и на показателе полноты: насаждения на слабо дренированных плакорных местоположениях близки по полноте к типичным зональным, а на дренированных склоновых — к древостоям более южной подзоны. Но, несмотря

на это, общий климатический фон подзоны накладывает свой отпечаток на морфологические особенности деревьев, что выражается, в частности, в их упорядоченности. Вследствие этого не наблюдается полной сомкнутости полога (даже при полноте свыше единицы), хотя нередки перекрытия проекций крон.

По возрастной структуре большая часть насаждений относится к разновозрастным, а по среднему возрасту — к спелым и перестойным. Насаждения палового происхождения и на новых аллювиях могут быть и одновозрастными. Надо иметь в виду, что в табл. 26 указан средний возраст деревьев. Во всех спелых и перестойных кедровых насаждениях имеется несколько возрастных групп кедра, но разделение их на ярусы невозможно вследствие небольшой разницы высот. Нередко деревья старшего возраста имеют даже меньшую высоту. Также невозможно выделение возрастных групп по диаметру деревьев, так как часто более тонкие деревья имеют одинаковый или даже больший возраст по сравнению с более толстыми.

Материалы, приведенные в табл. 26, показывают, что пойменные леса Нижней Оби характеризуются низкой продуктивностью. Бонитет кедровых насаждений только в Октябрьском районе в наиболее благоприятных условиях достигает IV, во всех остальных случаях колеблется от V до Va. В таких же пределах колеблется бонитет березы и ели, и только осинники обладают более высокой продуктивностью, достигая II бонитета.

По запасам стволовой древесины четко разделяются насаждения в Мужинском и Октябрьском районах и на склоновых дренированных местоположениях, и слабо дренированных плакорах. Так, в насаждениях кедра средний запас в Мужинском районе составляет около 30 м³/га на плакорах и 110 на склонах, а в Октябрьском районе соответственно 100 и 200 м³/га. В среднем по обоим пойменным районам запас во всех исследованных насаждениях составляет на слабо дренированных плакорах 40 м³/га и колеблется от 10 до 50, а на склонах — 170 с колебаниями от 90 до 350 м³/га. Данные по средним диаметрам и высотам говорят также о том, что в насаждениях, произрастающих на слабо дренированных плакорах, основная часть древесины тонкомерная и класс товарности ниже, чем в насаждениях на склонах.

Средний прирост насаждений с преобладанием кедра в Мужинском пойменном районе на склоновых местоположениях составляет 0,83 м³/га в год, а на плакорах — 0,36, в Октябрьском — 1,62 и 0,78 м³/га в год соответственно. В насаждениях с преобладанием березы средний прирост в Мужинском пойменном районе равен 1,2 м³/га в год на склонах и 0,6 на плакорах, в Октябрьском он возрастает до 2,9 м³/га в год.

Таким образом, при переходе от Мужинского северотаежного пойменного района к Октябрьскому среднетаежному, а в пределах одного района от плакорных слабо дренированных место-

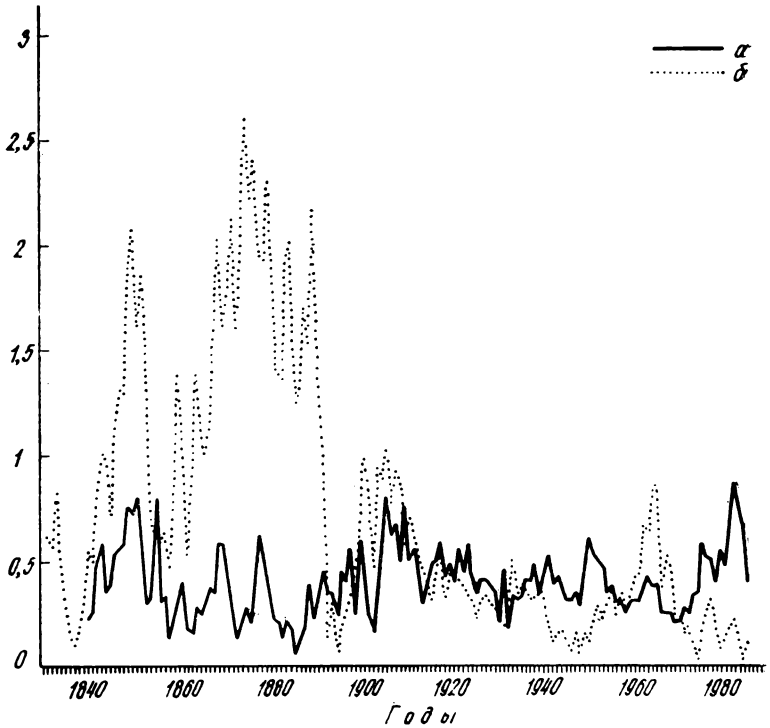


Рис. 8. Прирост кедра по радиусу в Мужинском пойменном районе
а — плакор, *б* — склон

положений к дренированным склоновым возрастают более чем в 2 раза как средние приросты насаждений, так и средние запасы стволовой древесины на единице площади. По продуктивности внутрипойменные насаждения на плакорных слабо дренированных местоположениях близки к подзональным, а на склоновых — к древостоям более южной подзоны.

Для выявления закономерностей хода роста деревьев по диаметру на каждой пробной площади было взято и замерено не менее 10 кернов древесины преобладающей породы. Рассмотрение полученных кривых хода роста деревьев по диаметру подтверждает выводы, сделанные из анализа запасов древесины в различных насаждениях, хотя последние определяются не только размерами деревьев, но и их количеством на единице площади. Наибольшие приросты зафиксированы в насаждениях на склоновых дренированных местоположениях, и в Октябрьском пойменном районе они несколько выше, чем в Мужинском, но различия не достигают двукратных, как это имеет место по запасам стволовой древесины. В пределах одного района разница в средних приростах по диаметру между деревьями, про-

Распределение стволов

Пробная площадь	Тип леса	Порода	Ступени толщины							
			6	8	10	12	14	16	18	20
			Дренированные							
			Мужинский							
1—5	Кедровник ягодниково-	К		6	4	7	3	2	1	3
				9	6	11	5	3	2	5
	вый	Е		2	4	3	12	7	3	3
				5	10	7	30	18	7	7
		Б		30	33	14	16	10	12	3
2—6	Кедровник хвощово-	К	25	15	9	5	6	5	2	11
			25	15	9	5	6	5	2	11
	злаковый	Е		1	2	2		1		
				11	22	22		11		
		Б	12	14	8	12	10	10	4	2
			16	19	11	16	14	14	5	3
5—6	Кедровник мохово-	К	7	7	7	5	10	1	3	5
			12	12	12	8	17	2	5	8
	ягодниково-	Е	2	2	4	6				
			14	14	29	43				
	вый	Б	47	39	36	30	13	9	2	
			27	22	20	17	7	5	1	
6—6	Кедро-березняк чер-	К	13	12	13	3	8	3	2	2
			21	20	21	5	13	5	3	3
	нично-хво-	Е	2	2	1	1		1	2	
			22	22	11	11		11	22	
	щовый	Б	43	30	25	29	20	9	4	1
			26	18	15	18	12	5	2	0,6
10—6	Кедровник хвощовый	К	25	13	10	15	15	14	22	13
			15	8	6	9	9	8	13	8
		Е	26	19	29	17	7	4	1	1
			25	18	28	16	6	3	1	1
		Б	246	207	140	62	15	8	6	3
			36	30	20	9	2	1	0,9	0,4
		Рб	5	3	3	3				
			36	21	21	21				
7—6	Кедровник ягодниково-	К	49	28	27	11	11	5	5	4
			35	20	19	8	8	4	4	3
	вый	Е	2	6	4	7	5	3		1
			6	19	13	23	16	10		3
		Б	23	13	8	17	4	6	2	1
			31	17	11	23	5	8	3	1
8—6	Кедро-березняк	К	8	2	3	1	2	1	1	
			44	11	17	6	12	6	6	
	хвощово-	Е	30	8	5	4		1		
			61	16	10	8		2		
	политри-	Б	69	44	21	7	4	2	1	
			47	30	14	5	3	1	0,7	
	ховый, па-	Ос	3	2	1	2	1			
			33	22	11	22	11			
	ловый									

Таблица 27

по ступеням толщины

(число стволов / %)

22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	>44
местоположения											
пойменный район											
2	4	5	7	5	5	4	1				4
3	6	8	11	8	8	6	2				7
2		2	2								
5		5	5								
1	2	1		1							
6	2	2	4	5	1	1		1			
6	2	2	4	5	1	1		1			
	2	1									
	22	11									
1											
1											
3	7		2				3				
5	12		3				5				
1											
0,6											
	1	2	1	1							
	2	3	2	2							
2											
1											
15	6	10	3	7	1						
9	4	6	2	4	0,6						
3		1									
0,4		0,1									
2											
1											
1			2								
3			6								
1											
1											
	1										
	2										

Пробная площадь	Тип леса	Порода	Ступени толщины							
			6	8	10	12	14	16	18	20
5—5	Ельник мохово-хвощовый	Е	30	14	17	19	20	13	11	11
			18	8	10	11	12	8	7	7
		Б	41	26	22	16	8	9	5	2
			32	20	17	12	6	7	4	2
		Лц		1	1					
				50	50					
6—5	Ельник-березняк мохово-черничный	Е	11	6	2	5	3	1	1	5
			26	14	5	12	7	2	2	12
		К	1	1				1		3
			10	10				10		30
		Б	70	72	66	49	35	28	15	9
			19	20	18	14	10	8	4	3
		Рб	18	2						
			90	10						
										Октябрьский
1—7	Кедро-березняк кисличный	К	3	3	2	1	3	2	1	2
			11	11	7	4	11	7	4	7
		Е	18	16	20	15	13	10	10	13
			12	10	13	10	8	7	7	8
		Пх	21	18	15	21	18	18	15	8
			13	11	9	13	11	11	9	5
		Б			1			2	6	4
					1			2	6	4
		Рб	43	17	9	3				
			60	24	12	4				
3—7	Кедровник ягодниковый	К	27	12	10	16	22	11	7	9
			17	7	6	10	13	7	4	5
		Е	16	6	7	10	9	3	4	3
			27	10	12	17	15	5	7	5
		Б	2	1		1	3	13	15	13
			2	1		1	3	13	15	13
4—7	Кедровник мохово-хвощовый	К	24	11	10	10	6	5	5	5
			30	14	12	12	7	6	6	6
		С	11	6	8	2	1	1		1
			35	19	26	6	3	3		3
		Б	22	22	9	8	7	2	1	1
			31	31	12	11	10	3	1	1
		Ос	1		1					1
			25		25					25
5—7	Кедровник хвощово-моховой	К	42	41	22	28	18	29	26	19
			15	15	8	10	7	11	9	7
		Б	76	75	75	69	30	19	6	4
			21	21	21	19	8	5	2	1
		Е	25	13	16	7	6	2	1	
			36	19	23	10	9	3	1	
8—7	Кедровник багульниково-ягодниковый	К	27	15	18	12	13	8	7	8
			10	5	7	4	5	3	3	3
		Е	11	6	3	4	1	1	1	1
			33	18	9	12	3	3	3	3

(число стволов / %)

22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	>44
12	6	4	5	1	1			1	2		
7	4	2	3	0,6	0,6			0,6	1		
4	1		2			1					
10	2		5			2					
2	1	1									
20	10	10									
7	5	1	1			1					
2	1	0,3	0,3			0,3					

пойменный район

5	1	1	1		1		1				
18	4	4	4		4		4				
11	7	8	6	1	3	1	1				
7	5	5	4	0,6	2	0,6	0,6				
14	7	4	2								
9	4	2	1								
2	11	10	8	15	16	11	9	1	4	2	
2	11	10	8	15	16	11	9	1	4	2	
10	8	13	10	3	4		1				
6	5	8	6	2	2		0,6				
1	1										
2	2										
17	13	10	7	4	3						
17	13	10	7	4	3						
2	1		1								
2	1		1								
		1									
		3									
1											
25											
20	12	6	4	3	2	1					
7	4	2	1	1	0,7	0,4					
8	15	15	15	17	16	22	18	9	14	4	13
3	5	5	5	6	6	8	7	3	5	1	5
1	3		1								
3	9		3								

Пробная площадь	Тип леса	Порода	Ступени толщины							
			6	8	10	12	14	16	18	20
7—7	Осинник хвощово-злаковый	Ос	9	13	5	9	4	10	4	14
			5	8	3	5	2	6	2	8
		Б	3	3	1	2	2	2	2	2
			14	14	5	10	10	10	10	10
								Плакорные		
								Мужинский		
2—5	Кедровник ягоднико-во-багульниковый	К	16	25	25	13	6	5	3	4
			15	24	24	12	7	6	3	4
		Е	8	4	2	2				
			50	25	12	12				
		Б	44	23	12	3				
			54	28	15	4				
1—6	Кедровник багульниковый	К	19	13	7	6	5	5	3	3
			28	19	10	9	7	7	4	4
		Е	5	1	1					
			71	14	14					
3—6	Кедровник сфагново-багульниковый	К	31	42	33	35	35	22	5	2
			15	20	16	17	17	11	2	1
		Е	37	13	6	2				
			64	22	10	3				
		Б	27	3	3					
			82	9	9					
9—6	Кедро-березняк чернично-багульниковый	К	9	3	13	5	4	2	4	3
			20	7	29	11	9	4	9	7
		Б	171	97	37	16	6	2		1
			52	29	11	5	2	0,6		0,3
4—6	Березняк вейниковый, паловый	Б	30	38	32	37	17	20	5	6
			16	21	17	20	9	11	3	3
		К	3	3	3	2				
			27	27	27	18				
1—8	Кедровник ягоднико-во-багульниковый	К	24	25	26	18	27	24	27	27
			10	10	11	7	11	10	11	11
		Б	40	21	12	4	1		1	
			51	27	15	5	1		1	
2—8	Кедровник багульниковый	К	4	22	28	40	36	42	37	30
			2	9	11	16	14	16	15	12
		Б	7	7	1					
			47	47	7					
		Е	2	5	1					
			25	63	12					
									Октябрьский	
2—7	Кедровник сфагново-багульниковый	К	75	90	86	73	67	56	41	30
			14	17	16	14	12	10	8	6
		Б	49	47	22	14	4	2		
			35	34	16	10	3	1		

(число стволов / %)

22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	>44
17	18	15	17	10	7	5	5	1	1		
10	11	9	10	6	4	3	3	2	0,6		
1		1	1			1					
5		5	5			5					
местоположения											
пойменный район											
3	2	1	1	2							
3	2	1	1	2							
1	3		2	1							
1	4		3	1							
		1		1							
		2		2							
	1										
	0,3										
26	10	6	3		1	1	1				
11	4	2	1		0,4	0,4	0,4				
14	1	1									
5	0,4	0,4									
пойменный район											
14	6	3									
3	1	0,6									

Пробная площадь	Тип леса	Порода	Ступени толщины							
			6	8	10	12	14	16	18	20
2—7	Кедровник сфагново-багульниковый	С	24	8	13	3	1	3		
			46	15	25	6	2	6		
		Е	2	1	2		1			
			33	17	33		17			

Древостои долины р. Хадыта-Яха,

1—9	Ельник разнотравно-моховой	Е	13	8	8	3	3	3	3	3
			24	15	15	5	5	5	5	5
		Лц	1	2	1	7	2	2	1	1
			5	10	5	35	10	10	5	5
		Б	30	42	29	21	15	5		
			21	29	20	15	10	3		
2—9	Лиственничник разнотравно-злаковый	Лц		2	2	2	1	2	3	2
				6	6	6	3	6	9	6
		Е	9	7	3	2	1			
			41	32	14	9	5			

израстающими на склоновых и плакорных местоположениях, может достигать трех-, четырехкратной.

На рис. 8 приведены наиболее характерные кривые прироста деревьев кедра по диаметру в разных условиях произрастания. Анализ серии таких кривых позволяет говорить об еще одной особенности хода радиального прироста деревьев в разных местоположениях. В лучших дренированных условиях у кедра почти всегда выражен период большого роста, приходящийся на возраст от 40 до 100 лет, хотя он может и прерываться одним или несколькими периодами падения прироста. У большинства деревьев кедра, произрастающих в плакорных слабо дренированных условиях, период большого роста не выражен и прирост колеблется вокруг средней на протяжении всей жизни дерева, но и здесь могут быть отдельные исключения. В начале жизни дерева у кедра во всех местопроизрастаниях наблюдается период угнетения продолжительностью от 15—20 до 50—70 лет. Наблюдающиеся у деревьев кедра, произрастающих в плакорных условиях, периоды значительного повышения прироста могут объясняться временными локальными улучшениями условий произрастания. Одним из таких факторов, подверженных локальным кратковременным изменениям в Мужинском районе, может служить уровень многолетней мерзлоты. Здесь даже на склоновых дренированных местоположениях

(число стволов / %)

22	24	26	28	30	32	34	36	38	40	42	>44
Южный Ямал											
5	3	2			1						
9	5	4			2						
1				1	1						
5				5	5						
1	23										
1	16										
1	3	2	3	3	2	2	2	2	1		
3	9	6	9	9	6	6	6	6	3		

почти повсеместно в середине — конце вегетационного периода наблюдается на глубине 20—60 см от поверхности многолетнемерзлый слой. На плакорах многолетняя мерзлота залегает в верхнем минеральном горизонте и оттаявший слой редко превышает 20—30 см. Мерзлота неблагоприятно сказывается на росте деревьев, сокращая объем корнеобитаемого слоя почвы, снижая температуру в зоне ризосферы и значительно ухудшая условия дренажа. Вместе с тем уровень залегания мерзлоты сильно зависит от подверженного сравнительно быстрым локальным изменениям состояния напочвенного покрова и почвенного горизонта A_0.

Октябрьский пойменный район находится вне зоны многолетней мерзлоты, но в отдельные годы на плакорных слабо дренированных участках почва полностью не оттаивает и мерзлота наблюдается в пределах почвенного профиля. Тот факт, что и в этом районе прирост деревьев на плакорах значительно ниже, чем на склонах, еще раз подтверждает, что одним из наиболее значимых факторов, лимитирующих рост деревьев, являются условия дренажа.

Одним из важных показателей структуры древостоев, связанных с их продуктивностью, характером конкурентных взаимоотношений, направленностью динамики сообщества и другими фитоценотическими условиями, является распределение стволов по ступеням толщины. Данные, приведенные в табл. 27,

показывают, что во многих насаждениях максимальное число стволов приходится на начальные ступени и доля стволов тоньше среднего дерева превышает характерные для чистых одновозрастных древостоев 62 %. Это говорит о заторможенности процесса дифференциации деревьев и недостаточной выработанности сообщества. Однако в старых кедровых насаждениях строение древостоев по диаметру близко к нормальному. В древостоях на плакорах распределение стволов по ступеням толщины соответствует таковому при ослабленных конкурентных взаимоотношениях. Для многих распределений характерен разброс числа стволов по ступеням толщины, не имеющей закономерного хода, что в основном объясняется недостаточным числом деревьев одного элемента леса. Как и следовало ожидать, диапазон колебаний диаметров в насаждениях на склоновых положениях гораздо больше, чем на слабо дренированных плакорах.

Таким образом, все рассмотренные показатели свидетельствуют о весьма сильном положительном влиянии пойменных условий на продуктивность насаждений в пойме Нижней Оби. Особенно наглядным примером такого влияния служит очень высокий запас древесины — 193 м³/га — в лиственничнике в долине р. Хадыта-Яха, расположенном за полярным кругом, где лес вообще может существовать только в пойменных условиях и в долинах рек. Этот древостой произрастает на гривистом сегменте меандровой излучины, только сравнительно недавно вышедшем из зоны ежегодного затопления, на прирусловом талике. Продуктом последовательных сукцессий этого типа насаждений, связанных с отдалением гривы от русла реки вследствие меандрирования, является ельник, характеризуемый пробной площадью 1—9, обладающий в 2 раза меньшим запасом и гораздо меньшими средними размерами деревьев. Это насаждение вышло за пределы пойменного талика, и уровень многолетней мерзлоты находится в пределах почвенного профиля, чем и объясняется резкое ухудшение лесорастительных условий.

В заключение рассмотрим состояние возобновления в пойменных лесах Нижней Оби, в значительной степени определяющего направление и характер естественного развития лесных сообществ. Количество подроста в большинстве исследованных пойменных лесов (табл. 28) обеспечивает воспроизводство материнского насаждения, хотя и не всегда гарантирует сохранение его состава (пробная площадь 6—5). Особенно хорошим возобновлением кедра отличаются ягодниковые и моховые типы кедровых ассоциаций на склоновых дренированных местоположениях, а также ягодниково- и сфагново-багульниковые на плакорах. Количество благонадежного подроста кедра колеблется здесь от 5 до 21 тыс/га.

Небольшим, но достаточным количеством подроста кедра (1—1,5 тыс/га) отличаются багульниковые кедровые ассоциа-

Таблица 28

Количество подроста на пробных площадях, тыс. шт/га

Пробная площадь	Кедр			Ель			Береза			Осина		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Дренированные местоположения												
Мужинский пойменный район												
1—5	2,5	0,5	0,7	4,0		1,2						
2—6	2,0	1,0	0,7	1,0		0,5	0,5		1,7			
5—6	7,0		0,7	1,0		0,2	2,0		1,8			
6—6	8,5		2,4				1,0		2,1			
10—6	1,5		2,2	0,5		2,5	3,5		3,7			
7—6	5,5		2,7				1,0		2,3			
8—6	1,5		1,3	1,5		1,2	10,5		1,0			
5—5				3,0		1,4	2,5		1,6			
6—5	0,5		0,8	1,0		1,6	1,5		0,9			
3—5							0,6		2,1	1,5		3,5

Пробная площадь	Кедр		Ель		Береза		Сосна		Пихта			Осина	
	I	III	I	III	I	III	I	III	I	II	III	I	III
Октябрьский пойменный район													
1—7	2,5	0,7	3,0	1,4					2,5	0,5	1,6		
3—7	21,0	0,7	5,0	1,4									
4—7	5,0	1,1			2,0	1,1	2,5	1,2					
5—7	7,5	0,8	1,5	1,5	0,5	1,9							
7—7												32,5	1,4
8—7	7,0	0,8	1,0	3,7									

Пробная площадь	Кедр			Ель			Береза		Лиственница	
	I	II	III	I	II	III	I	III	I	III
Плакорные местоположения										
Мужинский пойменный район										
2—5	4,5		1,5	0,5		1,9	2,5	1,8		
1—6	1,5		1,0	1,0	0,5	1,7	1,0	0,7		
3—6	2,0		0,6	0,5		1,6	6,5	1,7		
4—6		0,1	0,8				0,5	2,0		
9—6	2,5		2,0	1,5		0,8	7,5	2,1		
1—8	7,5		1,4							
2—8	1,0		0,5							
Октябрьский пойменный район										
2—7	7,5	0,5	1,0							
Древостои долины р. Хадыта-Яха, Южный Ямал										
1—9				0,5		2,0	0,1	0,7	0,3	1,7
2—9				2,0		4,0				

Примечание. I — благонадежный, II — неблагонадежный подрост; III — средняя высота, м.

ции на слабо дренированных плакорах и политриховые на склонах. Подрост ели и березы в различных количествах присутствует в большинстве насаждений на дренированных склонах, но возобновления ели практически нет на плакорных местоположениях, в то время как береза удовлетворительно возобновляется и в этих условиях.

В целом по состоянию и количеству подроста в пойменных лесах Нижней Оби можно заключить, что среди них нет насаждений, находящихся на регрессивных стадиях смен, но с учетом других особенностей их строения есть основания утверждать, что ряд насаждений в плакорных условиях близки к субклимаксовым сообществам.

Необходимо отметить, что все пойменные и долинные леса имеют большое берегозащитное, водоохранное и климатоулучшающее значение. Это их основная функция, и в них ни в коем случае нельзя допускать промышленных рубок леса.

Глава 7.

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Исследование эколого-генетической изменчивости видов — один из главных путей анализа популяционной структуры, оценки адаптивного потенциала и познания, естественной истории видов. В практическом плане эти исследования служат основой для разработки принципов неистощительной эксплуатации, стратегии и наиболее целесообразных методов сохранения генетического разнообразия растений.

Важность и срочность эколого-генетических исследований особенно очевидна для территорий, еще недостаточно изученных, но подвергающихся эксплуатации и промышленному освоению. Примером такой территории является Западная Сибирь, техногенное разрушение ландшафтов которой началось 25—30 лет назад в связи с бурным развитием нефтегазодобывающей промышленности.

Эколого-географические исследования Западной Сибири начались достаточно давно (Крылов, 1961; Западная Сибирь, 1963) и были связаны с географическими экспедициями XVIII в. (Фальк, Георги, Лепехин, Зуев), а затем с работами по заданию Переселенческого управления в конце XIX — начале XX в. (Федченко, Кузнецов, Флеров, Гордягин, Городков).

К настоящему времени накоплены обширные материалы исследований эколого-географических закономерностей основных биомов растительного покрова Западно-Сибирской равнины (прежде всего тайги), обобщенные в ряде сводок (Крылов, 1961; Горожанкина, Константинов, 1978; Растительный покров Западно-Сибирской равнины, 1985). Эколого-генетические исследования видов флоры проводились главным образом на смежных территориях Урала и Восточной Сибири, а материалы с Западно-Сибирской равнины привлекались в основном для сравнения. Так, Н. В. Дылис (1947) исследовал таксономические отношения лиственниц Сукачева и сибирской на севере Урала и в низовьях Оби. С. А. Мамаев (1973) на Урале выделил несколько дифференцированных в широтном направлении географических популяций сосны обыкновенной, продолжив их границы на тер-

риторию Западно-Сибирской равнины. С. Н. Санников с соавторами (1976) показали, что сосна в Зауралье дифференцирована в меридиональном направлении на ряд групп популяций, приуроченных к древним террасам рек восточного склона Урала. Была обнаружена (Санников и др., 1976; Петрова и др., 1989) сильная эколого-генетическая дифференциация между суходольными и болотными популяциями сосны.

Экологические особенности сосны сибирской (кедра) на Западно-Сибирской равнине изучали Н. П. Мишуков (1973), В. А. Кирсанов (1975), В. Н. Седых (1979), Т. Н. Некрасова (1972). Исследована также изменчивость ели (Попов, Мамаев, 1989) и березы (Махнев, 1987) на Урале и отчасти в Западной Сибири.

Таким образом, детальных эколого-генетических исследований растений на Западно-Сибирской равнине не проводилось. Это касается не только древесных, но и травянистых растений. В связи с этим в течение 1986—1890 гг. нами была предпринята попытка более или менее детального анализа эколого-генетической изменчивости сосны обыкновенной и сибирской, произрастающих главным образом на плакорных местоположениях, и канареечника тростниковидного, произрастающего почти исключительно в поймах рек.

Цель работы состояла в изучении популяционной структуры перечисленных видов, особенности которой позволяют судить о происхождении и истории растительности Западно-Сибирской равнины как единого аллювиального процесса развития. Другой аспект работы, практический, состоял в выделении, описании и оформлении лесных генетических резерватов — участков леса из различных лесорастительных провинций, заповедание которых может обеспечить сохранение популяционных генофондов перечисленных видов на Западно-Сибирской равнине, а также других видов флоры и фауны, в том числе редких, для поддержания экологического равновесия в регионе.

7.1. ЕСТЕСТВЕННО-ИСТОРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Западно-Сибирская физико-географическая страна (Гвоздецкий, 1973) относится к величайшим равнинам Земли. Она покрыта мощным чехлом новейших отложений различного генезиса, которые представлены почти горизонтально залегающими водонасыщенными толщами переслаивающихся песков и глин морского, водно-ледникового, аллювиально-речного и озерного происхождения (Западная Сибирь, 1963; Гвоздецкий, 1973).

В северной части Западно-Сибирской равнины выделяется ряд меридиональных неотектонических впадин, к которым при-

урочены долины рек Ляпина, Нижней Оби, Надыма, Пура и Таза, разделенных меридиональными поднятиями.

В южной части равнины, отделенной от северной Сибирскими увалами с высотами до 200 м над ур. м., выделяется обширная Средне-Обская впадина, подразделенная субширотными поднятиями — «материками» (Белогорским, Тобольским) и увалами (Ляминским, Аганским). С юга и с запада приподнятые края впадин постепенно переходят в возвышенные равнины Зауральского, Тургайского плато и Ишимской возвышенности.

Своеобразие физико-географических процессов в четвертичное время на территории Западной Сибири, связанных с (морским и шельфовым?) оледенением, многократными трансгрессиями моря и чередованием суровых и относительно теплых эпох (Архипов, 1971; Архипов и др., 1970; Зубаков, 1972), определило сложность четвертичной истории равнины и исключительную молодость ее ландшафтов.

Строение рельефа Западно-Сибирской равнины в раннечетвертичное время определялось общей приподнятостью ее северных районов и существованием на юге огромных аккумулятивных поверхностей. Затем постепенно равнина получила топографический уклон к северу и общую выровненность, связанную с бореальной трансгрессией (Архипов, 1971). Становление современного рельефа происходило в позднечетвертичное время, оно было связано с боковой эрозией водных потоков. По низменным мерзлым равнинам блуждали многочисленные реки и формировались обширные аллювиальные и озерно-аллювиальные равнины высоких морфологических уровней. В конце плейстоцена произошло некоторое ослабление бокового размыва и сформировались аллювиальные равнины низкого морфологического уровня, по существу — вторые и первые террасы рек. Возраст надпойменных террас (в том числе уровня приледниковой равнины — террасы) не древнее 20 тыс. лет и не моложе 13—14 тыс. лет (Архипов, 1971).

В голоцене оформились современные поймы рек, которые в условиях плоского рельефа и небольших перепадов высот Западно-Сибирской равнины также имеют значительную ширину, хотя и уступают великим аллювиальным равнинам позднего плейстоцена.

Таким образом, в целом Западно-Сибирскую равнину, за небольшим исключением (Северо-Сосьвинскую возвышенность, Сибирские увалы), можно рассматривать как систему молодых палеопойм позднечетвертичного возраста. Молодость ландшафтов также связана с историей растительности в голоцене (Нейштадт, 1976). По-видимому, растительность современного облика появилась первоначально в конце бореального времени на повышенных обрамлениях равнины. В центральных ее частях и на Севере она сформировалась позже — в атлантическом периоде, но дифференциация растительного покрова и подвижки

природных зон и подзон продолжались до конца голоцена. Учитывая молодость и палеопойменный генезис ландшафтов, поступательный характер развития растительности с конца плейстоцена, можно полагать, что современная растительность, в том числе ее водораздельные типы Западно-Сибирской равнины (по крайней мере, ее северной части), представляет собой заключительные стадии (климаксовые зональные типы) динамических серий пойменных сообществ.

В настоящее время для Западно-Сибирской равнины характерна классическая широтная зональность природных явлений, связанная прежде всего с градиентами термических условий. Провинциальная дифференциация природных процессов определяется географическим положением и специфическими особенностями крупных территориальных геоморфологических комплексов, связанных с генезисом и свойствами почвообразующих пород, с историей развития ландшафтов и характером мезорельефа, оказывающих существенное влияние на перераспределение тепла и влаги (Гвоздецкий, 1973).

По лесорастительному районированию Е. П. Смолоногова и А. И. Вегерина (1980), Западно-Сибирская равнинная лесорастительная страна включает зоны лесотундры и предлесотундровых редколесий, лесную с четырьмя подзонами (редкостойных предлесотундровых лесов, северотаежных, среднетаежных и южнотаежных лесов и предлесостепи), зону лесостепи с подзонами северной и типичной лесостепи. Лесная зона включает также шесть лесорастительных провинций: Приуральскую провинцию приподнятой ледниковой и водно-ледниковой равнины, Надым-Пуровскую низменную водно-ледниковую заозеренную равнину, Тазовско-Енисейскую приподнятую ледниковую и водно-ледниковую волнистую равнину, Кондо-Тавдинскую низменную заболоченную и заозеренную равнину древнего приледникового бассейна, Обь-Иртышскую равнину — расчлененное невысокое плато древнего приледникового бассейна и Тобол-Ишимскую провинцию неогенового озерного плато. В названиях провинций отражены особенности генезиса и рельефа территорий.

Однако следует отметить, что происхождение рельефа перечисленных провинций продолжает оставаться предметом дискуссий (Архипов, 1971; Архипов и др., 1970; Зубаков, 1972).

Зональная и провинциальная изменчивость лесорастительных условий вызывает существенную дифференциацию лесного покрова, выражающуюся в различиях видового состава, морфологической структуры продуктивности лесных сообществ и сообществ других типов растительности, в том числе пойменных. Характеристика растительности приведена в капитальной сводке (Растительный покров..., 1985).

7.2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Учитывая палеопойменный генезис рельефа и растительности Западной Сибири как результат аллювиального процесса, можно предположить, что особенности внутри- и межпопуляционной дифференциации сосны, кедра и канареечника — ключевых видов, доминантов лесных и пойменных сообществ,— отражают этот процесс. Для этого использовали несколько подходов.

1. Анализ изменчивости радиального прироста деревьев на пробных площадях. Техника и методы древесно-кольцевого анализа детально разработаны и широко применяются при дендрохронологических исследованиях (Шиятов, 1973), в том числе способы отбора деревьев и образцов, принципы перекрестного датирования, позволяющие выявить ложные и выпадающие кольца, различные методы стандартизации и индексации ширины годичных колец.

Основным принципом дендрохронологических исследований является выбор деревьев, изменчивость ширины годичных колец которых тесно связана с изменчивостью факторов внешней среды, прежде всего климата. При этом с помощью ряда статистических приемов стремятся исключить из рассмотрения долю изменчивости, обусловленную факторами как внутренней природы (тренд возрастной изменчивости, наследственные особенности), так и внешней, рассматривающимися дендрохронологами как «шумы» по отношению к изучаемому сигналу — климатическому воздействию на древесно-кольцевые хронологии (например, изменчивость лесорастительных условий разных насаждений, различия почвенно-грунтовых условий и конкуренции между деревьями).

Напротив, задача популяционного эколога и генетика состоит в том, чтобы на основе индивидуальных древесно-кольцевых хронологий выявить эколого-генетическую изменчивость деревьев и их совокупностей. Другие негенетические источники изменчивости при этом необходимо по возможности достаточно точно оценить и вычесть из общей изменчивости ширины годичных колец в совокупности деревьев.

Изменчивость ширины годичных колец, обусловленную погодовыми и циклическими флюктуациями климатических условий, можно оценить, используя некоторые примеры, разработанные в дендрохронологии, в том числе методы перекрестного датирования кольцевых серий и принцип повторности (Шиятов, 1973).

Наибольшую трудность вызывает оценка онтогенетической изменчивости, связанной с динамикой темпов роста дерева с возрастом, поскольку она неотделима от других ее форм. Общий вид кривой онтогенетической изменчивости (кривая «большого роста») можно аппроксимировать экспоненциальной функцией, однако она сильно осложняется в зависимости от начальных

условий роста дерева, от хода конкуренции с ближайшими соседями, изменений освещенности и использования различных горизонтов почвы в течение жизни дерева. Кроме того, длина кольцевых серий неодинакова. На многих пробных площадях, особенно на севере, выделяется более одного поколения главной породы. Все это делает возрастную изменчивость сугубо индивидуальной и не позволяет применять дендрохронологические методы индексации и стандартизации радиальных приростов, которые ведут не только к исключению различий, обусловленных изменчивостью среды обитания дерева, но и к утрате индивидуальных особенностей, содержащих и генотипическую компоненту изменчивости. Поэтому целесообразно рассматривать онтогенетическую изменчивость как случайную, аналогичную метамерной (Семериков, 1986), как результат многократной реализации одним генотипом одной и той же структуры — радиального годичного прироста на различных этапах онтогенеза и в разных условиях среды.

Для оценки вклада разных видов изменчивости в общую изменчивость ширины годичного прироста целесообразно использовать полный дисперсионный анализ, модель которого имеет вид:

$$y_{ijk} = \mu + \alpha_i^A + d_j^A + a_{jk}^C + a_{ij}^{AB} + e_{ijk}^{ABC}.$$

Математические ожидания средних по ячейкам обозначены буквами греческого алфавита для постоянных и латинского — для случайных факторов. Верхними индексами отмечены во взаимодействиях или в главных эффектах рассматриваемые факторы и нижними — соответственно уровни этих факторов.

A — погодовая изменчивость для выборок и деревьев ($i = 1,2 \ldots t$), B — различия между выборками ($j = 1,2 \ldots n$), C — различия между деревьями ($k = 1,2 \ldots m$), AB, ABC — взаимодействия факторов. Здесь погодовая изменчивость — постоянный фактор, поскольку флюктуации климатических условий каждого года сказываются на ширине прироста у всех деревьев. Различия между выборками и между деревьями, выражаемые в дисперсионном анализе через коэффициенты внутриклассовой корреляции, имеют эколого-генетическую природу, поскольку «шумы» (возрастная изменчивость и локальные особенности среды обитания) входят в ошибку (e_{ijk}).

В случае, если в изучаемых выборках выделяются два и более поколений деревьев, в модель дисперсионного анализа можно ввести еще один фактор с постоянными эффектами. Но это существенно усложняет структуру анализа, так как при этом создается неравенство в ячейках.

Всего заложено 18 пробных площадей с кедром, 20 — с лиственницей и 18 — с сосной. Схема размещения пробных площадей приведена на рис. 9. На каждой пробной площади взяты керны с 30 деревьев. С этих же деревьев по возможности соби-

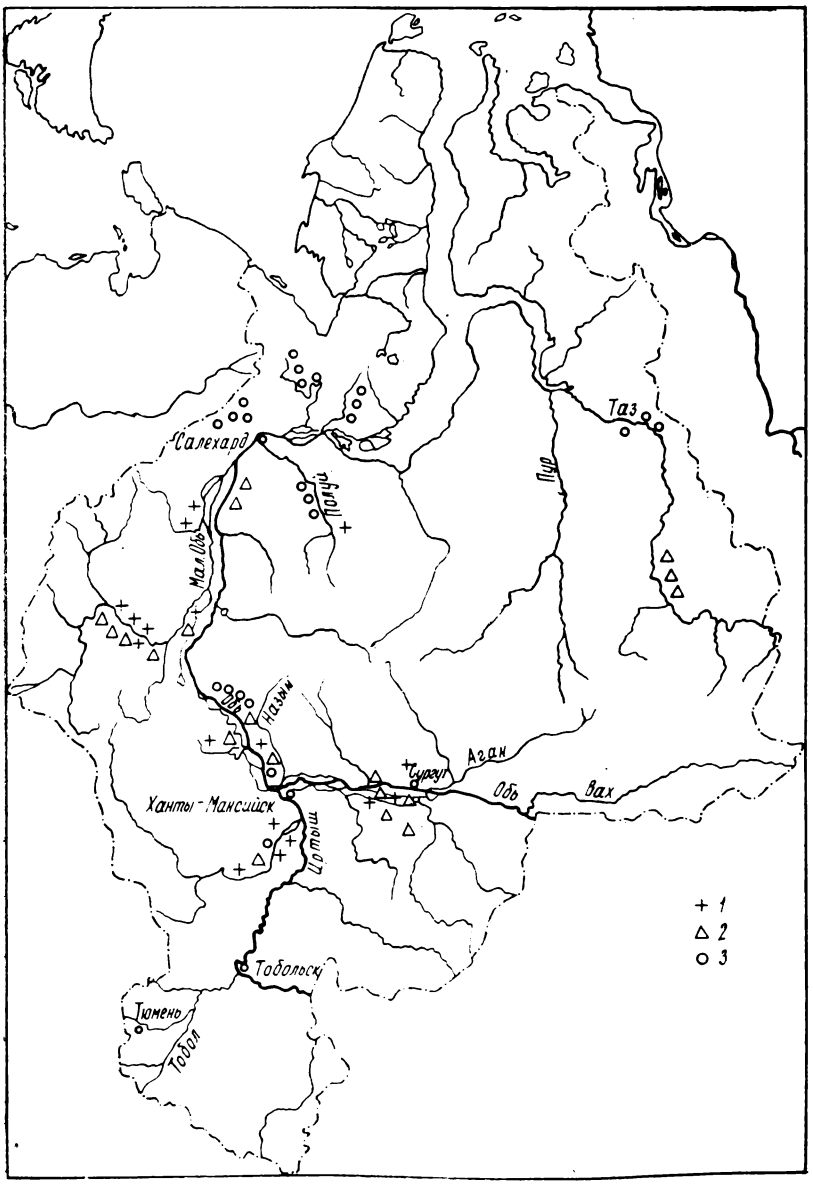


Рис. 9. Схема размещения пробных площадей сосны (*1*), кедра (*2*) и лиственницы (*3*)

рали по пять — десять шишек для последующего морфологического анализа.

2. Анализ изоферментов сосны и кедра. Кроме того, отдельно с каждого дерева собирали образцы хвои для изоферментного анализа. В работе использовали для сосны обыкновенной и кедра девять полиморфных ферментных систем: 6 — фосфоглюконат-дегидрогеназа (6-*PGD*), глутамат-дегидрогеназа (*GDH*), шикемат-дегидрогеназа (S_k *DH*), алкогольдегидрогеназа (*ADH*), фосфоглюкомутаза (*PGM*), диафораза (*DIA*), глутамат-оксилоацетат-трансаминаза (*GOT*), эстеразы флюоресцентная и колориметрическая (*Est*).

В работе мы, во-первых, попытались выявить различия в направленности естественного отбора на разных стадиях онтогенеза и оценить его роль в формировании интегрированных генных комплексов (Животовский, 1983). Для решения этой задачи на пробных площадях собирали образцы хвои не только с взрослых деревьев, но и с подроста и сравнивали с помощью критерия χ^2 частоты генов и генотипов в парных выборках: взрослые деревья — подрост. Во-вторых, оценивали генетические различия между совокупностями особей, произрастающими в контрастных экологических условиях. Решение этой задачи также проводили путем закладки парных площадей на суходоле, в сосняках зеленомошниковых (где отбирали керны древесины) и в сосняках сфагновых, удаленных от первых на 1—2 км. Отбирали образцы хвои для изоферментного анализа. Частоты генов и генотипов сравнивали в парах с помощью критерия χ^2. В-третьих, оценивали генетическую изменчивость по изоферментам маргинальных популяций сосны близ северной границы их ареала. Для этого закладывали пробные площади в самых северных древостоях сосны в бассейнах рек Сыни, Войкара и Полуя. В-четвертых, оценивали генетические различия между географически удаленными выборками, расположенными в разных лесорастительных провинциях. В-пятых, изучали связь между эколого-генетическими параметрами деревьев и выборок на основе измерений ширины годичных колец и генетическими характеристиками деревьев и выборок.

3. Оценка изменчивости морфологических признаков канареечника. Канареечник тростниковидный (*Phalaroides arundinaceae* (L) *Rauscherf*) — многолетнее длиннокорневищное растение сем. *Poacea*, широко распространен в таежной зоне и лесотундре в поймах рек и ручьев Западной Сибири. По берегам рек и ручьев в условиях обильного проточного увлажнения достигает высоты 150—200 см и образует чистые и смешанные сообщества. Наиболее часто встречается в составе сообществ среднего экологического уровня поймы в осоковых, осоково-канареечниковых и канареечниково-осоковых лугах, совместно с осокой острой, на повышенных местоположениях поймы — в вейниково-канареечниковых и канареечниково-вейниковых лу-

гах, доминируя совместно с вейником Лангсдорфа; также встречается в разнотравно-злаковых лугах средневысокого уровня совместно с вейником, мятликом луговым, лютиком ползучим, василистником, девясилом, подмаренником болотным, чиной луговой и другими видами лугового разнотравья (Растительный покров..., 1985).

Для оценки изменчивости канареечника проводили сбор гербарных образцов в сходных условиях вейниково-канареечникового луга в пойме Оби и ее левых притоков. В каждом пункте сбора отбирали для гербария от 34 до 108 растений канареечника. Поскольку клоны канареечника могут достигать 10 м в диаметре, сборы образцов проводили по маршрутному ходу через 10 м. Каждое растение характеризовали тремя генеративными побегами, взятыми из одного узла кущения. Всего взято 15 выборок. Пункты сбора материала приведены на рис. 10. Изучали следующие признаки: длину верхнего междоузлия генеративного побега (*1*), см; длину метелки (*2*), см; длину нижней веточки в метелке (*3*), мм; длину верхней веточки метелки (*4*), мм; количество веточек в метелке (*5*); длину семени (*6*), мм. Три измерения признаков *1—5* для каждого растения и десять измерений для признака *6* характеризуют внутриклоновую или метамерную (внутрииндивидуальную) изменчивость. Различия между особями (клонами) представляют собой индивидуальную (внутрипопуляционную) изменчивость, между выборками (пунктами сбора) — межпопуляционную. Оценки изменчивости получали с помощью одно- и двухфакторного иерархического дисперсионного анализа.

7.3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ АНАЛИЗ

1. Изменчивость ширины годичного кольца. Трехфакторный дисперсионный анализ изменчивости ширины годичного кольца, проведенный для сосны обыкновенной и кедра сибирского, показывает принципиальное сходство результатов для этих видов. Погодичная изменчивость, обусловленная флюктуациями климатических условий разных лет, высоко достоверна ($p<0{,}001$). Ее доля в общей изменчивости составляет от 8 до 30 %. Выборки и сосны и кедра достоверно различаются между собой, хотя доля различий относительно невелика — 3—8 %. Это указывает на слабую географическую подразделенность популяций сосны и кедра. Невелики также оценки взаимодействия «год — выборка» (5—12 %), показывающие, что каждая выборка отличается некоторым своеобразием реакции на климатические условия различных лет.

Основную долю изменчивости составляет случайная компонента (30—60 %). Это не вызывает удивления, так как она содержит ряд трудно контролируемых источников изменчивости,

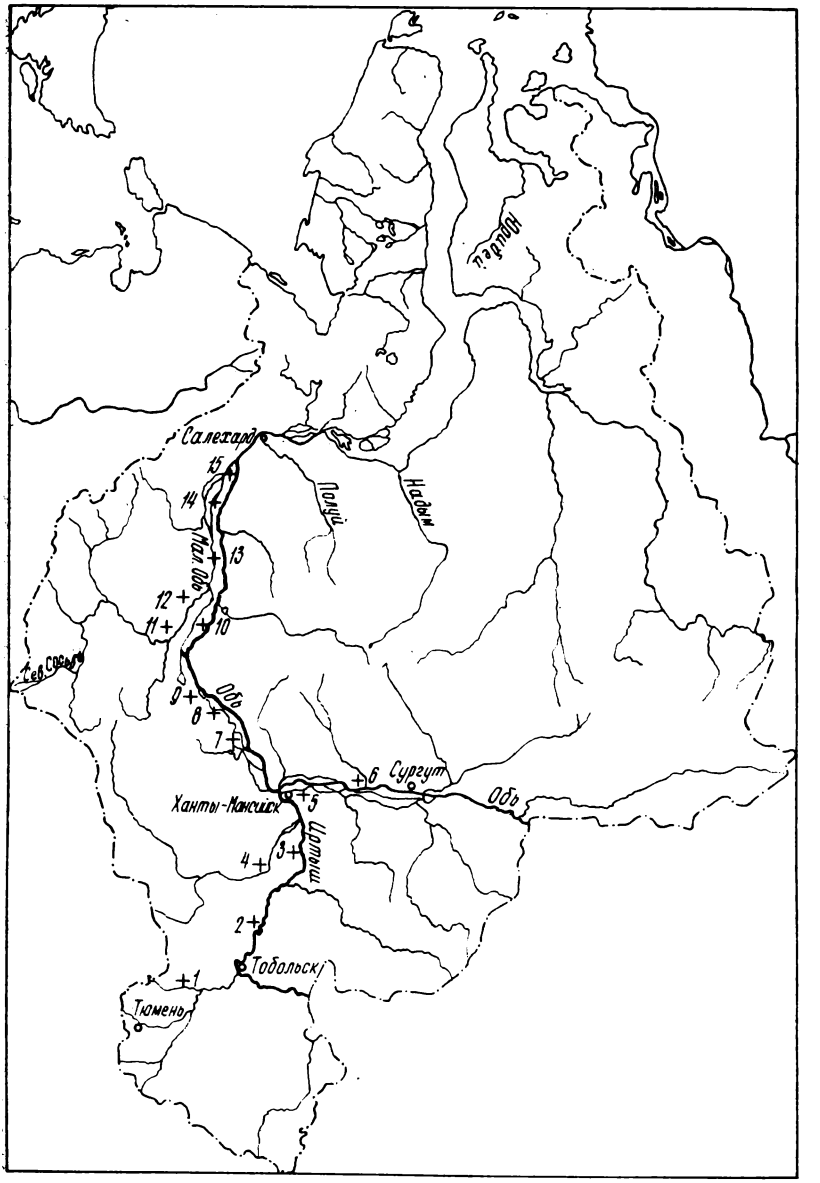


Рис. 10. Схема размещения пунктов сбора гербарного материала канареечника

которые обсуждались выше. На этом фоне факториальная изменчивость, определяемая эколого-генетическими различиями между деревьями в популяциях, существенно превосходит (20—55 %) влияние других контролируемых факторов.

Все это свидетельствует о том, что сосна обыкновенная и сибирская представлены на Западно-Сибирской равнине в пределах Тюменской области слабо подразделенными гетерогенными популяциями. Это важное обстоятельство говорит о возможности использования и обмена семенного материала из разных лесорастительных провинций без существенной утраты генетической изменчивости.

2. Генетическая изменчивость сосны по изоферментам. Анализ их также приводит к сходным результатам. Сравнение выборок взрослых деревьев и подроста с помощью критерия χ^2 не обнаруживает достоверных различий между ними, как правило, ни по одному локусу. Изредка встречающиеся значительные отклонения внутри отдельных пар выборок носят, по-видимому, случайный характер. Полученные данные не позволяют сделать вывод о предполагаемом увеличении средней гетерозиготности деревьев с возрастом, как это установлено Л. А. Животовским (1984) при анализе лесных культур. Как правило, распределение гетерозигот соответствует закону Харди-Вайнберга. Возможно, используемые методы оценки различий частот генов и генотипов между выборками взрослых деревьев и подроста недостаточно чувствительны и не улавливаются при объеме выборок по 30—50 экз. Вероятно, естественный отбор в популяциях сосны гораздо слабее предполагаемого и гибель разных генотипов в ходе индивидуального развития носит в основном случайный характер. Используемые в анализе локусы, по всей вероятности, более или менее нейтральны и слабо сцеплены с локусами, подвергающимися сильному давлению отбора.

Не установлены также различия в частотах генов и генотипов в парах выборок «суходол — болото». Полученные результаты заставляют сомневаться в утверждениях ряда авторов (Санников и др., 1976; Петрова и др., 1989) о существовании особой группировки болотных популяций сосны обыкновенной. По-видимому, сосняки на сфагновых болотах постоянно возникают в результате заноса семян из нормальных «суходольных» насаждений. Это тем более вероятно, что семенная продуктивность «болотных» популяций крайне низка.

Для изучения особенностей маргинальных популяций сосны обыкновенной были заложены пробные площади в двух пунктах в нижнем течении р. Сыни и в бассейне р. Полуй в районе метеостанции Глухариная. Здесь располагаются самые северные древостои сосны обыкновенной; она представлена группами по несколько деревьев или древостоями в несколько гектаров, отделенных от основного района произрастания большими пространствами с полным отсутствием этого вида.

В каждом из названных пунктов изучено по две выборки взрослых деревьев и подроста. Установлено, что окраинные выборки не отличаются от ближайших из района основного произрастания сосны. Исключение составляет выборка подроста из полуйской популяции: она существенно отличается от собственного материнского поколения и других выборок. Это обстоятельство вполне объяснимо тем, что взрослое поколение полуйской популяции по численности едва превышает 30 деревьев, сильно удаленных от других ближайших сосняков. Поскольку из 30 деревьев плодоносят лишь немногие, подрост формируется на основе обедненного в генетическом отношении семенного материала, в результате в молодом поколении наблюдается сильный дрейф генов.

Для оценки географической изменчивости выборок сосны обыкновенной анализировали матрицу генетических дистанций по Нею. На основе этой матрицы проводили кластерный анализ *UPGMA* и многомерное шкаливание, позволяющее непосредственно рассматривать взаимное расположение выборок в плоскости главных компонент.

Установлено, что все западно-сибирские популяции образуют единый кластер. Исключение составляет молодое поколение полуйской популяции. Эта выборка отделена от кластера на уровне 0,04, т. е. так же, как и европейские популяции сосны обыкновенной. Сравнение западно-сибирских популяций с уральскими и северо-казахстанскими показывает, что они очень близки и имеют общее происхождение. Расселение сосны в эти регионы произошло из единого источника совсем недавно. При этом существенные региональные различия лесорастительных условий за короткое время, по-видимому, не оказали достаточного влияния на дифференциацию популяций этих регионов.

Выводу о недавнем расселении сосны в средней и северной тайге Западной Сибири не противоречат особенности изменчивости радиального прироста, свидетельствующие о высокой внутрипопуляционной гетерогенности и слабых межпопуляционных различиях. По-видимому, в послеледниковое время сосна распространялась на север Западной Сибири по аллювиальным наносам из достаточно ограниченного района, скорее всего — с Южного Урала и Зауралья, где могла переживать похолодание.

3. Изменчивость канареечника тростниковидного. По результатам измерений признаков канареечника в разных пунктах сбора вычислены средние значения и коэффициенты вариации. По данным табл. 29 можно видеть, что минимальной изменчивостью обладает признак длина семян, максимальной — длина нижней веточки в метелке. Другие признаки варьируют на среднем уровне изменчивости. Не прослеживается каких-либо объективно выраженных закономерностей в изменчивости средних значений признаков и коэффициентов вариации, однако следует

Таблица 29

Средние значения признаков и коэффициенты вариации (*CV*, %) канареечника

Место сбора материала	*n*	Длина междоузлия, см		Длина метелки, см		Длина нижней веточки, мм		Длина верхней веточки, мм		Кол-во веточек в метелке		Длина семени, мм	
		$\bar{X}$	*CV*	$\bar{X}$	*CV*	$\bar{X}$	*CV*	$\bar{X}$	*CV*	$\bar{X}$	*CV*	$\bar{X}$	*CV*
Тавда (Тавда)	71	32,9	18,7	14,1	20,4	37,1	35,5	15,4	24,2	16,8	21,6	13,2	9,8
Уват (Иртыш)	73	34,0	16,4	11,2	17,6	27,3	32,1	20,9	22,2	14,5	20,5	3,7	9,2
Миссия (Иртыш) . . .	72	34,2	16,2	10,8	17,1	27,7	30,6	11,6	20,5	14,7	23,4	3,5	8,8
Кама (Конда) . . .	108	35,6	20,3	14,8	16,4	36,9	33,3	21,0	24,1	18,3	22,7	3,5	10,2
Зимняя Курья (Обь) . .	44	38,7	15,2	14,9	18,7	40,8	30,2	13,7	20,6	17,7	25,0	3,4	8,9
Ханты-Мансийск (Обь)	36	29,4	15,9	13,9	17,3	30,8	28,9	16,9	21,4	18,8	20,8	3,3	9,3
Нягань (Нягань) . . .	41	35,8	20,5	12,7	19,8	32,9	34,2	14,1	23,3	15,2	24,2	3,6	9,4
Шеркалы (Обь) . .	34	36,9	16,8	12,2	14,3	33,4	29,0	12,9	20,7	15,8	19,8	3,2	9,1
Перегребное (Обь)	34	31,2	17,0	13,2	15,3	38,9	30,9	11,9	23,1	15,4	23,4	3,8	7,6
Полноват (Обь) . . .	78	34,8	17,3	11,3	16,9	31,8	32,0	11,0	25,2	14,2	21,1	3,7	9,0
Шайтанка (Сев. Сосьва)	39	34,3	18,4	11,5	19,5	29,4	34,4	11,9	25,3	14,6	23,3	3,6	9,5
Ванзетур (Сев. Сосьва)	48	37,3	20,8	15,1	19,1	42,4	33,8	21,2	24,7	16,5	22,5	3,9	9,7
Березово (Сев. Сосьва)	34	36,9	19,3	12,2	20,5	33,4	20,7	12,9	24,2	15,8	20,6	3,5	8,7
Азовы (Обь)	35	35,6	15,8	10,5	16,4	25,4	28,6	11,2	20,0	13,7	19,3	3,1	9,2
Шурышкары (Обь) . .	34	34,5	16,0	10,7	15,5	26,0	28,5	10,9	18,8	14,3	19,0	3,1	8,9
Средний *CV*	—	34,4	—	12,5	—	32,3	—	15,1	—	15,4	—	3,6	—

Таблица 30

Доли различий между растениями в выборках (коэффициенты внутриклассовой корреляции, *rw*) в общей изменчивости, %

Выборка	Длина				Кол-во веточек в метелке	Длина семени
	междоузлия	метелки	нижней веточки	верхней веточки		
Тавда	15,7	13,9	18,3	6,4	41,1	13,1
Уват	23,5	14,2	15,5	11,4	23,5	11,4
Миссия	12,7	23,4	19,5	10,5	34,7	12,4
Кама	16,9	32,5	13,2	8,5	36,4	11,0
Зимняя Курья	—	—	13,3	—	12,4	9,8
Ханты-Мансийск	—	15,1	—	9,1	22,8	—
Нягань	19,5	28,1	6,8	11,9	29,3	7,2
Шеркалы	11,7	16,2	—	6,9	13,3	—
Перегребное	—	17,0	14,1	—	10,6	—
Полноват	—	—	8,8	6,5	17,7	—
Шайтанка	22,7	28,2	17,9	6,1	37,4	10,5
Ванзетур	21,7	23,0	15,5	7,9	27,8	6,0
Березово	6,9	—	5,7	11,1	15,8	—
Азовы	—	19,2	—	—	18,6	8,2
Шурышкары	—	—	12,7	6,5	10,8	—
ra	7,2	4,4	9,4	—	8,8	—
rw	17,0	18,5	22,3	7,9	23,1	14,9

отметить, что более низкими значениями коэффициентов вариации характеризуются выборки из поймы Оби (Зимняя Курья, Ханты-Мансийск), особенно в низовьях (Азовы, Шурышкары). В выборках из пойм рек — притоков Оби изменчивость выше.

В табл. 30 приведены результаты однофакторного (для каждой выборки) и двухфакторного дисперсионного анализов в целом для иерархического комплекса.

В дисперсионном анализе на верхнем уровне оцениваются различия между выборками, на нижнем — между особями или внутрипопуляционная гетерогенность. Случайная компонента включает метамерную (внутриклоновую) изменчивость, поэтому доли влияния факторов (коэффициенты внутриклассовой корреляции *ra* и *rw*) на верхних этажах иерархического комплекса представляют собой оценки эколого-генетической изменчивости. Их вычисляли только в случае достоверного влияния факторов ($p<0,05$). По результатам двухфакторного дисперсионного анализа можно видеть (см. табл. 30, *ra*, *rw*), что различия между выборками достоверны по четырем признакам из шести изученных и составляют от 4,4 до 9,4 % в общей изменчивости. Различия между расстояниями (клонами) в выборках высоко достоверны ($p<0,01$) по всем признакам, однако при этом их доля не превышает четверти общей изменчивости (по количеству веточек в метелке). Следует отметить, что доли различий между

растениями (клонами) в выборках в общей изменчивости представляют собой коэффициенты наследуемости в широком смысле.

По данным однофакторного дисперсионного анализа оценки наследуемости в выборках близки и колеблются от нескольких процентов до трети общей изменчивости. В некоторых выборках, главным образом из долины р. Оби, коэффициенты наследуемости недостоверны по одному — трем признакам. Напротив, в выборках из пойм рек Тавды, Иртыша (Уват, Миссия), Северной Сосьвы (Шайтанка, Ванзетур) коэффициенты наследуемости всегда достоверны.

Сравнение выборок по коэффициентам наследуемости затруднительно, так как они имеют весьма широкие доверительные интервалы. Тем не менее можно полагать, что выборки из поймы Оби генотипически более однородны, чем выборки из пойм притоков Оби.

Канареечник тростниковидный распространяется не семенами, а главным образом обрывками корневищ, переносимых полыми водами. Поэтому в популяциях этого вида в пойме Оби можно было ожидать наличие широкого спектра клонов и высокую генотипическую изменчивость. Однако этого не наблюдается. По-видимому, специфические экологические условия поймы Оби способствуют произрастанию какой-то определенной группы клонов, например, устойчивых к длительному затоплению. Возможно и другое: популяции канареечника в пойме Оби достаточно разнообразны, но пространственно структурированы и в каждую выборку попадает лишь небольшое число генотипов.

Таким образом, популяции канареечника в поймах рек Западной Сибири весьма слабо дифференцированы. Доля межпопуляционных различий всегда ниже внутрипопуляционной гетерогенности, которая в свою очередь не превышает трети общей изменчивости. При этом в пойме Оби популяции генотипически более однородны, чем в поймах ее притоков.

7.4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрение естественной истории Западно-Сибирской равнины показывает, что по крайней мере ее северная часть представляет собой систему аллювиальных равнин позднечетвертичного возраста, по происхождению гомологичных современным поймам Оби и ее притоков. В этой связи растительность равнины, в том числе и водораздельные типы, является результатом развития динамических серий пойменных сообществ. Поэтому можно полагать, что особенности изменчивости видов отражают палеопойменный генезис рельефа и растительности.

Изучали эколого-генетическую изменчивость сосны обыкновенной и сибирской (кедра) — доминирующих видов таежных сообществ и канареечника тростниковидного — одного из доминант пойменных сообществ.

В выборках сосны обыкновенной и сибирской изучали две группы признаков: морфологические и биохимические, которые служат генетическими маркерами. Среди морфологических признаков интереснейшим оказался радиальный годичный прирост, измеренный на протяжении всей жизни дерева. Этот признак определяется генотипическими особенностями и почвенно-грунтовыми условиями произрастания дерева и меняется в зависимости от возраста дерева, динамики климатических условий и фитоценотического окружения. Путем последовательного анализа из общей изменчивости годичного прироста удалось вычленить составляющие средовой изменчивости, оценить индивидуальную эколого-генетическую компоненту изменчивости в выборках и сравнить их между собой.

Одновременно путем электрофореза девяти полиморфных ферментных систем (алькогольдегидрогенеза, диафораза, 6-фосфоглутаматдегидрогеназа, глутаматоксалоацетаттрансаминаза, глутаматдегидрогеназа, фосфоглюкомутаза, шикиматдегидрогеназа, эстеразы флюоресцентная и колориметрическая) выявлены 15 изоферментных локусов и определен их аллельный состав.

Анализ структуры изменчивости динамики радиального прироста показал, что доля межпопуляционной изменчивости сосны сибирской и обыкновенной в Западной Сибири составляет 3—8 % общей изменчивости. Основную часть изменчивости составляет внутрипопуляционная, что, по-видимому, связано с ветроопылением этих видов, протяженными популяционными ареалами и большой численностью популяций, а также с разносом семян на значительные расстояния. Анализ межвыборочных аллельных частот также показывает весьма слабую меж- и внутрипопуляционную дифференциацию. Не обнаружены существенные различия между поколениями (взрослым и молодым) сосны и кедра. Не выявлены достоверные различия частот генов и генотипов, связанные с особенностями экологических условий: субпопуляции сосны, произрастающие в экологически контрастных условиях зеленомошниковой и сфагновой групп типов леса, не различаются. Все выборки сосны на Западно-Сибирской равнине образуют единую совокупность (кластер).

Слабая внутри- и межпопуляционная дифференциация сосны обыкновенной (и кедра), возможно, связана с историей этого вида на Западно-Сибирской равнине, его недавним в эволюционном масштабе времени расселением, оказавшимся недостаточным для существенной дифференциации популяций. Представление об эволюционной молодости популяций сосны и кедра согласуется с палеогеографическими реконструкциями ландшафтов в голоцене (Нейштадт, 1976).

Популяции канареечника тростниковидного весьма слабо дифференцированы, несмотря на «сетчатый», приуроченный к поймам рек, характер ареала. При этом в пойме Оби популяции более генотипически однородны, чем в поймах ее притоков.

Глава 8.

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПОЙМЫ НИЖНЕЙ ОБИ

В пойме Нижней Оби мелкие млекопитающие — компоненты биогеоценозов — составляют промежуточные звенья в экологических цепях питания. Одни из них играют большую роль в утилизации и переработке растительной массы (растительноядные виды — полевки и мыши), другие (насекомоядные) — консументы второго порядка — утилизируют животную биомассу в пойменных сообществах. В то же время все они служат кормовой базой пушных зверей и других хищников. Велика их роль в хранении и переносе природно-очаговых инфекций. Поэтому понимание механизмов функционирования пойменных биогеоценозов невозможно без знания видового состава этой группы млекопитающих, численности и распределения их по биотопам поймы.

Последние, достаточно полные, исследования фауны мелких млекопитающих в этом районе были проведены в 1961—1965 гг. лабораторией экологии Института биологии Сибирского отделения АН СССР. Они касались в основном вопросов видового состава и распределения их в пределах обширного района поймы Оби от г. Барнаула до г. Салехарда (Николаев, 1972).

Особенность настоящей работы — выяснение распространения видов в пределах обследованного участка поймы, их распределения по биотопам ключевого участка с режимом половодий.

Работу проводили с некоторыми перерывами с 1974 по 1990 г. В первые годы (1974—1976, 1979) мелких млекопитающих отлавливали в Шурышкарской пойме, на останце Ворнга-Пугор стандартными линиями давилок (50 шт., через 5 м, приманка — хлеб с растительным маслом), выставляемых на одном и том же участке останца на срок не менее двух суток с ежедневной проверкой. Для расчета численности брали данные первых двух суток. В летний период 1983 г. (в июле — августе) обследовали обширную территорию поймы протяженностью около 400 км, от пос. Казым-Мыс на юге до пос. Яр-Сале — на севере, на четырех участках: в Шурышкарской пойме (у пос. Казым-Мыс и в районе останца Ворнга-Пугор), в Аксарковской пойме (Сангомпане) и на салмах Обской губы у пос. Яр-Сале (протока Му-

ринская). Расстояние между этими участками около 100, 130, 170 км соответственно. Животных в этот год отлавливали как линиями давилок, так и стандартными канавками (50 м, пять конусов) с ежедневной проверкой. В дальнейшем (с 1985 г.) работу проводили на ключевом участке в районе останца Ворнга-Пугор, где ежегодно (в конце августа — первых числах сентября) на одних и тех же участках разных биотопов, расположенных на расстоянии от 100 м до 2 км, стандартными канавками и линиями давилок, а в некоторых случаях отдельно выставляемыми конусами в линию через каждые 10 м проводили учет численности мелких млекопитающих. Линия давилок работала двое суток, а канавки и отдельно выставляемые конуса не менее пяти суток с ежедневной проверкой. При высокой численности мелких млекопитающих ловушки проверяли дважды в сутки. Численность рассчитывали в экземплярах на 100 ловушко-суток (л/с) — при отлове линией давилок; на 10 канавко-суток (к/с) — стандартной канавкой и на 100 конусо-суток (кон/с) отдельно выставляемыми конусами.

Всего в пойме Нижней Оби с 1974 по 1990 г. отработали 5140 л/с, 410 кон/с и 178 к/с. Отловлено 1456 экз. мелких млекопитающих 13 видов: *Sorex araneus* — 419 экз., *S. caecutiens* — 25, *S. minutus* — 58, *S. tundrensis* — 85, *S. daphaenodon* — 7, *S. isodon* —4, *S. Vir* —2, *S. sp.*—19, *Clethrionomys rutilus* —342, *Microtus agrestis* — 54, *M. oeconomus* — 413, *Arvicola terrestris* — 16, *Micromys minutus* — 10, *Lemmus sibiricus* — 2 экз.

Материалы по характеристике паводковых явлений и режиму половодья приведены по работе А. А. Максимова и Е. П. Мерзляковой (1972) и данным Салехардской гидрометобсерватории. Характеристика экологических уровней и растительных сообществ пойм дана по работам Э. Е. Роднянской (1969, 1973), И. Б. Петрова (1974), Н. Н. Никоновой (Никонова и др. 1986).

Особенность нижнеобской поймы — ее значительная ширина (до 60 км в районе ключевого участка), большая раздробленность на отдельные массивы и острова, наличие соров и соровых понижений. Внутрипойменные соры и озера, многочисленные протоки и рукава задерживают значительную часть воды половодья, что в сочетании с продольными уклонами дна долины способствует увеличению продолжительности паводка. После спада воды отрицательные формы рельефа еще долго остаются залитыми. Для морфологии поймы Нижней Оби характерна незначительная разница в уровнях. Достаточно бывает различия в 20—30 см, чтобы поверхности имели существенно отличную экологию как по характеристикам режима поемности, так и по растительному покрову (Роднянская, 1973).

В Шурышкарской пойме верхний экологический уровень занимают останцы, возвышенные участки, не заливающиеся даже в самые высокие паводки. Здесь формируются своеобразные ра-

стительные сообщества, отличающиеся от окружающей поймы и до некоторой степени сходные с фитоценозами коренных берегов. Общая площадь их невелика, но они имеют громадное значение в жизни мелких млекопитающих, являясь стациями переживания половодий. После высоких и продолжительных паводков заселение громадных пространств поймы, освободившихся от воды, начинается как с коренных берегов, так и с останцов (Максимов и др., 1981).

Следующий пойменный экологический уровень занимают парковые ивняки, расположенные обычно на наиболее возвышенных береговых валах проток, а также злаковые луга с кустарниково-ивовыми зарослями, расположенными несколько ниже по уровню поемности. Эти стации иногда заливаются на непродолжительное время при высоких паводках. В этом случае особи некоторых видов могут переживать половодье, спасаясь на ветвях древовидных ив и кустарниках.

На склонах соровых понижений располагаются канареечниковые и осоковые луга. Последние обычно сильно закочкарены и переувлажнены. При достаточно высоких и продолжительных паводках (1985—1987 гг.) эти участки могут быть залиты водой в течение 2,5—3 мес. Даже для таких влаголюбивых видов, как водяная полевка и экономка, это достаточно неблагоприятный фактор. При повторяющихся в течение ряда лет низких паводках (1988—1990 гг.) эти участки поймы могут заливаться лишь на короткое время. В этом случае в значительной степени увеличивается жизненное пространство для многих видов мелких млекопитающих, возникают благоприятные условия для размножения, увеличения численности видов, расселения.

Последний экологический уровень — растительные ассоциации, возникающие на обнажившемся днище соров. В годы продолжительных паводков соровые понижения бывают залиты водой в течение всего вегетационного периода, а в маловодные годы освобождаются от воды на короткое время перед концом вегетации. При повторяющихся в течение ряда лет низких и непродолжительных паводках на днищах соров формируются растительные группировки, состоящие в основном из арктофилы и слабых проростков других, самых разнообразных растений. Как правило, сплошного покрова они не образуют.

В Аксарковской пойме останцы двух типов: 1 — полностью заросшие редкостойным березняком из березы извилистой, 2 — с тундровыми мохово-багульниковыми растительными группировками в центральной, наиболее возвышенной части, с узкой полосой низкорослого, угнетенного березняка по краю. Кустарниково-ивовые заросли с зарослями злаковников располагаются ниже по уровню и занимают обычно береговые валы проток. Осоковые луга занимают склоны соров, образуя значительные по площади растительные группировки. Нижние части соровых понижений заняты арктофиловыми лугами, освобождающимися от

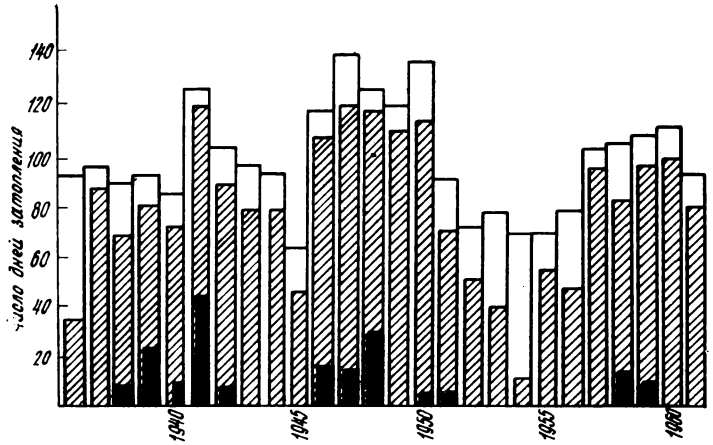
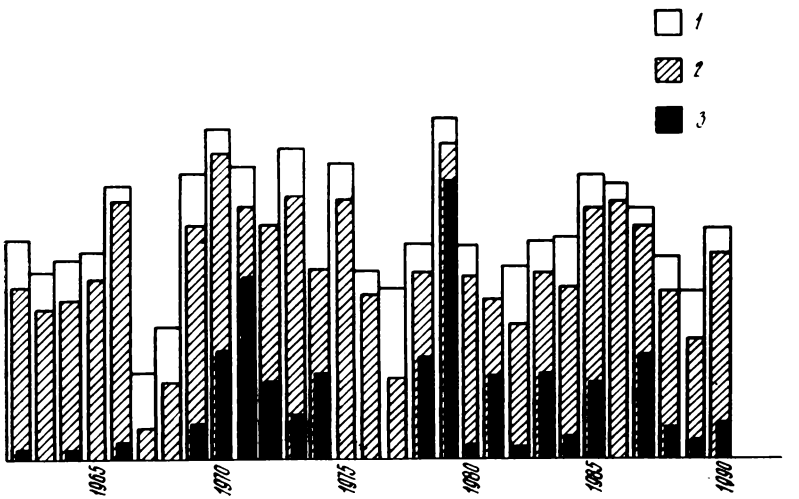


Рис. 11. Динамика продолжительности залития
1 — число дней залития соров (316 см), *2* — сенокосных

воды достаточно поздно. Значительная по площади часть этих образований после спада воды остается лишенной растительности.

На салмах, в устьевой части Оби, растительные группировки еще более упрощены. Верхние уровни также заняты очень редкими здесь останцами с мохово-багульниковой растительностью на столообразной поверхности, значительно выделяющейся над окружающей поймой. Это способствует выдуванию снега с их поверхности в зимнее время и промерзанию грунтов. Ниже располагаются злаковые луга с ольховниками по береговым валам проток. На несколько сантиметров ниже — осоковые и осоково-ивняковые группировки, заливаемые даже при незначительных подъемах воды. Соровые понижения, занятые обычно арктофиловыми ассоциациями, практически никогда не освобождаются от воды на длительное время.

По направлению к устью уровень поемности в значительной степени понижается (рис. 11). По данным А. А. Максимова и Е. П. Мерзляковой (1972), в Шурышкарской пойме выход воды в низины (затопление соров) наблюдается при подъеме воды на 740 см над 0 графика местного гидропоста. На сенокосные гривы вода выходит при 801 см, а на всю пойму, кроме постоянно незатопляемых останцов — при 819 см. Для Салехардской поймы уровни залития другие: низины затапливаются при 316 см, сенокосные гривы при 396, а вся пойма при 536 см. На выходе реки в Обскую губу, в районе поселков Салемал и Яр-Сале, режим половодий совсем иной. Здесь решающую роль играют ветры: северный «нагонный» ветер создает подпор воды, и уро-



разных уровней Салехардской поймы.
угодий (396), *3* — полного залития поймы (536 см)

вень ее повышается до 2 м, а при южных, «сгонных» ветрах уровень может понижаться до 1 м (Петров, 1979).

В жизни мелких млекопитающих поймы решающее значение имеет не только высота паводка, но и продолжительность нахождения под водой тех или иных форм рельефа: склонов соровых понижений, береговых валов проток, склонов останцов. Многолетняя динамика продолжительности затопления различных экологических уровней Салехардской поймы представлена на рис. 12, где хорошо видно, что в некоторые периоды (ряд лет) наблюдается увеличение продолжительности залития не только соровых понижений, но и наиболее возвышенных участков поймы, и наоборот, когда верхние уровни поймы, в том числе «сенокосные гривы», не заливаются. Так, в 50-е годы даже наиболее пониженные участки рельефа поймы (днища соров) заливались на весьма непродолжительное время. В то же время 70-е годы характерны очень продолжительными и высокими паводками. Однако следует заметить, что строгой периодичности в чередовании многоводных и маловодных лет не просматривается. Тем не менее эти данные позволяют составить достаточно ясное представление об условиях формирования пойменных биогеоценозов и экологической ситуации, складывающейся в пойме нижней Оби в тот или иной год, в зависимости от характеристики паводка. Эти данные Салехардской гидрометеообсерватории охватывают наиболее длительный период наблюдений за паводками на всей Нижней Оби. А установление закономерностей динамики численности мелких млекопитающих в зависимости от ежегодного режима половодья, возможно, позволит в дальней-

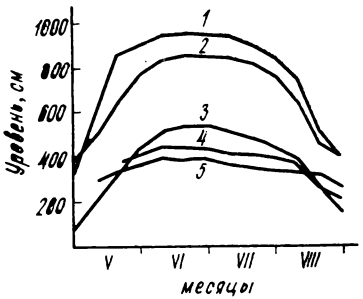


Рис. 12. Характер половодья в разных пунктах Нижней Оби в 1983 г.

1 — Казым-Мыс, *2* — пос. Мужи, *3* — г. Салехард, *4* — Салемал, *5* — пос. Яр-Сале (по данным гидропостов в этих пунктах)

шем связать ее как с динамикой режима половодий, так и с данными по заготовкам промысловых животных в прежние годы, таких как горностай и лиса, что дает прямой выход на прогнозирование «урожая» пушных зверей в будущем.

8.1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПОЙМЕ

Изучение видового состава и численности мелких млекопитающих от Шурышкарской поймы до устья было предпринято нами, как уже отмечалось, в летний сезон 1983 г. На этом отрезке поймы в соответствии с меняющимися высотами уровней поемности меняется не только состав фитоценозов, но и видовой состав фауны мелких млекопитающих. Виды мелких млекопитающих в пойме Нижней Оби распространяются следующим образом:

	Казым-Мыс	Ворнга-Пугор	Сангом-пан	Протока Муринская
Sorex araneus	+	+	+	+
S. caecutiens	+	+	+	—
S. minutus	+	+	+	—
S. tundrensis	+	+	+	+
S. daphaenodon	+	+	+	—
S. isodon	+	+	—	—
S. vir	+	+	—	—
Clethrionomys rutilus	+	+	+	+
Microtus agrestis	+	+	+	—
M. oeconomus	+	+	+	+
Arvicola terrestris	+	+	+	+
Micromys minutus	+	+	—	—
Lemmus sibiricus	—	—	—	+

Наши данные по видовому составу мелких млекопитающих в Шурышкарской пойме в целом совпадают с опубликованными ранее (Николаев, 1972; Бойков, 1976; Юдин, 1988). Сомнительным остается вопрос о возможности обитания узкочерепной полевки (северный подвид) в пойме Нижней Оби. А. С. Николаев (1972) сообщает о поимке единственного экземпляра этого вида

на лисохвостном лугу левобережной поймы р. Оби, вблизи пос. Мужи. Ни в центральной пойме, ни в правобережной этот вид не обнаружен в его уловах. Отсутствует он и в наших материалах из центральной поймы, несмотря на многолетние сборы. Поэтому, на наш взгляд, этот вид не следует относить к постоянным обитателям поймы Нижней Оби. Скорее всего, узкочерепная полевка может попадать в левобережную пойму с уральских притоков Оби, по берегам которых этот вид в данном районе довольно далеко проникает на юг от тундровой зоны, что отмечал еще К. К. Флеров (1933).

Кроме того, в лесотундровом Приобье отмечается крошечная бурозубка (Бойков, 1976; Каталог зоомузея..., 1989), но в наших сборах из поймы Оби этот вид отсутствует, а из опубликованных данных не ясно, где были отловлены особи этого вида — в пойме или на коренном берегу.

На первых двух участках различий в видовом составе мелких млекопитающих нет. Это хорошо объясняется тем, что оба располагаются на отрезке поймы, расположенной в подзоне северных редколесий. На следующих двух участках, находящихся в подзоне лесотундры, происходит заметное снижение числа видов, кроме того, на последнем появляется новый вид — сибирский лемминг (*L. sibiricus* Kerr.). Этот вид в годы высокой численности может проникать в пойменные биотопы, образуя здесь временные поселения.

Уже в Аксарковской пойме (Сангомпан) отсутствует мышь-малютка (*Micromus minutus* Pall.), хотя еще под Салехардом, в пойме р. Полуй, ее отмечали В. Н. Бойков и Ф. И. Бойкова (1968). Нет в наших уловах из Аксарковской поймы крупнозубой (*S. daphaenodon* Thomas), равнозубой (*S. isodon* Turov), плоскочерепной (*S. vir*) бурозубок. По-видимому, границей их северного распространения в этом районе Нижней Оби является Шурышкарская пойма. На салмах Обской губы нами отловлено только пять видов мелких млекопитающих. Сибирский лемминг в наших условиях отсутствует, но в июле 1983 г. на моховой поверхности останцов в этом районе мы находили черепа животных, по-видимому, погибших здесь не позднее года назад. Темную полевку (*M. agrestis* L.) также здесь не отлавливали, но о находке остатков 4 экз. этого вида в погадке полярной совы из района Нового Порта (Южный Ямал) сообщали С. В. Ельшин и С. Е. Шубин (1983), что дает основание предположить распространение вида вплоть до южной части Обской губы. Кроме того, эти авторы в списке видов мелких млекопитающих окрестностей Нового Порта приводят малую бурозубку (*Sorex minutus* L.), которая, по нашим данным, распространена только до Аксарковской поймы. Вполне возможно, что эти два вида заходят по интразональным биотопам коренных берегов Оби и Обской губы значительно севернее, чем в пойме, где на них оказывается отрицательное воздействие паводков.

Таблица 31

Численность мелких млекопитающих в пойме Оби в летне-осенний период 1983 г.

Численность, экз.	Место сбора материала			
	Казым-Мыс	Ворнга-Пугор	Сангомпан	Протока Муринская
На 10 к/с	2,7 / 11,5	4,0 / 8,8	— / 7,7	3,0 / 6,7
На 100 л/с	1,2 / —	0,7 / 6,0	0 / —	1,5 / —
На 100 к/с	— / 21,5	— / 17,5	0 / 0,5	— / 2,0

Примечание. В числителе — данные по отлову в июне-начале июля, в знаменателе — в августе и сентябре.

Представляет интерес уровень численности мелких млекопитающих в пределах обследованной части поймы. Учеты были проведены в 1983 г. в два срока: в июне-начале июля и в августе-сентябре (табл. 31).

После окончания размножения (в конце августа-сентябре) численность их возросла, но в разной степени: прослеживается снижение ее уровня от Шурышкарской поймы к устью Оби, что, возможно, определяется обеднением пойменных биогеоценозов в этом же направлении.

Как было установлено, общими для всего обследованного района Нижней Оби являются пять видов: обыкновенная (*S. araneus* L.) и тундряная (*S. tundrensis* Mer.) бурозубки, красная (*Cl. rutilus* Pall.) и водяная (*Arvicola terrestris* L.) полевки и полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.). Численность видов на обследованных участках поймы была различной. Так, обыкновенная бурозубка в Шурышкарской пойме (Казым-Мыс и Ворнга-Пугор) в июне отсутствовала в уловах, хотя в другие годы (осенью) достигала свыше 70 экз/10 к/с (табл. 33). В сентябре численность вида возросла до 3,8 экз, (10 к/с у Казым-Мыса), но на Ворнга-Пугоре по-прежнему не отлавливалась; в Аксарковской пойме (Сангомпан) в августе составила 3,1 экз/10 к/с, а на салмах Обской губы — 3,3 экз/10 к/с, тогда как в начале июля на последнем участке не обнаружена в уловах. Тундряная бурозубка отсутствовала в уловах в Шурышкарской и Аксарковской поймах как в июне-начале июля, так и в августе-сентябре, хотя в другие годы этот вид здесь отлавливался (табл. 33). На салмах Обской губы в первых числах июля ее численность составила 3,0 экз/10 к/с и 1,5 экз/100 л/с, а к августу — 1,7 экз/10 к/с и 1,5 экз/100 л/с. Красная полевка у Казым-Мыса в июне составила 0,9 экз/10 к/с,

а в сентябре возросла до 1,8 экз/10 к/с. На Ворнга-Пугоре в июне — 0,5 экз/100 л/с, а в сентябре 5,0 экз/100 л/с. В Аксарковской пойме в июле — 0,5 экз/100 л/с и 0,8 экз/10 к/с. На салмах Обской губы в первой половине периода учета численности отсутствовала в уловах, а в августе составила 1,3 экз/100 л/с. Полевка-экономка в июне у Казым-Мыса составила 1,2 экз/100 л/с, или 3,3 экз/10 к/с, а в сентябре достигла 6,2 экз/10 к/с. На Ворнга-Пугоре в июне — 3,3, а в сентябре — 10,0 экз/10 к/с. В Аксарковской пойме — 4,6 экз/10 к/с, на салмах Обской губы в начале июля отсутствовала в уловах, а в августе составила 0,9 экз/10 к/с. Водяная полевка в Шурышкарской пойме в июне отсутствовала в уловах как у Казым-Мыса, так и Ворнга-Пугора, а в сентябре достигла 0,8 экз/10 к/с у Казым-Мыса и 2,5 экз/10 к/с на Ворнга-Пугоре. В Аксарковской пойме в этот год не отловлена, а на салмах Обской губы в начале июля в уловах отсутствовала, но в августе ее численность составила 1,7 экз/10 к/с.

Остальные виды, по нашим данным, не являются общими для всей обследованной территории поймы. Тем не менее уровни их численности в 1983 г. представляют определенный интерес. Так, численность малой бурозубки в этот год изменялась в районе Казым-Мыса от 0,9 в июне до 1,4 экз/10 к/с в сентябре. На Ворнга-Пугоре отсутствовала в уловах в июне, а в сентябре— 2,5 экз/10 к/с и 12 экз/100 к/с. В Аксарковской пойме и на салмах Обской губы в уловах не обнаружена. Следует сказать, что в другие годы в Аксарковской пойме мы отлавливали ее до 1,2 экз/100 к/с. Средняя бурозубка отсутствовала в уловах на всех участках. В сентябре ее численность у Казым-Мыса — 3,1 экз/10 к/с, а в Аксарковской пойме — 0,8 экз/10 к/с. На Ворнга-Пугоре и салмах губы отсутствовала в уловах в течение всего сезона. Темную полевку в этот год ни на одном из участков Шурышкарской поймы не отлавливали, так же как и на салмах, но в Аксарковской пойме ее численность составила 1,5 экз/10 к/с. Мышь-малютка отмечена в этом году только в Шурышкарской пойме в осенних сборах и составила в районе Казым-Мыса 1,5 экз., а на Ворнга-Пугоре 2,5 экз/10 к/с, но лишь только в биотопах останца. В другие годы она может заходить на участки канареечниковых и осоковых лугов по мере освобождения их от воды.

Таким образом, в летний период 1983 г. в пойме Нижней Оби наблюдали небольшую численность всех видов мелких млекопитающих. У некоторых из них она была настолько малой, что вид мог отсутствовать в уловах, несмотря на значительное количество отработанных ловушко/суток, причем это наблюдали даже в соседних биотопах одного и того же участка. Объяснением этого может быть известная закономерность возрастания стенотопности вида в фазе снижения его численности.

Низкая численность видов мелких млекопитающих в этот

Численность видов в лесном биотопе

Вид	1974 3—6.10	1975 18—25.07 3—7.10	1976 28.07—1.08	1979 16—18.09
Sorex araneus	0 —	2,0 —	4,0 —	3,0 —
Sorex daphaenodon	0 —	0 —	0 —	0 —
Sorex tundrensis	0 —	0 —	0 —	0 —
Sorex caecutiens	0 —	0 —	0 —	0 —
Sorex minutus	0 —	0,3 —	1,0 —	0 —
Sorex isodon	0 —	0 —	0 —	0 —
Micromus minutus	0 —	0 —	0 —	0 —
Clethrionomys rutilus	6,0 —	2,6 —	5,5 —	1,0 —
Arvicola terrestris	0 —	0 —	0 —	0 —
Microtus minutus	0 —	8,4 —	1,5 —	0 —
Microtus agrestis	0 —	9,0 —	0 —	0 —
Общая численность	6,0 —	22,3 —	12,0 —	4,0 —

Примечание. В числителе — отлов линией давилок (Экз/100 л/с), в знамена-

год определялась, по-видимому, характером паводка. Он был довольно высоким (максимум на отметке 854 см, по данным гидропоста пос. Мужи, на на этом уровне вода стояла всего один день). Уровень же в 819 см, при котором, по А. А. Максимову и Е. П. Мерзляковой (1972) заливается вся пойма в Шурышкарском районе, находился под водой 35 дней, а «сенокосные гривы» (801 см) — 45 дней. Соровые понижения (740 см) были залиты более двух месяцев. Первый период учетов проведен в момент самого высокого паводка в этом году, а затем началось резкое его падение, стабилизировавшееся в конце августа ниже 400 см. Такое продолжительное затопление водой

Таблица 32

на останце Ворнга-Пугор в разные годы

1983	1985	1986	1987	1988	1989	1990
17—24.06 26—30.09	21.08— 3.09	8—13.08	15—21.08	20—25.08	30.08—4.09	25—31.08
1,0	0	2,0	2,0	15,0	0	1,0
0	2,5	42,0	13,3	40,0	2,0	12,0
0	0	1,0	0	0	0	0
0	0	2,0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0
0	0,8	10,0	0	7,5	0	0
0	0	0	0	0	0	0
0	0	4,0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0
0	0,8	4,0	0	0	4,0	2,0
0	0	0	0	1,0	0	0
0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0
2,5	0	0	0	5,0	0	2,0
5,0	3,0	16,0	5,0	36,0	10,0	27,0
5,0	2,5	6,0	0	12,5	8,0	20,0
0	0	0	0	0	0	0
2,5	0	0	1,7	2,5	0	0
0	0	0	0	17,0	0	0
0	0	0	3,3	45,0	4,0	32,0
0	0	0	0	1,0	0	0
0	0	0	0	0	0	0
6,0	3,0	19,0	7,0	70,7	10,0	28,0
10,0	6,6	68,0	18,3	105,5	18,0	70,0

теле — стандартной канавкой (экз/10 к/с).

верхних уровней создало достаточно неблагоприятные условия для мелких млекопитающих и, вероятно, явилось причиной того, что численность их в этот год так и не достигла сколько-нибудь значительной величины, что подтвердили повторные учеты, проведенные в сентябре.

Соотношение доминирующих видов в общей массе отловленных животных на каждом из участков (по результатам второго периода учетов) показывает, что, например, у Казым-Мыса малая бурозубка составила 31,3 %, полевка-экономка — 25,4 и обыкновенная бурозубка — 22,4 %. В районе останца Ворнга-Пугор на первом месте также малая бурозубка — 33,3 %, затем

водяная полевка — 28,6 и полевка-экономка — 19,0 %; в Аксарковской пойме — полевка-экономка — 35,3, а обыкновенная бурозубка — 23,5 %. На салмах Обской губы более половины уловов занимала тундряная бурозубка — 54,2 %, экономка — 20,8 и обыкновенная бурозубка только 16,7 %. Как видим, на первых двух участках в уловах доминирует малая бурозубка, а в устье Оби — тундряная бурозубка. В Шурышкарской пойме в другие годы это соотношение может меняться. Может доминировать полевка-экономка или обыкновенная бурозубка, а также красная полевка. Однако очевидным остается преобладание тундряной бурозубки среди других видов насекомоядных в устьевой части Оби.

8.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО БИОТОПАМ КЛЮЧЕВОГО УЧАСТКА И ЧИСЛЕННОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ПОЛОВОДЬЯ

В пределах ключевого участка основными биотопами (участками поймы, занятыми относительно обособленными растительными формациями), на наш взгляд, следует считать лес на останце, вейниковые поляны по краю останца, парковый ивняк по краю протоки, канареечниковые ассоциации на верхней части склона соровых понижений, осоковые группировки, расположенные ниже по склону сора, зарастающие днища соров (арктофиловые и пушициевые группировки). Видовой состав этих растительных сообществ исследован ранее (Балахонов и др., 1989).

Наиболее значимыми для мелких млекопитающих являются биотопы, расположенные на верхних уровнях поемности как стации переживания половодий для большинства видов. Это различные участки останцов, а также парковые ивняки как следующий уровень поемности. В канареечниковые, осоковые и арктофиловые растительные группировки мелкие млекопитающие выселяются после освобождения их от воды, и, возможно, используются в качестве зимовочных стаций.

В лесном сообществе останца отлов мелких млекопитающих проводили как линиями давилок (с 1974 г.), выставляемыми по краю останца, граничащем с кустарниково-вейниковыми растительными ассоциациями, заливаемыми в высокие паводки, так и стандартной канавкой (с 1983 г.), установленной здесь же, на расстоянии 100—150 м от выставляемой линии давилок, от края — в глубь останца. Уровень относительной численности видов за все годы работы представлен в табл. 32. Постоянные обитатели этого биотопа — красная полевка и обыкновенная бурозубка, причем оба вида почти ежегодно отмечаются при

отловах линией давилок и стандартной канавкой. В отловах давилками преобладает красная полевка, а канавкой — обыкновенная бурозубка, что весьма характерно для этих животных. При низкой численности эти различия менее существенны. Второй по встречаемости вид среди бурозубок — малая, численность которой не достигает высокого уровня, но почти ежегодно отмечается в уловах в этом биотопе. Средняя и равнозубая бурозубки здесь настолько редки, что встречаются в уловах только в некоторые годы. Немногим более многочисленна здесь тундряная бурозубка, хотя ее численность в 1986 г. достигла 10 экз/10 к/с.

Среди полевок на втором месте (после красной) в лесном сообществе останца — полевка-экономка, но ее численность в пойме подвержена значительным колебаниям. Водяная полевка, так же как и полевка-экономка, заходит в этот биотоп только в годы высокой численности в пойме и в наших сборах может оказаться случайно. В 1983 и 1988 гг. здесь в уловах отмечена мышь-малютка, которую отлавливали только канавкой, высокой численности ее не отмечено.

На вейниковых полянах останца, граничащих с одной стороны с лесными формациями, а с другой — с ивняково-кустарниковыми зарослями учет численности видов мелких млекопитающих проводили стандартной канавкой (табл. 33, знаменатель). Эти растительные ассоциации, вероятно, не постоянные местообитания мелких млекопитающих, используются как стации временного обитания. Сюда из лесного сообщества останца может заходить красная полевка, однако пропорционального изменения численности не наблюдается. Так, при относительно высокой численности красной полевки в лесной формации останца в 1986 г. на вейниковой поляне она составила только 4,0 экз/10 к/с, а при наибольшей (за весь период наблюдений) в 1983 г. она отсутствовала в уловах. В этот год основную массу в уловах составляли обыкновенная бурозубка и экономка. Высокая плотность заселения биотопа этими видами, возможно, ограничила проникновение сюда красных полевок. Наибольшую численность здесь имеют обыкновенная бурозубка и полевка-экономка, хотя и они отмечаются не ежегодно. Мышь-малютка присутствовала в уловах только в 1989 и 1990 гг. Средняя, равнозубая, крупнозубая и плоскочерепная бурозубки не отлавливались здесь за все время наблюдений. В 1986 г. отметили относительно высокую численность тундровой (практически с одинаковой плотностью заселяла оба биотопа останца, см. табл. 32 и 33) и малой бурозубок, но в другие годы они отсутствовали в уловах.

В парковом ивняке отлов проводили линией давилок. Этот участок расположен в 2 км ниже по течению протоки Нарты-Ас (по ее правому берегу), поэтому непосредственной сухопутной связи с останцом Ворнга-Пугор не имеет. (Результаты учета

Таблица 33

Численность видов в парковом ивняке по береговому валу протоки и на вейниковой поляне останца Ворнга-Пугор

Вид	Годы						
	1983	1985	1986	1987	1988	1989	1990
Sorex araneus	— 0	9,0 1,7	18,0 44,0	7,0 3,3	55,0 70,0	2,0 0	7,0 48,0
Sorex tundrensis	— 0	0 0	1,0 12,0	0 0	5,0 0	0 0	0 0
Sorex vir	— 0	0 0	0 0	0 0	2,0 0	0 0	1,0 0
Sorex minutus	— 5,0	0 0	0 12,0	0 0	0 0	0 0	1,0 34,0
Sorex isodon	— 0	0 0	0 0	0 0	2,0 0	0 0	1,0 0
Micromys minutus	— 0	0 0	0 0	0 0	0 0	0 2,0	0 2,0
Clethrionomys rutilus	— 2,5	12,0 2,5	12,0 4,0	3,0 0	24,0 0	0 4,0	0 6,0
Microtus oeconomus	— 0	0,5 0	0 12,0	33,0 0	37,0 40,0	3,0 6,0	6,0 34,0
Общая численность	— 7,5	21,5 4,2	31,0 84,0	43,0 3,3	125,0 115,0	5,0 12,0	17,0 124,0

Примечание. В числителе — экз/100 л/с, в знаменателе — экз/10 к/с.

Таблица 34

Численность мелких млекопитающих на нижних экологических уровнях поймы ключевого участка, экз/100 кон/с

Вид	Годы								
	1987		1988			1989		1990	
	1*	2*	1**	2***	3***	1**	2**	1*	2*
Обыкновенная бурозубка	4	0	10	10	80	0	0	52	76
Малая бурозубка . . .	0	0	0	0	0	0	0	28	4
Крупнозубая бурозубка	0	0	0	0	10	0	0	0	8
Экономка	0	0	190	110	40	10	0	48	28
Водяная полевка . . .	0	0	0	30	50	0	0	0	0
Мышь-малютка	0	0	0	10	10	0	0	8	4

Примечание. 1—3 — биотопы; отработано конусо-суток: * 25, ** 20, *** 10.

см. в табл. 33 — числитель). Для мелких млекопитающих этого биотопа характерна смена доминирующих видов по годам, что, вероятно, обусловлено тем, что парковые ивняки занимают промежуточное положение в генезисе пойменных местообитаний — между растительными сообществами останцов и открытыми фитоценозами соровых понижений (Никонова и др., 1986). Поэтому они в одинаковой степени подходят в качестве местообитаний для некоторых видов, однако сохранять здесь постоянными поселения и при этом поддерживать относительно высокую численность они, по-видимому, не могут. Исключением является обыкновенная бурозубка, которая за шесть лет наблюдений ежегодно присутствовала в уловах, хотя ее численность в отдельные годы была низкой. Красная полевка и экономка в некоторые годы могут отсутствовать в уловах в этом биотопе (даже при отлове линией давилок), что для красной полевки равноценно ее отсутствию в этом биотопе. Такие виды, как темная и водяная полевки, мышь-малютка, средняя и крупнозубая бурозубки вообще отсутствуют в уловах в эти годы, но для всех упомянутых видов, кроме темной полевки, это, скорее всего, результат учета линией давилок.

На верхней части склонов соровых понижений, в канареечниковых и осоковых растительных ассоциациях учет численности возможен только после освобождения их от воды. Поэтому с 1987 г. учет на ключевом участке был перенесен на конец августа — начало сентября. К этому времени, практически всегда (исключением был 1979 г.) пойма освобождается от воды и животные начинают расселяться на склоны и днища соров вслед за отступающей водой. Результаты этих учетов представлены в табл. 34.

Как видно из табл. 34, наблюдаются неравномерное распределение видов по биотопам на нижних пойменных уровнях, разная плотность заселения их некоторыми видами. Так, обыкновенная бурозубка имеет большую численность на днищах соров (по сравнению с осочниками в 1988 г.) и в осочниках (по сравнению с канареечниками в 1990 г.). У экономки, наоборот, численность снижается по направлению к нижним уровням (осочникам и днищам соров) в 1988 г. и выше в канареечниках, чем в осочниках в 1990 г. (за этот год нет данных о численности видов на днище сора). Создается впечатление, что обыкновенная бурозубка активно продвигается в глубь поймы вслед за отступающей водой. Возможно, это действительно так и вызвано обилием обсыхающих водных беспозвоночных после спада воды. Экономка, как следует из этих же материалов, более консервативна в выборе мест обитаний, вероятно, в силу своей пищевой специализации. Другие виды мелких млекопитающих, хотя и встречаются в этих биотопах, высокой численности не достигают.

Кроме того, следует сказать, что динамика численности не-

которых видов на верхних пойменных уровнях (в парковом ивняке и на останце — сравнение по результатам отлова линией давилок) может не совпадать по годам. Так, красная полевка в 1983 г. на останце имела низкую численность (см. табл. 32), а в парковом ивняке в 4 раза выше (см. табл. 33). В 1986 г. численность вида на останце возросла по сравнению с предыдущим годом более чем в 5 раз, а в парковом ивняке не изменилась. В следующем, году в том и другом биотопе она была низкой, а в 1988 г., когда отмечена вспышка численности всех видов мелких млекопитающих в пойме, красная полевка не составила исключения, но при этом на останце ее численность оказалась выше. Полевка-экономка была многочисленна на останце в 1983 г., а в парковом ивняке два года подряд (1987 и 1988), но в некоторые годы она может вообще отсутствовать в уловах в том и другом биотопах. Несовпадение уровня численности видов на разных участках поймы (останце и парковом ивняке), возможно, определяется относительной изоляцией их друг от друга и соответственно самостоятельным функционированием (с собственным циклом) сообществ на этих участках, поскольку они находятся на разных пойменных уровнях и подвергаются несколько отличному воздействию паводков.

О динамике численности мелких млекопитающих на нижних пойменных уровнях ничего определенного сказать нельзя из-за недостатка материала.

Ранее нами было показано, что на данном участке поймы Нижней Оби существует довольно четкая обратная зависимость уровня численности мелких млекопитающих от продолжительности залития верхних экологических уровней поймы — сенокосных грив и береговых валов проток с парковыми ивняками на них (Балахонов и др., 1989). Дальнейшие наблюдения показали, что вывод, сделанный тогда на основании результатов трехлетней работы, в основном подтверждается в последующие годы (рис. 13). Кроме того, анализ ежегодных колебаний максимального уровня паводка в сопоставлении с численностью мелких млекопитающих в эти годы показывает такую же обратную зависимость (рис. 14). Основываясь на этом, мы даже смогли предположить высокую численность (см. рис. 13, 14, *штриховая линия*) мелких млекопитающих в 1984 г., хотя работы здесь не проводили. Подтверждением же такого заключения являются данные за этот год по Аксарковской пойме, где численность их составила 75,7 экз/10 к/с.

Наблюдения последних лет показали, что существенное влияние на ход динамики численности мелких млекопитающих в пойме Оби оказывает и последовательная смена высоких и продолжительных паводков низкими. Так, рассматривая изменения ежегодной картины паводков за 1983—1990 гг., можно видеть, что они в значительной степени отличаются друг от друга (рис. 15). В 1983 г. наблюдали относительно высокий (до 850 см)

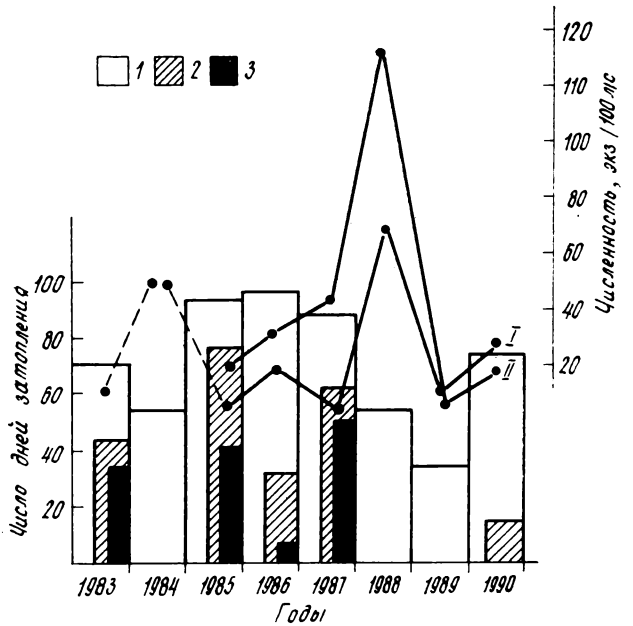


Рис. 13. Зависимость численности мелких млекопитающих в Шурышкарской пойме от продолжительности залития разных уровней
1 — 740, *2* — 801, *3* — 816 см (I — на останце, II — в парковом ивняке)

паводок, а продолжительность залития верхних пойменных уровней (до 819 и 801 см) составила 35 и 45 дней соответственно. Уже в первой декаде августа уровень воды снизился до отметки 700 м, т. е. соровая система поймы начала освобождаться от воды. К концу августа уровень стабилизировался на отметке около 350 см. Несмотря на довольно продолжительный период (август — сентябрь), когда пойма была свободна от воды, численность мелких млекопитающих в сентябре была довольно низкой и составила всего около 7—10 экз/10 к/с (см. табл. 32 и 33). Это дает возможность заключить, что значительная продолжительность залития верхних экологических уровней в период, наиболее благоприятный для репродукционного цикла мелких млекопитающих, оказала решающее влияние на их численность.

В 1984 г. максимальный уровень паводка не превышал 800 см, т. е. верхний пойменный уровень не заливался совсем. Этим и объясняется высокая численность мелких млекопитающих в этот год. В следующем году наблюдали наиболее продолжительный паводок за последние восемь лет. Соровая система находилась под водой более 3 мес, средний уровень (до 801 см) был под водой в течение 2,5 мес, а верхний — около 40 дней, причем максимальный уровень паводка также был самым высоким за эти

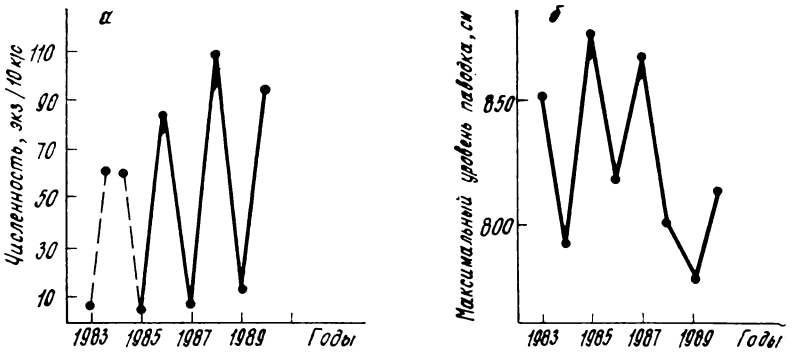


Рис. 14. Зависимость численности мелких млекопитающих в Шурышкарской пойме от максимального уровня паводка.

а — численность мелких млекопитающих (по результатам отлова стандартными канавками на останце), *б* — максимальный уровень паводка, см. (по данным гидропоста в пос. Мужи)

годы (см. рис. 14). Все это создало неблагоприятные условия для мелких млекопитающих, и численность их в этот год была очень низкой. Однако ее понижение по сравнению с прошлым годом произошло только в биотопах останца. В парковом ивняке она была достаточно высокой (см. табл. 33). В 1986 г. был продолжительный паводок, но максимальная высота его была всего около 820 см. Самый верхний уровень был залит только 7 дней, а средний около месяца. Но затем около 80 дней вода стояла на уровне 790—800 см. Несмотря на это, такой режим половодья в этом году оказался достаточным для того, чтобы численность мелких млекопитающих возросла по сравнению с прошлым годом, причем как в биотопах останца, так и в парковом ивняке. На останце этот рост произошел за счет увеличения в уловах доли красной полевки (более чем в 5 раз по сравнению с прошлым годом) и обыкновенной бурозубки (в 16—25 раз в разных биотопах). Кроме того, в этот год здесь вообще возросла доля бурозубок. В уловах появились средняя, тундровая, малая и крупнозубая бурозубки. В парковом ивняке увеличение численности произошло за счет того, что доля красной полевки в уловах осталась такой же, как в прошлом году, но значительно возросла доля обыкновенной бурозубки. Создается впечатление, что в парковом ивняке (при таком режиме половодья) красная полевка оказывается в менее благоприятных условиях, чем обыкновенная бурозубка.

В 1987 г. максимальный уровень паводка был высоким (см. рис. 14) и, кроме того, довольно продолжительное время были залиты верхние уровни поймы. Все это, по-видимому, и определило низкий уровень численности мелких млекопитающих во всех биотопах останца, однако в парковом ивняке наблюдался

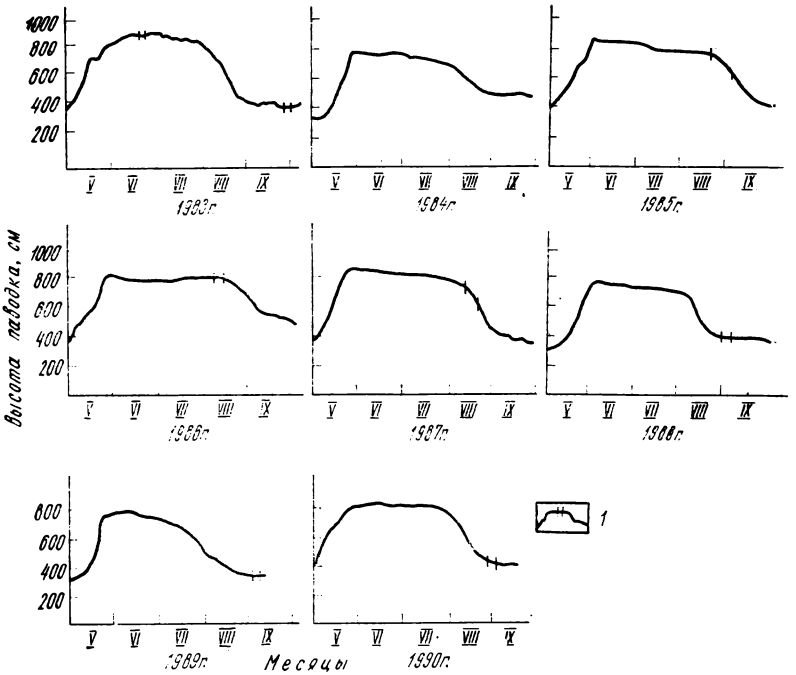


Рис. 15. Характер половодья в Шурышкарской пойме в разные годы.
1 — временной промежуток сроков учета численности мелких млекопитающих на ключевом участке и уровень воды в пойме в этот момент

дальнейший рост численности (см. табл. 33), который произошел за счет появления в уловах полевки-экономки. Красная полевка и обыкновенная бурозубка в этом биотопе, наоборот, снизили свою численность по сравнению с прошлым годом.

Последующие три года (1987—1989) характеризуются маловодностью (см. рис. 15). В первый же такой год максимальный уровень паводка достиг всего 800 см, а продолжительность залития даже средних уровней была минимальной. Уже к середине июля уровень воды в пойме понизился до 70 см, т. е. соровая система практически освободилась от воды. Для мелких млекопитающих создались настолько благоприятные условия, что численность их в этот год была наивысшей и по сравнению со всеми годами наших наблюдений, причем не только во всех биотопах, включая склоны и днища соров, но и почти для всех видов. Исключение составили средняя, малая и крупнозубая бурозубки, численность которых была настолько низкой, что они отсутствовали в уловах.

Однако при повторении в следующем году еще более низкого и непродолжительного паводка произошел обратный эффект: наступила глубокая депрессия численности мелких млеко-

питающих. Можно предположить, что в 1988 г. в результате благоприятной экологической обстановки в пойме численность мелких млекопитающих настолько возросла, что сама природа, образно говоря, вынуждена была включить механизмы регуляции численности (возникновение эпизоотий при перенаселенности, нарушение репродукционного цикла и т. д.). Следует заметить, что в 1989 г. депрессия численности грызунов наблюдалась на обширной территории, охватившей западный и восточный склоны Полярного Урала, лесотундровое Приобье, Южный Ямал и пойму Оби. Это обстоятельство позволяет сделать и другое предположение: депрессия была вызвана действием каких-то глобальных факторов, вызвавших ее на такой обширной территории.

В 1990 г. паводок был вновь низким и маловодным: продолжительность затопления средних уровней — незначительная, а верхние не заливались совсем. И вновь численность мелких млекопитающих стала возрастать, причем в некоторых биотопах весьма значительно. Характерным для этого года является локальное увеличение численности некоторых видов.

Представленный материал позволяет сделать следующие выводы.

1. Пойма Нижней Оби является северной границей для одних видов мелких млекопитающих и южной для других. Здесь почти до полярного круга проникают мышь-малютка, а также равнозубая, плоскочерепная и крупнозубая бурозубки. В северной части Обской губы, с коренных берегов в пойму, в годы высокой численности проникают лемминги, однако постоянных поселений здесь не образуют из-за ограниченности площадей пригодных местообитаний.

2. Распределение мелких млекопитающих по биотопам поймы определяется уровнем расположения того или иного местообитания в пойме. Так, постоянными обитателями останцов являются красная и темная полевки, тундряная бурозубка. Парковые ивняки, расположенные на береговых валах проток, в одинаковой степени заселяются красными полевками, экономками и обыкновенными бурозубками, причем здесь наблюдается смена доминирующих видов по годам. Соровые понижения (склоны и днища соров) после освобождения от воды заселяются разными видами мелких млекопитающих. Однако красная и темная полевки, тундряная бурозубка сюда не заходят. Зато здесь обычны экономка, водяная полевка, обыкновенная бурозубка, мышь-малютка и малая бурозубка.

3. Численность мелких млекопитающих в пойме Нижней Оби в значительной степени определяется высотой паводка и продолжительностью залития верхних экологических уровней — парковых ивняков, вейниково-ивовых ассоциаций, верхних частей склонов соровых понижений.

Глава 9.

ЭКОЛОГИЯ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ, ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ РЕСУРСОВ

Север Западной Сибири (в особенности пойма Нижней Оби и прилегающие к ней территории) характеризуется уникальным комплексом водно-болотных угодий. Пойма Оби, достигающая здесь наибольшей ширины, с ее многочисленными островами, разделенными протоками, покрытыми бесчисленными озерами, разливами и заболоченными лугами — основное место обитания и наибольшего скопления водоплавающих птиц. Здесь еще сохранились естественные зоны покоя, обитают в сравнительно благоприятных условиях виды, занесенные в Красную книгу бывших СССР и РСФСР. Поэтому данный регион имеет огромное значение для сохранения специфического орнитокомплекса в целом и, в частности, для воспроизводства водоплавающей дичи.

Комплекс обитающих на Нижней Оби водоплавающих птиц насчитывает 35 видов, из них 28 — гусеобразных, три вида гагар, три — поганковых и один — пастушковых птиц. Среди гнездящихся птиц по численности преобладают шилохвость, свиязь, хохлатая чернеть и чирок-свистунок. Эти виды составляли от 60 до 90 % всех гнездящихся гусеобразных птиц. За годы наблюдений (1968—1988) более изменялась масса малочисленных видов. Из них широконоска, чирок-трескунок и лебедь-кликун распространены широко и равномерно, но на гнездовье встречаются в небольшом числе. Из других малочисленных птиц неравномерно распределены серый гусь, луток, кряква, красноголовый нырок, синьга и турпан. Серая утка, а также турпан и синьга — редкие виды, гнездились нерегулярно. Девять видов (малый лебедь, гуменник, короткоклювый гуменник, пискулька, морская чернеть, краснозобая и белолобая казарка, морянка и краснозобая гагара) встречаются только на пролете. Два вида — чомга и лысуха являются залетными.

9.1. ВЕСЕННЯЯ МИГРАЦИЯ

В пойме Нижней Оби, окруженной безжизненными болотами западно-сибирской тайги, проходят мощные перелетные пути водоплавающих птиц, распадающиеся в местах гнездования и

северной зоне тундр. Основное направление весенней миграции птиц — северное и северо-восточное (рис. 16). В основной поток летящих на север стай вливаются и птицы, мигрирующие с запада на восток через Урал по руслам наиболее крупных левобережных притоков Оби (Сосьве, Сыне, Войкару, Соби).

Все виды водоплавающих по срокам миграций разделяются на несколько экологических групп, состоящих из разных видов и популяций, адаптированных к определенным последовательным фазам развития весны. Прилет водоплавающих начинается с появлением лебедя-кликуна обычно в начале апреля, но основная масса лебедей прилетает в конце апреля — начале мая. В это время появляются серые гуси, гуменники и первые кряквы. Через несколько дней прилетают первые стаи шилохвости, свиязи, а вскоре за ними появляются малый лебедь, чирки и широконоски. Миграция этих раннеприлетных видов обычно совпадает с устойчивым переходом среднесуточных температур воздуха через 0 °С, началом снеготаяния и появлением открытой воды — заберегов вдоль рек, небольших озер на пойменных островах. Кроме того, на динамику пролета этих видов оказывают влияние изменения атмосферного давления, направление и скорость ветра. С освобождением водоемов от льда и установлением ясной тихой погоды происходит валовый пролет.

В начале миграции с возвратом холодов нередко наблюдается обратный пролет птиц вдоль Оби, преимущественно в южном и юго-восточном направлениях. При резких похолоданиях в период валового пролета, когда пойменные водоемы свободны ото льда, откочевок не наблюдается; большинство птиц концентрируется на пойменных сорах в укрытых от ветра местах. К середине мая с появлением разливов и окончательным вскрытием рек и озер появляется вторая группа мигрантов — нырковые утки и крохали. Идет массовый пролет пластинчатоклювых у первой группы. Позднеприлетные виды (турпан, синьга, поганки, казарки) появляются в конце мая, когда все водоемы полностью освобождаются ото льда, начинается вегетация подводной и прибрежной растительности. В этот период наблюдается массовый пролет птиц второй группы. В период валового пролета резко возрастают число стай и их величина. В первой декаде июня при нормальных благоприятных условиях обычно заканчивается прилет пластинчатоклювых.

Таким образом, миграция водоплавающих всех групп протекает волнами, что обусловлено не только влиянием погоды, но и различной адаптацией отдельных географических популяций к условиям среды на путях пролета (Гаврин, 1975). Продолжительность весенней миграции связана со сменой одних прилетающих видов другими и с растянутостью сроков передвижения отдельных видов, в значительной степени зависящих от климатических условий весны. В годы с затяжной весной

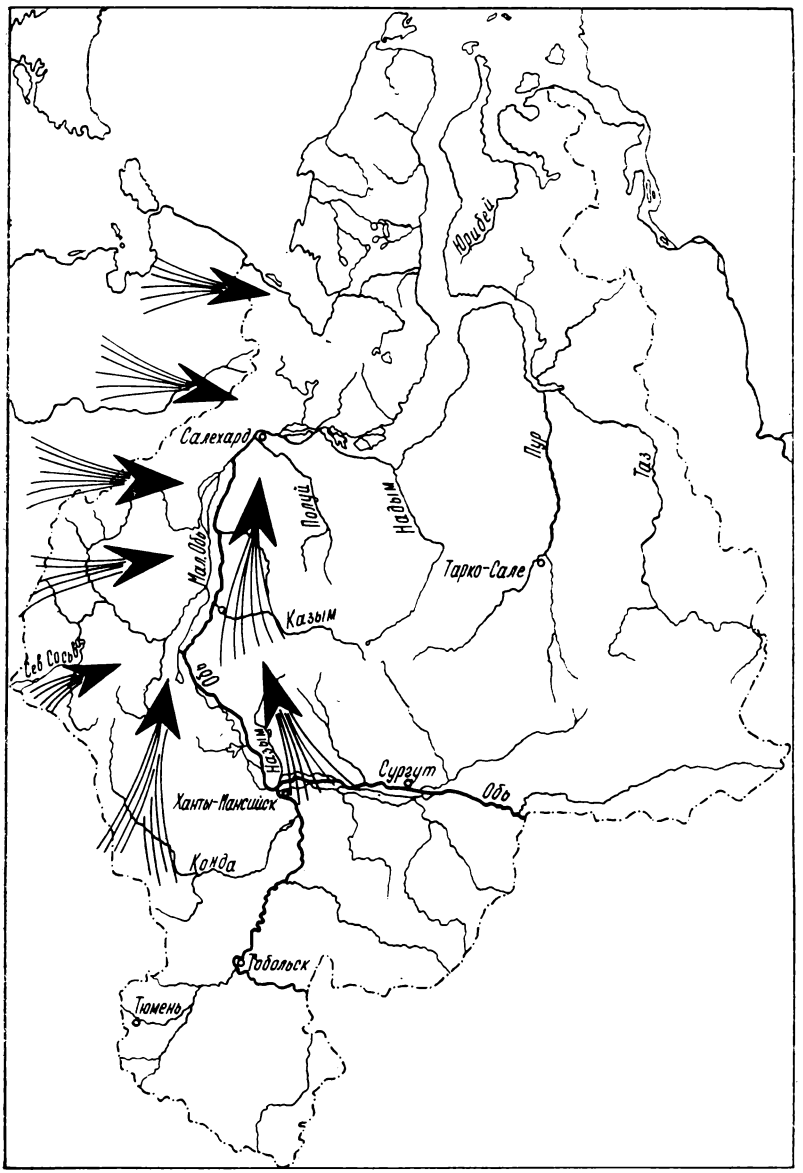


Рис. 16. Основные направления весенней миграции водоплавающих птиц в районе Нижней Оби

и частыми возвратами холодов миграция птиц начинается позже (в среднем на 10—20 дней) и происходит в более сжатые сроки — 1—1,5 мес против 2—2,5 мес в обычные годы. Причем пролет птиц в холодную весну происходит не по этапам, а с момента появления первых мигрантов птицы летят сплошным потоком.

Наши наблюдения (Брауде, 1972а-в, 1975) показали, что и календарные сроки прилета отдельных видов водоплавающих в большей степени зависят от времени наступления и хода весны. Последние, как правило, разнятся по годам, поэтому прилет птиц в отдельные годы происходил в разные сроки. В нормальные весны водоплавающие птицы летят широким фронтом, захватывая поймы Оби и близлежащих таежных водоемов. При холодной и затяжной весне, когда частично освобождены ото льда только основные рукава Оби, пролет идет вдоль русла Малой и Большой Оби.

В годы, неблагоприятные для водоплавающих птиц, значительно сокращается продолжительность валового прилета массовых видов (у шилохвости и хохлатой чернети почти в 3 раза). У отдельных видов он выражен слабо или полностью отсутствует. Затяжная весна ведет к резкому снижению численности мигрирующих птиц, уменьшается и видовой состав мигрантов. Суровые климатические условия весны вызывают изменения районов гнездования: часть водоплавающих оседает на гнездовья в южных районах. Всего за период весенних наблюдений (с 1968 по 1979 г.) зарегистрировано на пролете 28 видов пластинчатоклювых, в неблагоприятные для них годы — 22—24 вида. При стационарном наблюдении на километровом отрезке поймы при затяжной весне учтено 8,5—11 тыс. птиц, в обычные годы регистрировали от 20 до 40 тыс. птиц. Наиболее многочисленные на пролете — утки: шилохвость, свиязь и хохлатая чернеть. Эти виды составляют основную массу мигрирующих птиц (55—78%). Период пролета у многочисленных и широко распространенных видов более растянут. Общее количество пластинчатоклювых, пролетающих весной через район Двуобья, ориентировочно оценивается в 1,5—3 млн птиц.

9.2. РАЗМНОЖЕНИЕ

Состав и соотношение численности отдельных гнездящихся на Нижней Оби видов, определенных по регистрации отдельных пар и самок, по находкам гнезд и выводков, подвержены значительным колебаниям. Плотность населения пластинчатоклювых птиц в сезон размножения изменялась по годам наблюдений от 90 до 140 особей на 10 км^2. По полученным данным, здесь гнездится 17 видов пластинчатоклювых птиц, из них самый массовый — шилохвость, три вида обычных (свиязь, хохлатая чер-

неть и чирок-свистунок), десять малочисленных (широконоска, чирок-трескунок, гоголь, луток, красноголовый нырок, кряква, большой и длинноклювый крохали, лебедь-кликун, и серый гусь), три вида размножаются не каждый год (турпан, синьга и серая утка).

К размножению в низовьях Оби отдельные виды пластинчатоклювых приступают в различные сроки. К раногнездящимся относятся лебедь-кликун, серый гусь и кряква. Обычные сроки размножения этих видов приходятся на вторую и третью декады мая и совпадают с появлением открытой воды и первых проталин. В первой половине июня (с начала вскрытия большинства водоемов и освобождения пойменных грив от снега) приступают к гнездованию другие виды речных уток: шилохвость, свиязь, чирок-свистунок. При благоприятных условиях массовая откладка яиц у этих уток происходит в первой половине июня. В это же время только начинается откладка яиц у чирка-трескунка и широконоски. Следует отметить, что начало размножения у большинства раногнездящихся видов совпадает с окончанием пролета, но так как последний происходит у отдельных видов в разное время, то и к размножению они приступают в разные сроки.

К позднognездящимся видам относятся нырковые утки: красноголовый нырок, хохлатая чернеть, гоголь, турпан и синьга, а из крохалей — большой и длинноклювый крохаль и луток. Период массовой откладки яиц у этой группы уток приходится на вторую половину июня — начало июля.

Продолжительность всего периода от начала и до завершения кладки различна у рассматриваемых видов пластинчатоклювых. Растянутость сроков откладывания яиц отмечена у раногнездящихся видов речных уток, а из массовых нырковых видов — лишь у хохлатой чернети. Объясняется она не только повторными кладками, но и возрастом приступающих к размножению птиц (известно, что годовалые самки уток приступают к гнездованию позднее старых).

У всех изученных видов пластинчатоклювых массовая откладка первого яйца, формирование и завершение кладок происходили в два срока. В первый (самый ранний) гнездятся, по-видимому, только старые птицы, во второй (поздний) — большинство повторно гнездящихся и молодых птиц.

На охваченной исследованиями территории Двуобья водоплавающие птицы в гнездовой период распределялись крайне неравномерно. Наибольшей плотности их население достигало в обширной пойменной (соровой) системе Оби, где гнездилась основная масса птиц. Но в отдельных местах иногда на довольно значительной территории (особенно вблизи населенных пунктов) в последние годы численность гнездящихся птиц была низкой, что связано с прямым преследованием их весной в период охоты, сроки которой часто совпадают с началом массового раз-

множения раногнездящихся видов гусеобразных, и действием факторов беспокойства.

На основании анализа данных о динамике численности водоплавающих птиц и определяющих ее факторов (питания, биологической емкости угодий, количества хищников, воздействия хозяйственной деятельности человека и др.) удалось установить (Брауде, 1970, 1971, 1972а, б, 1976, 1977), что плотность гнездящихся птиц в районе Двуобья, а также сроки их размножения и его эффективность не бывают постоянны и изменяются по годам в зависимости от условий прошедшей зимовки, времени наступления хода и характера весенне-летних фенологических явлений и гидрологических условий. Последние (специфика весны и паводки) определяли особенности распределения птиц, фенологию размножения и годовой прирост в различных типах обследованных угодий. Эффективность размножения водоплавающих в пойменных угодьях Оби, где гнездится основная масса птиц, в силу внешних абиотических факторов значительно изменялась по годам, и при неблагоприятных условиях годовой прирост популяций пластинчатоклювых птиц был ничтожен. Коэффициент размножения колебался от 1,4 до 3,2. В годы, благоприятные для размножения водоплавающей дичи, численность ее в пойме Оби к осеннему периоду возрастала за счет воспроизводства в 2—3 раза.

Как показали результаты учетов, тенденции годовых изменений плотности населения птиц в различных зонах Двуобья неодинаковы. В меньшей степени указанные выше факторы сказывались на фенологии и результатах размножения у поздногнездящихся в пойме нырковых уток и водоплавающих, заселявших коренные берега Оби и ее притоков (но плотность гнездящихся птиц была здесь наименьшей — 3—22 особи на 10 км^2). Высокое и продолжительное половодье, таким образом, задерживало сроки размножения только у птиц, населяющих пойму Оби и приступающих к гнездованию в ранние сроки, т. е. влияние основных факторов видоспецифично и зависит от начала массового размножения птиц и предпочитаемых ими мест гнездования.

В неблагоприятные для водоплавающей дичи годы с затяжной весной, когда часто возвращаются холода и долго лежит снежный покров, многие птицы останавливаются на гнездовье в более южных районах, а долетевшие птицы гнездятся позднее обычного — в среднем на 10—15 дней. Примерно на этот же срок (одну-две декады) задерживается массовое размножение гусеобразных в годы с высоким и продолжительным половодьем. По нашим данным, общая продолжительность периода размножения у массовых видов речных и нырковых уток в неблагоприятные годы короче обычного на 15—20 дней.

У поздногнездящихся видов водоплавающей дичи сроки наступления и продолжительность всего периода размножения

меньше зависят от хода весны. На протяжении всех лет наблюдений эти сроки были довольно постоянны.

Как показали специальные исследования (Брауде, 1977 а, б, 1981), высокое и продолжительное половодье вызывает смену гнездовых стаций у всех речных видов уток: кряквы, шилохвости, свиязи и чирка-свистунка, а из нырковых — у хохлатой чернети, нередко оно приводит к гибели гнезд в результате их затопления. Вылупление птенцов в этих условиях невелико, так как происходит значительное разорение хищниками гнезд, расположенных из-за высокой воды в неподходящих местах с худшими защитными условиями.

Выяснение особенностей размножения пластинчатоклювых птиц в пойме Оби в период половодья показало, что лишь немногие утки (отмечено только для самок красноголового нырка) могут достраивать гнезда. У большинства видов, гнездящихся на земле, кладки гибнут из-за паводка. Значительная часть водоплавающих птиц в годы интенсивного и продолжительного половодья, часто совпадающего с неблагоприятными погодными условиями, вообще не участвует в размножении, в связи с чем прирост популяций ничтожен.

Наблюдения за гнездованием птиц на сплавинах пойменных водоемов показали, что уровень паводка и здесь определяет изменение видового состава водоплавающих и плотность их гнездования. Если в обычные годы на сплавинах площадью от 0,005 до 0,02 га вместе с гнездами озерных чаек и речных крачек встречались лишь одиночные гнезда хохлатой чернети, то в 1969, 1970 и 1972 гг. (и другие годы), когда в результате высокого половодья были затоплены обычные места гнездования уток — пойменные гривы и острова, на этих же сплавинах отмечалось увеличение в 1,5—2 раза числа загнездившихся уток, среди которых помимо хохлатой чернети были гнезда красноголового нырка и свиязи.

В годы высокого половодья, как и обычно, первые гнезда уток устраивались в центре сплавин на участках с более развитой растительностью. Они формировались сразу после всплытия и обсыхания сплавин и отличались от последующих гнезд большим размером кладок и более выраженной гетерогенностью яиц. К моменту завершения яйцекладки и началу насиживания у раногнездящихся уток по периферии сплавин, где растительность менее выражена, формировали гнезда другие самки. И как только все участки сплавин с куртинами осок и злаков оказались заселенными, в гнездах, построенных ранее (реже — в только что сформированных или еще не завершенных кладках), наблюдалось докладывание яиц, т. е. образовывались смешанные кладки. Последние зарегистрированы у всех трех гнездящихся на сплавинах видов — хохлатой и красноголовой чернети и свиязи, но подкладывание яиц в чужие гнезда отмечено только для хохлатой чернети, приступавшей к гнездованию позднее.

Количество яиц в полной кладке у отдельных видов водоплавающих птиц различно. Все гнездящиеся виды имели в период размножения одну кладку. Средняя величина кладки у некоторых видов такова: кладка из двух яиц — у чернозобой гагары, 2,6 — у рогатой поганки, пяти — у лебедя-кликуна, семи — лутка и красноголового нырка, восьми — у шилохвости, свиязи и кряквы, несколько больше средняя величина кладки (8,4—8,6 яиц) у широконоски, чирка-трескунка и чирка-свистунка, наибольшая (9 яиц) — у хохлатой чернети. Наибольшая разница в минимальном и максимальном количестве яиц полной кладки — у шилохвости (7), свиязи и хохлатой чернети (6), у других видов она меньше (от 2 до 3 яиц).

Среднее количество птенцов в выводках в момент их появления было следующим: у чернозобой гагары — 1,6; рогатой поганки — 2,8; лебедя-кликуна — 2,0; серого гуся — 4,1; шилохвости—7,0; чирка-свистунка — 5,5; чирка-трескунка — 6,0; свиязи — 6,8; широконоски — 6,6; красноголового нырка — 6,8; хохлатой чернети — 5,3; гоголя — 7,0; лутка — 8,0; кряквы — 7,0; длинноносового крохаля — 9,0. Естественный отход к этому времени в результате эмбриональной смертности и гибели птенцов в раннем возрасте составил: у шилохвости — 23 %, чирка-свистунка — 35, свиязи — 25, чирка-трескунка — 29,5, широконоски — 22, хохлатой чернети — 41,2, лебедя — 44, кряквы — 12,5, красноголового нырка — 3 %.

К моменту поднятия молодых птиц на крыло средняя величина выводков у этих видов составляла: у серого гуся — 3,0; шилохвости — 3,4; чирка-свистунка — 3,0; чирка-трескунка — 4,0; свиязи — 4,0; широконоски — 3,4; красноголового нырка — 5,2; хохлатой чернети — 3,2; лутка — 5,4; кряквы — 5,4. Естественный отход в этот период достигал у шилохвости 58 %, чирка-свистунка — 65, свиязи — 50, чирка-трескунка — 65, хохлатой чернети — 64,5, кряквы — 32,5, красноголового нырка — 26 %.

Сроки появления птенцов у водоплавающих также зависят от указанных выше абиотических факторов. В годы, неблагоприятные для размножения утиных, массовое вылупление птенцов задерживалось против обычных сроков в среднем на 10—15 дней, а у раногнездящихся уток почти на месяц. Первые выводки пуховичков у раногнездящихся видов появляются в обычные годы в первой половине июня, а массовое вылупление птенцов приходится на конец июня — начало июля. У нырковых уток большинство птенцов появляется в июле, начиная со второй декады (табл. 35).

Подъем на крыло у птенцов большинства речных уток начинается в конце июля — начале августа. Во второй половине августа поднимается на крыло потомство нырковых уток и крохалей. Вместе с тем в это время (и даже в начале сентября) в низовьях Оби довольно часто встречаются недоросшие выводки, что связано с растянутостью сроков откладки яиц у многих ви-

Таблица 35

Сроки появления выводков и поднятия птенцов на крыло у водоплавающих птиц поймы Нижней Оби в зависимости от уровня паводковых вод

Вид	Появление первых выводков		Массовое появление выводков		Время поднятия молодых на крыло	
	Уровень паводковых вод					
	Низкий	Высокий	Низкий	Высокий	Низкий	Высокий
Лебедь-кликун	6.07	17.07	—	—	2-я половина августа	Начало сентября
Серый гусь	19.06	21.07	2-я половина июня	Июль	Начало августа	—
Шилохвость	25.06	9.07	Конец июня — середина июля	2-я половина июля	1-я декада августа	2-я половина августа
Чирок-свистунок	23.06	13.07	То же	То же	То же	Конец августа
Чирок-трескунок	25.06	18.07	»	»	»	То же
Свиязь	6.07	16.07	1-я половина июля	»	2-я половина августа	»
Широконоска	26.06	20.07	1-я декада июля	»	1-я половина августа	2-я половина августа
Красноголовый нырок	6.07	24.07	То же	»	2-я половина августа	Конец августа
Чернеть хохлатая	3.07	12.07	3-я декада июля	Конец июля	То же	Начало сентября
Луток	1.07	15.07	1-я половина июля	2-я половина июля	»	Конец августа
Кряква	10.06	—	Июнь	Июль	Вторая половина июля	Август

дов уток. В неблагоприятные для размножения годы поднятие молодых птиц на крыло запаздывает у большинства видов на 15—30 дней и происходит в массе в конце августа и в течение сентября.

Обычно в конце июля наблюдается определенное снижение численности утиных, происходящее в основном в результате сокращения числа утят в выводках. Например, у доминирующих видов гусеобразных число утят к этому времени в отдельные годы снижалось почти в 2 раза. Основная причина этого явления — хищническая деятельность серой вороны и частично других птиц (серебристой чайки, орлана и др.). Вблизи населенных пунктов большой вред наносят бродячие собаки, которые ловят самок на гнездах, уничтожают кладки и птенцов.

Всего на Нижней Оби в гнездовое время и в благоприятные для водоплавающих птиц годы обитало 1,5—2 млн птиц. В связи с тем, что воспроизводство ресурсов непостоянно, лишь в отдельные «урожайные» годы к предотлетному периоду за счет годового прироста наблюдается увеличение запасов водоплавающей дичи до 3—4 млн птиц. В последние десятилетия общая численность участвующих в размножении птиц заметно сократилась из-за значительного воздействия антропогенных факторов и, в частности, усиления пресса охоты. Общая тенденция к снижению численности водоплавающей дичи сохраняется.

9.3. ЛИНЬКА

Обширная пойма Оби с многочисленными и мало доступными водоемами привлекает значительное количество промысловых водоплавающих птиц на линьку. Здесь линяет много селезней, тех видов уток, которые здесь гнездятся (Дубовик, 1966; Брауде, 1976 а, б). Это подтверждается и имеющимися у нас данными о возвратах колец птиц, добытых в период линьки крыла. Птицы с кольцами добыты на линьке в следующих районах северной части области: в окрестностях г. Салехарда, пос. Горки, в Надымском, Нижнетавдинском и Сургутском районах.

Отлет селезней на линьку обычно совпадает с окончанием брачного периода, но у разных видов пластинчатоклювых птиц происходит в разные сроки несколькими волнами. Первыми собираются в стайки и откочевывают селезни раногнездящихся видов — кряквы и шилохвости. Несколько позднее начинается вторая волна — отлетают стайки самцов свиязи, чирка-свистунка. На завершающем этапе летней миграции скапливаются и отлетают в места линьки селезни широконоски, хохлатой и морской чернети. Несмотря на то, что каждой волне соответствует массовый пролет определенных видов, отдельные особи и стайки (особенно доминирующих видов) регистрируются на всех этапах летней миграции, что объясняется ранним отлетом прохолостовавших птиц и растянутостью сроков размножения.

Таким образом, начало и продолжительность летней миграции водоплавающих зависят от сроков размножения, которые определяются характером весны и уровнем паводковых вод. В благоприятные для размножения утиных годы отлет птиц на линьку начинается в конце мая и длится до середины — конца июля. В годы с затяжной весной или высоким паводком сроки размножения водоплавающих запаздывают и отлет птиц на линьку происходит позднее (в среднем на полмесяца) и в более сжатые сроки. Обычно пик летней миграции водоплавающих приходится на первую половину июля. Пролет на линьку происходит в разных направлениях: на север, северо-восток и северо-запад. Его общая продолжительность 30—50 дней. Часть пластинчатоклювых мигрирует в южном направлении.

В стаях селезней, отлетающих на линьку, встречаются в небольшом количестве и самки, по-видимому, холостые птицы. В годы высоких и поздних паводков, когда гибнут гнезда раногнездящихся видов уток, в пролетных стаях свиязи и шилохвости самцы и самки встречались поровну. Очевидно, часть самок, потерявших кладки, повторно не гнездится и отлетает на линьку совместно с селезнями.

Линька водоплавающих начинается со смены контурного пера на грудных и брюшных птерилиях. У селезней речных уток она происходит по окончании брачного периода (в конце мая — июне), а у селезней нырковых уток — со второй декады июня до середины июля, т. е. позднее примерно на 15—30 дней. В неблагоприятные годы, когда задерживаются сроки размножения, смена контурного пера происходит в брачный период. Так, в 1969—1970 гг. многие селезни к моменту летней миграции уже сменили брачный наряд. Таким образом, если сроки летней миграции водоплавающих промысловых птиц зависят от метеорологических условий весны и уровня паводковых вод, сказывающихся на сроках размножения, то линька утиных не зависит от них и происходит всегда в одно и то же время.

Большинство селезней речных уток теряет способность к полету из-за линьки маховых во второй декаде июля. Позже (в среднем на 10—20 дней) происходит линька крыла у нырковых уток. Наиболее многочисленные виды линяющих птиц — шилохвость, свиязь и хохлатая чернеть (около 50 % общего количества). У всех водоплавающих перед началом линьки упитанность бывает выше средней (отмечается наличие полостного жира и большое количество подкожного).

На период линьки крыла водоплавающие собираются на отдельных труднодоступных и кормных водоемах поймы Оби. Небольшие группы птиц встречаются на многочисленных озерах и сорах поймы, а крупные скопления — до нескольких тысяч разных видов уток (шилохвости, свиязи, чирка-свистунка и хохлатой чернети) образуются в районах Лопхари, Салемал, Новый Киеват и др. Линники речных уток чаще встречаются на соро-

вых мелководных озерах. Нырковые утки образуют меньшие скопления, они распределены в основном по более глубоким старицам и протокам.

В табл. 36 представлены результаты авиаучета гусеобразных, проведенного в 1983 г. на территории Шурышкарского и Приуральского районов Ямало-Ненецкого автономного округа. Сравнение обилия птиц в местах отдельных скоплений, расположенных вдоль поймы Оби, а также на наиболее значительных водоемах (Шурышкарский и другие соры), показало, что увеличение численности водоплавающей дичи происходило с севера на юг. Последнее хорошо прослеживается по абсолютной численности птиц (с 1587 до 7770) и показателям плотности (с 28 до 528 особей на 1 км^2). Некоторое снижение обилия дичи на трех последних участках связано, очевидно, с близким расположением населенных пунктов и влиянием фактора беспокойства.

Сопоставляя видовой состав птиц и численность разных видов (%), можно отметить, что в северной части поймы больше встречалось хохлатой чернети, только здесь отмечены красноголовый нырок, большая часть (до 70 %) лебедя-кликуна и морской чернети. Южнее преобладали заметно речные утки и особенно шилохвость.

Как видно из табл. 37, наиболее крупные тысячные скопления уток образованы речными видами (шилохвостью, свиязью, чирком) и хохлатой чернетью. Основная масса шилохвости сосредоточена в сотенных стаях (более 85 %) и более крупных скоплениях — от 500 до 1000 особей. Причем тысячные стаи отмечены только для этого вида.

В местах значительной концентрации линной птицы ее видовой состав разнообразнее, чем в небольших группах. Чаще смешанные стаи, состоящие из разных видов утиных, образовывали шилохвость, свиязь, чирок и хохлатая чернеть, т. е. доминирующие виды. Но чирки (свистунок и трескунок) во всех скоплениях значительно уступали по численности другим доминантам и чаще встречались (83 % учтенных птиц) в небольших стайках от 3—10 до 11—50 особей (табл. 36, 37). У свиязи, как и у шилохвости, преобладали крупные скопления до 900—500 особей (68 %), небольшие стайки, выводки и отдельные особи составляли примерно треть всех птиц данного вида. Хохлатая чернеть даже и в крупных разновидных линниках держалась обособленными группами из нескольких сот особей (около 40 %) на открытых глубинных участках соров, старицах и протоках. Крупное ее скопление свыше тысячи особей наблюдалось в пойме напротив пос. Питляр. Но мелкие стайки, отдельные пары и выводки у хохлатой чернети встречались значительно чаще (62 %).

Прочие немногочисленные виды нырковых (красноголовая и морская чернеть) и речных уток (кряква, широконоска), кроха-

Таблица 36

Численность гусеобразных в отдельных районах поймы Оби (по данным авиаучета)

Район наблюдения	Видовой состав, %									Обследованная площадь, на 1 км² / Кол-во особей на 1 км²	Кол-во учтенных птиц, шт.
	Шилохвость	Свиязь	Чирки	Кряква	Речные	Хохлатая чернеть	Красноголовый нырок	Нырковые	Лебедь-кликун		
Устье Оби от Салехарда до Аксарки . .	50,2	9,0	8,2	0,6	—	29,0	—	2,6	0,5	56,1 / 28,3	1587
Пойма у пос. Катравож	47,2	15,6	5,0	0,1	3,9	17,3	2,8	10,5	0,1	25,8 / 128	3310
Пойма у пос. Пельвож	73,4	13,3	3,1	0,6	—	9,2	—	0,7	—	16,6 / 172	2868
Пойма у пос. Питляр	30,0	23,0	3,3	—	—	41,5	1,6	0,4	0,2	18,4 / 198	3635
Участок соровой поймы	56,6	39,0	2,4	0,1	—	1,6	—	0,3	0,1	20,2 / 287	5805
Крупные сора́ в пойме	71,2	25,5	1,2	0,1	—	1,9	—	—	—	14,7 / 528	7770
Пойма у пос. Васко-Лор	78,4	8,1	3,7	0,1	—	8,6	0,1	—	—	13,8 / 329	4536
Пойма у пос. Мужи . .	76,7	6,9	3,9	0,8	—	11,7	—	—	—	21,0 / 130	2736
Пойма у пос. Киеват	57,9	7,6	7,0	—	—	27,5	—	—	—	10,1 / 345	3446
Пойма у пос. Оканлейм	60,0	27,2	2,7	—	—	8,5	1,6	—	—	16,6 / 224	3718
Питлярский сор . . .	51,8	13,9	10,5	—	—	20,8	—	—	2,9	15,6 / 18	276
Шурышкарский сор . .	10,6	5,7	2,6	—	—	72,9	7,4	0,8	—	29,4 / 3,4	112
Войкарский сор . . .	—	—	65,2	—	—	34,8	—	—	—	15,6 / 18	276

Характер группировок водоплавающих птиц Нижней Оби в предмиграционный период

Таблица 37

Вид	Количество птиц в стаях																		Всего
	1	Выводки	2	3—5	6—10	11—15	16—20	21—30	41—50	51—60	70—80	90—100	100—200	200—300	400—500	600—700	700—800	1000	
Шилохвость	22	68	38	42	36	12	17	16	29	9	5	21	25	10	10	2	6	6	31 444
			3,0*				5,7				6,2			44,2			40,9		
Свиязь	24	37	16	20	21	7	15	8	28	—	13	13	10	2	2	—	—	1	11 279
			2,3				23,2				17,7			37,5			18,9		
Кряква	3	—	5	4	2	1	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	231
			36,4				63,6												
Чирки	12	16	25	27	23	9	7	10	10	—	—	4	—	—	—	—	—	—	2387
			36,8				46,4				16,8								
Речные	3	3	1	1	1	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	190
			15,8				84,2												
Чернеть хохлатая	41	81	131	26	25	12	8	14	20	20	—	10	3	—	2	1	—	1	7269
			24,1				20,7				13,7			27,5			13,7		
Красноголовый нырок	1	—	—		3	2	2	—	—	3	4	1	—	—	—	—	—	—	503
			9,2				31,2				59,6								
Морская чернеть	1	1	4	3	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	73
			59,0			41,0													
Нырковые	—	1	2	3	2	1	—	—	2	—	—	1	—	—	—	—	—	—	469
			25,4				44,6					30,0							
Лебедь-кликун	16		3	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50

* % данных групп от общего количества птиц.

ли и лебеди встречались спорадично отдельными выводками или небольшими группами. В целом это характерно для большинства видов пластинчатоклювых, т. е. небольшие по числу особей стаи одного вида встречались чаще, нежели крупные скопления линных птиц разных видов. Выводки, пары, отдельные небольшие по числу особей стаи встречались повсюду, на самых разнообразных водоемах пойменной соровой части Оби, тогда как значительные стаи из разных видов до нескольких тысяч особей были, как правило, сосредоточены на сравнительно небольшой территории. Плотность птиц на линьках составляла от 0,7 до 3,0 тыс., а в местах массовых скоплений и до 10 тыс. особей на 10 км^2.

Общая численность водоплавающих в период линьки крыла в районе Двуобья за исследуемый период заметно увеличилась. Если в начале 70-х годов здесь регистрировали 1,5—2 млн птиц (Брауде, 1972, 1976), то после на территории Двуобья (в летний сезон 1983—1987 гг.) обитало около 3 млн водоплавающих птиц (Брауде, Бахмутов, 1986). Мы объясняем это явление качественным изменением экологических условий в традиционных местах линьки водоплавающих птиц. В результате хозяйственного освоения этих территорий многие из них утратили свое былое значение для водоплавающих, особенно линники Казахстана и юга Сибири (табл. 38).

Учеты водоплавающих в предотлетный период показали, что по сравнению с гнездовым сезоном соотношение птиц несколько изменилось. Резко возрастает доля массовых видов, особенно шилохвости. Кроме шилохвости среди утиных в этот период доминировали свиязь, хохлатая чернеть. Увеличение доли массовых видов утиных (до 93 % всех уток) связано с тем, что на линьку в район Двуобья собираются не только местные гнездящиеся здесь особи, но и многие птицы с соседних, прилегающих к данному региону территорий. В результате численность птиц Двуобья в местах скопления водоплавающих на линьку крыла и в предмиграционный период резко возрастает.

С развитием нефтегазовой промышленности на Обском Севере также наблюдается сокращение и видоизменение водно-болотных угодий, но район Двуобья менее затронут хозяйственной деятельностью. В связи с этим в Двуобье на линьку собираются не только обитающие здесь птицы, но и с соседних территорий, что подтверждается не только наблюдениями за характером летних перемещений гусеобразных, но и данными кольцевания. Наблюдения последних лет показали заметное возрастание самок на местах линьки, что связано с увеличением случаев неудачного размножения в результате антропогенного воздействия в гнездовой период.

Ежегодные маршрутные учеты подтвердили предположение о постоянстве мест концентрации водоплавающих птиц во время линьки крыла при условии отсутствия «фактора беспокой-

Таблица 38

Распределение мест линьки водоплавающих птиц севера Западной Сибири, по данным кольцевания

Места линьки	Период сбора	
	1940—1960 гг.	1970—1990 гг.
Астраханский государственный заповедник	50/89	30/63
Окский государственный заповедник	—	1/2
Казахская ССР	—	10/21
Омская область	—	1/2
Север Тюменской области	—	5/10
Наурзумский заповедник	1/2	—
Павлодарская область	3/5	—
Новосибирская область	2/4	—
Рязанская область	—	1/2

Примечание. В числителе — число возвратов, в знаменателе — %.

Таблица 38*а*

Распределение мест зимовок водоплавающих птиц севера Западной Сибири, по данным кольцевания

Места зимовок	Период сбора материала	
	1940—1960 гг.	1970—1990 гг.
Индия	3/20	50/33
Дания	2/13	41/27
Франция	—	31/20
Голландия	1/6.5	18/12
Швейцария	—	9/6
Англия	4/28	2/1
Мали	—	1/0,5
Испания	—	1/0,5
Шотландия	1/6,5	—
Бельгия	1/6,5	—
Болгария	1/6,5	—
Исландия	1/6,5	—
Заповедник Гасан-Кули	1/6,5	—

Примечание. В числителе — число возвратов, в знаменателе — %.

ства». Потревоженные даже раз линники расползаются по близлежащим водоемам, и после этого утки массовых скоплений, как правило, уже не образуют. Ранее (до 40-х годов) в низовьях Оби существовал специальный промысел линных водоплавающих птиц. Заготавливались тысячи гусей и уток. В настоящее время ловля линных птиц запрещена, да и сами линники под воздействием «фактора беспокойства» переместились в более отдаленные от населенных пунктов районы.

9.4. ОСЕННЯЯ МИГРАЦИЯ И ЗИМОВКИ

Осенний пролет начинается в августе. Первыми отлетают перелинявшие птицы, затем молодые и гнездившиеся. Длится осенняя миграция до первых чисел — середины октября. Начинают пролет шилохвость, чирки, свиязь, а заканчивают чернети, крохали и лебеди.

Пролет идет главным образом вдоль поймы Оби. Основное направление миграции южное, меньше юго-западное и западное. Из птиц, окольцованных на стационаре Ишвары на Нижней Оби, три (свиязь, два лутка) добыты на осеннем пролете в окрестностях поселков Ягурьях и Большой Алтым Октябрьского района, в Курганской области (Шумихинский район, оз. Куликовское), что подтверждает наличие пролетного пути на зимовку у водоплавающих с Нижней Оби на юг вдоль течения Оби, а затем на запад, огибая с юга Уральские горы (Данилов, 1966; Брауде, 1975).

Обобщение и анализ данных о мечении пластинчатоклювых птиц в регионе (опубликованные результаты кольцевания за прошлые десятилетия и возвраты колец за весь период исследований) позволили установить закономерности направления сезонных миграций и размещения птиц на местах зимовок, а также выявить изменения, произошедшие на местах линьки и зимовки. Из материалов, представленных в табл. 38, видно, что в середине столетия промысловые водоплавающие Западной Сибири имели больший набор зимовок, чем в настоящее время. Изменился и качественный состав их. Если ранее преобладали зимовки в Англии и других странах Западной Европы, то сейчас большая часть западно-сибирских популяций зимует в Индии, Дании, Франции и Голландии. Причем массовые зимовки во Франции, Швейцарии, Мали, Испании являются новыми. Произошли исчезновение мест зимовок в некоторых странах Западной Европы и значительное сокращение количества зимующих водоплавающих птиц в Англии. Изменение количественного и качественного состава зимовок водоплавающих птиц в последнее время связано, по-видимому, с изменением физико-географических и экологических условий на путях пролета и на местах зимовок, что и приводит к смещению границ и перемене

районов осенне-зимнего пребывания птиц, сокращению мест зимовки и перераспределению на них птиц.

9.5. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ ГУСЕОБРАЗНЫХ И ЗАДАЧИ ИХ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Преобладание в регионе водно-болотных угодий определяет специфику спортивной охоты: наиболее массовый ее объект — водоплавающая дичь. Еще сравнительно недавно многие виды пластинчатоклювых птиц были обычным объектом не только спортивной, но и промысловой охоты. Интенсивное хозяйственное освоение края и быстрый рост народонаселения в последние десятилетия сопровождаются значительными изменениями экологической обстановки — сокращением площадей и ухудшением качества угодий, благоприятных для обитания и воспроизводства ресурсов водоплавающих птиц (особенно на территориях, где производятся изыскательские работы или осваиваются природные богатства: нефть, газ, лес и др.). В связи с этим изменяются распределение ресурсов дичи, ее видовой состав, резко сокращается численность промысловых пластинчатоклювых птиц. Интенсификация охоты и возрастание неблагоприятного воздействия различных факторов беспокойства в оставшихся местах обитания водоплавающей дичи также приводят к сокращению ее ресурсов, значительному ухудшению воспроизводства.

Конечно, падение численности водоплавающей дичи обусловлено действием перечисленных факторов не только на территории области. Все виды гусеобразных птиц перелетны и периодически совершают миграцию на места линьки и зимовки, где в последнее время наблюдаются те же весьма неблагоприятные для птиц перемены. Кроме того, следует учитывать, что промысловое использование воспроизводимых на Нижней Оби ресурсов осуществляется в основном на путях пролета и зимовках. Но, с другой стороны, если сравнительно недавно основными местами воспроизводства водоплавающей дичи в СССР были районы средней полосы и Казахстана, то в настоящее время массовые очаги ее воспроизводства сохранились только в северных районах страны. Так, по нашим данным (Брауде, Дубовик, 1979), север Западной Сибири и на сегодняшний день дает еще достаточно высокое обилие водоплавающей дичи: в отдельные благоприятные для размножения годы численность ее к моменту открытия сезона осенней охоты доходит до 6—7 млн особей. Но север с его кратковременными сроками весенне-летнего сезона, весьма изменчивыми погодными условиями дает оптимальную прибавку урожая дичи лишь в отдельные годы. Гораздо чаще затяжные весны с частыми возвратами холодов, высокие и продолжительные паводки резко снижают эффективность размно-

жения. Прирост популяции пластинчатоклювых птиц к осеннему сезону в такие годы бывает незначительным.

С ростом населения охота в Двуобье стала интенсивней, но результативность ее с падением численности местных птиц заметно снизилась. Среднегодовая добыча в Шурышкарском районе осталась в прежних пределах — 150 тыс., а в целом по округу примерно 500 тыс. птиц, т. е. ежегодно на этой территории добываются тонны чистого диетического мяса, товарного пера и пуха. Спортивная охота в связи с этим играет в данном регионе существенную роль в экономике населения. Занимаются ей тысячи человек. Но охотничьи угодья осваиваются неравномерно — в основном около населенных пунктов, а во многих отдаленных местах запасы водоплавающей дичи не используются. Моторизованный транспорт позволяет значительно осваивать пойменные угодья, в результате чего через несколько дней после открытия охоты значительная часть птиц откочевывает. Анализ действенности охоты показал, что наименее добычлив стал весенний сезон, основная масса дичи отстреливается осенью.

Сравнение данных по возрасту водоплавающих птиц, добытых в Тюменской области за разное время (по нашим данным и литературным сведениям предыдущих десятилетий) (Брауде, Набиева, 1986), показало, что большую часть возвратов составляют птицы в возрасте двух — пяти лет (соответственно 82 и 75 %). Общее количество возвратов и видовое разнообразие водоплавающей дичи в последние годы возросли, что связано с увеличением объема кольцевания (преимущественно на зимовках) и более интенсивным промыслом. Последнее объясняет появление в возвратах новых возрастных групп (8, 11, 13 и 14 лет), ранее не наблюдавшихся. Но в настоящее время отсутствуют утиные, достигшие возврата 17—18 лет, которые в прошлые годы составляли до 9 % возвратов, уменьшился и общий процент старшевозрастных групп (с 5 и более лет), что обусловлено общим сокращением численности водоплавающей дичи.

Наблюдения последних лет показали также заметный возврат самок на местах линьки крыла, что связано с увеличением случаев неудачного размножения в результате усиления антропогенного воздействия на местах гнездования. Сравнение данных возвратов за разные годы показало, что в 40—50-е годы отстрел самок в Тюменской области был значительно ниже, чем в настоящее время. Сейчас добыча самок шилохвости увеличилась в 5 раз, самок свиязи почти в 2 раза. Это явление, очевидно, можно объяснить тем, что повсеместно снизилось обилие дичи, увеличилось число охотников, а методы традиционной весенней охоты, когда птиц в Сибири в основном добывают на перелетах, остались прежними, что и приводит к увеличению количества самок в добыче охотников.

Быстрые темпы народнохозяйственного освоения севера Тюменской области и общая тенденция сокращения обилия дичи

заставляют существенно изменить стратегию ведения охотничьего хозяйства на водоплавающих птиц. Следует определить наиболее оптимальные пути развития охотничьего хозяйства на водоплавающую дичь северных территорий, чтобы оно стало более рациональным, высокопродуктивным и экономически выгодным. С этой целью на севере области, в том числе и на Нижней Оби, на протяжении последних десятилетий организовано несколько заповедников и заказников различного ранга и подчинения. Практика их работы убеждает в необходимости расширения охраняемых участков обитания дичи. Но территория этих заповедных участков, как правило, невелика, задачи их весьма скромны: сохранить видовое разнообразие флоры и фауны, поэтому решить проблему расширенного воспроизводства ресурсов пернатой дичи в значительных масштабах они не в состоянии.

Большая часть охотничьих угодий закреплена за первичными коллективами, значителен и государственный резервный фонд. Численность членов охотколлективов весьма высока. Их силами можно решать задачи по организации рациональной охоты. Все угодья должны иметь своего хозяина. В охотугодьях следует добиваться разумного, взаимовыгодного, без ущерба для воспроизводительства дичи использования их различными отраслями народного хозяйства. Насущные задачи охотхозяйства — охотустройство, регулярный учет ресурсов дичи и выявление особенностей их распределения, нормирование отстрела и решительная борьба с браконьерством. На наиболее благоприятных для водоплавающих птиц участках, используемых ими во время пролета, гнездования и воспитания молодняка, линьки крыла, следует создавать зоны покоя, сохраняя их и в периоды охотничьего сезона. Распугивание водоплавающей дичи на больших территориях, что нередко наблюдается сейчас во время охоты в северных районах, ведет к оскудению угодий. Утки покидают места, где их постоянно беспокоят, они бросают гнезда, теряют выводки и значительно раньше отлетают на юг. Площадь выделяемых зон покоя должна составлять до 30 % территории хозяйств.

Весьма эффективной мерой в период размножения водоплавающих птиц является обеспечение режима покоя во время устраивания гнезда, высиживания кладки и выращивания птенцов. Нужно резко ограничить в этот период посещение гнездовых стаций. Недопустима установка рыболовных сетей вблизи мест гнездования птиц. Не следует обкашивать берега вблизи водоемов, лишая укрытия выводков уток и других околоводных птиц. Необходимо покончить с практикой разорения гнезд колониально гнездящихся видов птиц (чаек и крачек). Сравнение результатов размножения уток при гнездовании в колониях чаек и куликов и других участках поймы показало, что совместное гнездование повышает сохранность кладок утиных (Брауде, 1981). Не-

допустимо присутствие в пойме бродячих собак, разоряющих гнезда и уничтожающих выводки птиц.

Для улучшения качества угодий и привлечения промысловых птиц следует шире использовать различные биотехнические мероприятия. Среди них важнейшими являются создание ремизов, расстановка искусственных гнездовий, сокращение в поймах численности серой вороны и повышение культуры охоты. В период высоких паводков утки из-за отсутствия свободной территории не гнездятся. В такие годы для увеличения маточного поголовья утиных большую роль могут сыграть искусственные гнездовья различных типов, устраиваемые на плотах, шестах или деревьях (шалаши, корзины, дуплянки и т. д.). Их заселяют различные виды уток. Нырковые особенно охотно занимают гнездовья, установленные на сплавинах вблизи колоний чаек и крачек, активно защищающих территорию гнездования. В пойменных угодьях значительная часть гнезд и приплода водоплавающих птиц гибнет в результате хищнической деятельности серой вороны. Регулирование численности этого вида следует отнести к важнейшим мероприятиям по сохранению обилия дичи. Ворон необходимо истреблять весной всеми доступными способами сразу после прилета, когда в поисках пищи они держатся вблизи жилья.

Сроки и продолжительность сезона охоты, нормы отстрела надо устанавливать не централизованным путем на огромных территориях, а по районам с учетом состояния ресурсов, метеоусловий сезона, определяющих урожайность водоплавающей дичи. Сроки весенней охоты должны совпадать с прилетом птиц, так как многие гусеобразные начинают гнездиться сразу после прилета и отстрел птиц в начале гнездового периода снижает продуктивность наиболее ценной части популяции — взрослых птиц, дающих полноценное потомство и гнездящихся в самые ранние сроки. Указанные меры, наряду с усилением охраны и пропагандой правил охоты, оказываются чрезвычайно эффективными и могут способствовать восстановлению численности водоплавающих птиц. Для решения практических вопросов рационального природопользования, охраны и воспроизводства ресурсов водоплавающей дичи мы должны учитывать состояние и перспективы неизбежных изменений природного комплекса севера Западной Сибири под влиянием хозяйственной деятельности человека.

Глава 10.

ПРОМЫСЛОВЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ НИЖНЕЙ ОБИ

Среди 16 охотничье-промысловых млекопитающих, встречающихся в долине Нижней Оби, наиболее многочисленны четыре — ондатра, горностай, заяц-беляк и водяная полевка. Другие виды этой группы животных не достигают такой высокой плотности населения. Некоторые из них, например лисица, обычны в пойме. В 50-е годы она занимала пятое место по стоимости шкурок среди заготавливаемой в округе пушнины. Среднегодовые заготовки составляли 1488 шкурок (Рахманин, 1959). В этот же период в долине Нижней Оби и прилегающей лесотундре добывалось в среднем за год около 820 лисиц. В дальнейшем охотники резко сократили сдачу заготовителям шкурок этого вида. Уже в начале 70-х годов со всего округа в заготовки поступало всего несколько десятков шкурок лисиц. Значительное влияние на сокращение закупок оказало оседание пушнины у местного населения. В связи с отсутствием учетных данных оценить влияние изменений численности вида на снижение заготовок не представляется возможным, хотя оно и вполне вероятно.

В зимнее время (значительно реже летом) в долине реки встречается песец. В основном это особи, мигрирующие из тундры Ямала. Для них долина — одна из стаций переживания периодически возникающих пессимальных условий в основных тундровых местообитаниях. Неслучайны поэтому встречи в зимнем питании этого вида в южных районах его зимнего обитания водяной полевки (Перелешин, 1943; Дунаева, Осмоловская, 1948). Зимой песец в долине Оби обычен. Представление о численности дают сведения о его заготовках в Нижней Оби и прилегающих территориях. Они достигают 13 % от общих закупок шкурок этого хищника на Ямале (Сосин, Штро, 1978). Другие виды, относящиеся к охотничье-промысловым, или малочисленны, хотя и встречаются регулярно (лось), или заходят в долину реки спорадически (бурый медведь, волк, соболь, росомаха и некоторые другие).

Ондатру и водяную полевку Нижней Оби можно обоснованно отнести к «эндемикам поймы» (по терминологии Турова, 1958). Они больше, чем другие виды (особенно на северном пре-

деле ареала), связаны с долиной. Заяц-беляк и горностай также достигают в пойменных биотопах значительно более высокой численности, чем в прилегающей лесотундре.

Своеобразие условий существования в пойме Оби обусловливается мощным фактором, определяющим и формирующим многие черты жизни животных — весенне-летним разливом реки.

В первом томе монографической серии «Природа Нижней Оби» дается характеристика лишь трех видов промысловых млекопитающих — водяной полевки, горностая и ондатры. Другие виды будут рассмотрены в последующих выпусках.

10.1. ВОДЯНАЯ ПОЛЕВКА

В пределах Нижней Оби обитает одна из самых северных популяций водяной полевки (*Arvicola terrestris* L., 1758). П. А. Пантелеев (1968) выделяет здесь северную западно-сибирскую географическую популяцию.

Численность полевки колеблется. В отдельные годы она резко возрастает, что сопровождается ростом заболевания населения туляремией (Зархи, 1929; Попов и др., 1965). При высокой численности грызун служил объектом промысла, но заготовки его в пределах Ямало-Ненецкого округа незначительны. Максимальное количество шкурок было заготовлено в 1955 г. и составило 17,5 тыс. шт. По мнению Г. Е. Рахманина (1959), заготовки могут быть увеличены в несколько раз. В настоящее время промысел не ведется из-за его трудоемкости и низкой стоимости продукции.

В пределах территории водяная полевка — один из ведущих членов пойменных ценозов. Ее роль приобретает особое значение в условиях ежегодных длительных затоплений поймы, к которым она как полуводный, наиболее холодостойкий, выносливый зверек приспособлена лучше, чем любой другой из обитающих здесь мелких грызунов (Фолитарек и др., 1959).

Водяная полевка — излюбленный корм некоторых видов хищников, она оказывает существенное влияние на численность ряда ценных промысловых видов. По материалам В. В. Кучерука (Дунаева, Осмоловская, 1948), даже в питании песца (в некоторых случаях) водяная полевка может занимать значительную часть рациона.

В период массовых размножений водяная полевка, являясь «ответственной за существование природных очагов туляремии», широко распространяет эту инфекцию среди диких животных, в том числе и среди ценных промысловых видов, таких, например, как ондатра (Максимов, 1963). Поэтому неслучайно много работ посвящено факторам, способствующим развитию массовых размножений полевки, роли ее в эпизоотологии и эпи-

демиологии туляремии, условиям ее существования в пойме Оби (прямое и косвенное влияние разливов).

Водяная полевка Нижней Оби и прилегающих территорий неоднократно привлекала внимание исследователей. Упоминания о ней мы находим в работах В. М. Сдобникова (1937), В. Н. Скалона (1939), А. Н. Дубровского (1940), Т. Н. Дунаевой и В. В. Кучерука (1941), А. Н. Формозова (1947), Т. Н. Дунаевой (1948), Т. Н. Дунаевой и П. Н. Осмоловской (1948), С. С. Шварца (1959, 1959а), В. Ф. Сосина (1978, 1981) и др.

Значительное внимание водяной полевке поймы Оби уделено в работах А. А. Максимова. Они посвящены анализу данных о современном географическом распространении грызуна, распределению его по ландшафтным зонам (Максимов, 1959), характеристике массовых вспышек численности в разных районах, связи развития вспышек с режимом половодий, экологическому районированию распространения водяной полевки в пойме Оби (Максимов, 1972).

Бассейн Нижней Оби — северный предел распространения водяной полевки на Ямале и восточном склоне Урала (Сосин, 1981). Условия обитания ее здесь пессимальны. Неслучайно этот район по интенсивности подъемов численности относится к территориям со слабой интенсивностью очагов размножения водяной полевки. Как считает Максимов А. А. (1972), в долине подъемы численности отмечаются на различных ее участках, чаще всего в разные годы; данные подъема локальны.

При анализе роли разливов важно выделить следующие два момента. Половодье непосредственно влияет на смертность животных, лишает их убежищ, делает их доступными для хищников (горностая, хищных птиц). Из-за слабой обеспеченности кормом и другими необходимыми условиями задерживаются рост, развитие, размножение водяных полевок. Продолжительность и уровень стояния полых вод определяют также ремизность местообитаний в летний период, время и интенсивность развития кормовой растительности и, следовательно, влияет на динамику ее популяции в текущем сезоне.

Во-вторых, уровень и продолжительность разливов определяют в значительной степени состояние популяции водяной полевки в последующий сезон. Так, низкие по уровню и непродолжительные по времени разливы способствуют, в частности, более широкому и равномерному расселению полевки по долине реки, интенсивной вегетации околоводной растительности и т. д., в целом создавая благоприятные условия для сохранения воспроизводственного поголовья, зимовок, интенсивного размножения и, в конечном итоге, для роста численности популяций. Весенние разливы в низовьях Оби наблюдаются при неодинаковых этапах снеготаяния, разных фенологических условиях. Специфика их заключается в том, что максимальный подъем, начало и продолжительность многоводья слабо связа-

ны с погодой в пределах округа. Их характер зависит прежде всего от запасов воды в снеге и погодных условий весеннего снеготаяния в верхних звеньях бассейна Оби (Петров, 1979). Максимум половодья может наблюдаться в Салехардской пойме и зимой, когда снег лишь только начинает таять и когда его уже нет. В качестве примера можно привести даты ледохода на Оби у Салехарда и на ее притоках, где он обусловливается местными погодными условиями, на р. Щучья (пос. Щучье, 120 км северо-восточнее Салехарда) и на р. Ханмей (20 км северо-западнее Салехарда). При поздней холодной весне 1981 г. лед шел у Салехарда 30 мая, а на реках Щучья и Ханмей — 9 и 10 июня, т. е. на 10 дней позже. При ранней весне (1982 г.) ледоход на Оби наблюдался 17 мая, на р. Щучья, расположенной значительно севернее,— 19 мая, а на р. Ханмей (вблизи Салехарда) — 7 мая, т. е. на 10 дней раньше.

В то же время жизнедеятельность животных, сезонные явления в их жизни тесно связаны с местными погодными условиями. Поэтому максимумы разливов в разные годы совпадают по времени с разными этапами сезонных циклов пойменных популяций животных. Поэтому даже одинаковые по уровню и по продолжительности разливы могут оказывать на них неодинаковое влияние. Не представляет исключения в этом отношении и водяная полевка.

В период наших наблюдений (1973 — 1983 гг.) массовых размножений водяной полевки не отмечено, хотя численность ее и колебалась. На отдельных ограниченных участках она достигала значительной величины. Эти локальные очаги соседствовали с участками низкой плотности. Отмечено очаговое распределение по пойме.

Характер распределения полевки по территории поймы и плотность ее населения резко меняются по сезонам. Это связано как с изменением образа жизни грызуна, так и с изменениями в естественной среде. Зимовочные стации грызун заселяет уже в августе (обычно в конце). Проявляя активную подземную роющую деятельность, зверьки весь сентябрь часто выходят на поверхность почвы и передвигаются по четко выраженным тропам. С наиболее высокой плотностью в этот период заселяются полевками ленточные заросли арктофилы рыжеватой на прирусловых валах проток, примыкающие непосредственно к последним. На узких полосах этих зарослей (5—10 м шириной) плотность в благоприятные годы может достигать на локальных участках почти 700 особей/га. Значительно меньшая плотность зимующих грызунов отмечается в обширных осоково-кочкарниковых низинах, окаймляющих сора и озера. В последнем случае они часто селятся поблизости от хаток ондатры и даже непосредственно в них. Локальная плотность зверьков здесь измеряется десятками особей на 1 га. Относительно часто встречаются «кротовины» водяной полевки на зарастающих

сплавинах озер, где наиболее обычны хвощ и некоторые другие виды растений.

С первыми заморозками, обычными в конце сентября, подавляющее большинство полевок в арктофиловых лугах прекращает выходить на поверхность почвы, продолжая активную роющую деятельность. В этот период в подземных ходах часто обнаруживаются запасы корневищ и целые стебли арктофилы. Несмотря на то, что участки отдельных зверьков вплотную примыкают друг к другу, они редко встречаются вместе в одной норе, т. е. ведут одиночный образ жизни. Встречаются вместе чаще зверьки небольших размеров, видимо, особи последних пометов. Заросшие артофилой участки прирусловых валов и (в меньшей степени) примыкающие к ним канареечниковые и вейниковые (вейник Лангсдорфа) луговины являются наиболее благоприятными, заселяемыми с наибольшей плотностью, зимовочными стациями водяной полевки в Салехардской пойме. В них создаются оптимальные условия для успешной зимовки и выживания при первых, наиболее опасных для жизни полевок, этапах весенних разливов. Это связано с тем, что они (стации) расположены на сравнительно высоких участках, поблизости от густых зарослей древовидных ив. Многометровые наносы снега, задерживающегося здесь зимой, предохраняют эти участки от глубокого промерзания.

В значительно менее благоприятных условиях оказываются полевки, зимующие на низких участках осоковых кочкарников, берегах озер и т. д. Даже в случае благополучной зимовки они имеют мало шансов остаться живыми при весенних разливах, так как в открытых затопленных участках нет убежищ. Лишь при очень низких весенних разливах зверьки могут выживать.

При поздней весне затопление зимовочных стаций талыми водами вынуждает водяную полевку переселяться в снежные наносы в ивняках, проделывая ходы в толще снега между деревьями. Здесь же в толще снега она делает гнезда из растительной ветоши в виде шара. Кормится, обгрызая тонкие ветки ивняка (до 10 мм), иногда перегрызая их на отрезки длиной 8—12 см, скапливающиеся на кормовых столиках. Здесь же в толще снега она устраивает запасы корма из корневищ водных растений. Характер весны имеет существенное значение для выживания полевок.

При ранней весне после выхода из подземных зимовальных нор полевка заселяет берега озер, проток, заболоченные осоково-кочкарниковые низины, не залитые полыми водами. В начале спада воды на 1 км прируслового вала некоторых проток в приустьевой части реки насчитывалось до 90 зверьков. По мере падения уровня паводковых вод полевка расселяется. С наибольшей плотностью заселяются места, прилегающие к возвышенным участкам поймы (гривам, буграм пучения, прирусловым валам проток и т. д.). В середине лета при высокой

интенсивности размножения на таких участках плотность населения полевок может достигать высоких значений (свыше 1000 экз/га).

Обширные низины, окаймляющие пойменные озера и соровые участки, обычно заселяются слабее, даже при достаточно быстром падении уровня воды. Необходимо отметить, что из общей площади Салехардской поймы самый высокий экологический ее ярус занимает около 18 %. Причем на гривы здесь падает всего 156,4 км², или 7,5 % территории (Петров, 1979). Поскольку гривы среднего уровня являются основными участками (при отсутствии останцов), где водяная полевка и другие пойменные виды млекопитающих могут переживать критическое время высоких и длительных разливов, можно полагать, что их ограниченные размеры в значительной мере предопределяют характер динамики населения животных поймы и их общую численность. При малой продолжительности сезона размножения это в сильной степени препятствует нарастанию численности водяной полевки, поскольку воспроизводственное поголовье обычно ограниченно. В отличие от ондатры водяная полевка активно не возводит убежища на подводном фундаменте, хотя и строит их при многоводье на верхушках затопленных кочек, плавающих корягах. Поэтому она более подвержена отрицательному воздействию длительных затоплений биотопов.

На разных отрезках Оби динамика численности водяной полевки, частота и интенсивность вспышек ее массового размножения и условия их развития имеют большие различия. Они обусловлены тем, что отдельные отрезки поймы, находясь в различных ландшафтно-географических зонах, существенно отличаются по геоморфологическому строению, гидрологическому режиму, составу и обилию растительности. Все это определяет своеобразие динамики населения, особенности экологии грызуна в этих районах (Максимов, 1972). Результаты анализа дают автору основание выделить в пределах Нижней Оби нижнеобскую пойменную популяцию водяной полевки. Одной из характерных особенностей этой пойменной группировки, по мнению автора, является то, что массового размножения, охватывающего одновременно долину реки на большом протяжении (что характерно для Средней Оби и Иртыша), здесь нет. Подъемы численности отмечаются на разных участках долины, чаще всего в разные годы. Численность при этом бывает относительно невысокой. Однако анализ заготовок шкурок водяной полевки в Приуральском и Шурышкарском районах (рис. 17, 18) показывает, что за отдельные периоды они могут изменяться сходным образом на значительной территории. Так, в 1951—1956 гг. они в результате повышения численности полевок выросли в обоих районах. Высокая численность полевки наблюдалась в пос. Ямбура вблизи границы с Ямальским районом. (Заготовки этого вида в последнем не велись, поэтому отсутст-

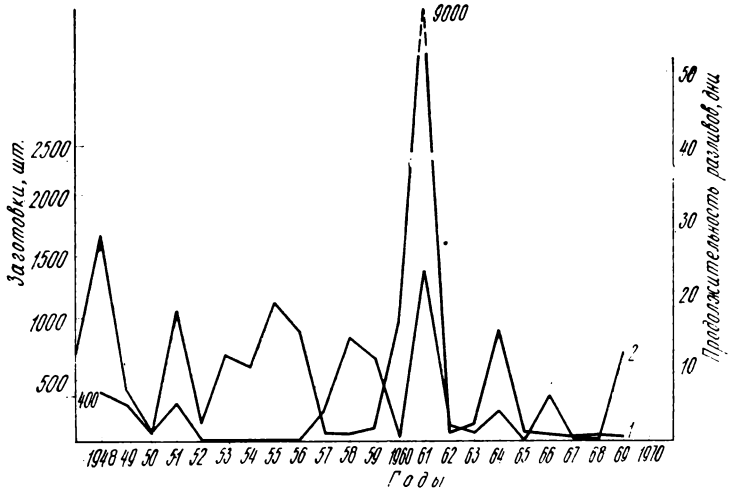


Рис. 17. Динамика заготовок шкурок водяной полевки в Приуральском районе (*1*) в зависимости от продолжительности разлива Оби (*2*)

вие их в приустьевой части Оби не свидетельствует о низкой численности там грызунов).

Значительную протяженность долины Нижней Оби и прилегающие территории охватила и вспышка численности водяной полевки в 1961 г. Грызун был многочислен от Шурышкарской поймы (Максимов, 1972) до поселков Ямбура и Пуйко (Попов и др., 1965) и, вероятно, до устья реки, так как в этом районе, как и на участках с высокой численностью водяной полевки, зарегистрированы случаи заболевания туляремией местного населения.

Благоприятные условия для роста численности водяной полевки создаются после низких разливов или ряда маловодных лет. Высокие паводки оказывают на популяцию негативное воздействие (Формозов, 1947). К аналогичному выводу пришел и А. А. Максимов (1972), анализируя связь характера разливов Оби и массовые вспышки численности полевки в Салехардской пойме. Эта точка зрения подтверждается уровнем среднегодовых заготовок шкурок этого вида при разных по высоте и продолжительности половодьях. В Шурышкарской пойме в годы с высокими и продолжительными разливами (1948—1949 и 1957—1959) среднегодовые заготовки водяной полевки составляли 251 и 423 шкурки, а в период маловодья (1950—1956) — 4311 шкурок. Близкой по характеру динамика заготовок в этот период была и в расположенной ниже по течению Салехардской пойме (Приуральский район) (см. рис. 18). При чередовании высоких и продолжительных, низких и коротких разливов четкость зависимости теряется, что свидетельствует о том, что в условиях севера на

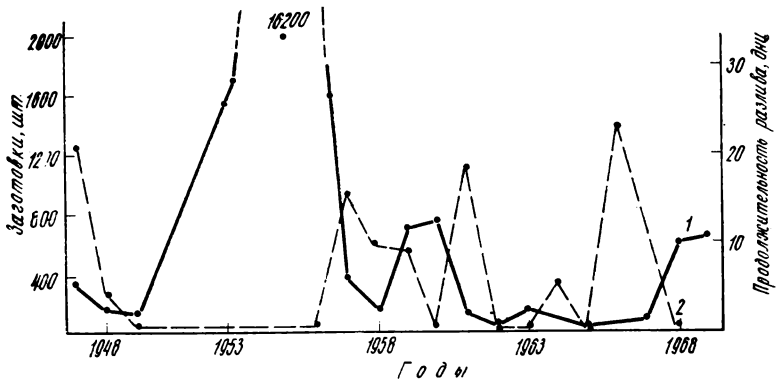


Рис. 18. Динамика заготовок шкурок водяной полевки в Шурышкарском районе (*1*) в зависимости от продолжительности разлива Оби (*2*)

динамику численности водяной полевки влияют не только условия, определяемые паводками. Характерным в этом отношении было описанное ранее повышение численности полевки в 1960—1961 гг. Ему предшествовали относительно высокие и продолжительные разливы (залитие всей поймы 13—15 дней). А. А. Максимов считал, что эта вспышка численности проходила в основном в пойме р. Полуй, а в нижнем течении Оби, в районе Салехарда, распространилась по долине Оби лишь незначительно — до с. Шурышкарское. Однако, как уже отмечалось, высокая численность полевки и заболевания туляремией наблюдались вниз по течению Оби до Пуйко и Яр-Сале. Повышение численности охватило большую часть долины Нижней Оби в пределах округа, причем при относительно неблагоприятных условиях весенне-летнего разлива. Высокая численность полевок наблюдалась уже ранней весной. Так, 4 июня 1961 г. на одном из островов низовий р. Полуй площадью около 350—380 м^2 насчитано около 300 полевок. Среди них — беременные и рожавшие самки (Бойков, 1981). Это же подтверждают и высокие заготовки шкурок (промысел полевки в основном ведется весной).

Такая ситуация могла создаться при благоприятных условиях зимовки. Известно, что значительное влияние на весеннюю численность и последующую репродуктивную активность водяной полевки оказывают условия зимовки (Ходашова, 1953; Стогов, 1959; Крафт, 1965). Роль этого фактора особенно возрастает при длительной холодной зиме и наличии вечной мерзлоты на Нижней Оби. Меняющиеся условия зимовки на северном пределе ареала приводят к колебаниям массы тела полевок в весенний период (Сосин, 1978) и, вероятно, отражаются на способности зверьков противостоять воздействию неблагоприятных условий.

Период размножения полевки в условиях Нижней Оби укорочен. Обычно он близок к 3 мес и лишь в отдельные годы может продолжаться несколько больше (Сосин, 1981). В этой обстановке особую роль в ходе нарастания численности играет характер весны, определяющий сроки начала размножения и темпы нарастания численности, поскольку условия этого периода лимитируют повышение численности мышевидных грызунов в большей степени, чем продолжительная и теплая осень (Шварц и др., 1957; Пантелеев, Терехина, 1965). Удовлетворительные условия существования популяции прошедшей зимой и ранняя весна, по мнению П. А. Пантелеева (1968), входят в число пяти условий, необходимых для массовых размножений водяной полевки.

Сроки начала размножения водяной полевки в низовьях Оби существенно колеблются. Раннее размножение наблюдалось в 1977 г. Уже в первой декаде июля встречались зимовавшие самки, принесшие два помета. Сеголетки к этому времени достигли веса 73—135 г. С учетом трехнедельной беременности можно считать, что гон у полевок проходит не позднее начала мая. Чаще первый гон наблюдается во второй и даже в третьей декадах мая. Во второй половине мая началось размножение полевок в пойме Оби близ устья р. Щучья в 1975 и 1976 гг., в районе пос. Яр-Сале — в 1977 г. При раннем размножении в пойме Оби отмечается его затухание во время весеннего половодья. Позднее начало репродукционного цикла у водяной полевки наблюдалось в 1974 г. в приустьевой части долины Оби. Среди отловленных 15—17 июня зимовавших самок не было ни рожавших, ни беременных (желтые тела беременности отсутствовали).

Первый гон в отдельные сезоны проходит дружно. Так, в 1976 г. 19—24 июня в пойме Оби близ пос. Яр-Сале все отловленные самки имели эмбрионы от 8 до 2 мм. Однако в большинстве случаев длительность периода, в течение которого все самки приносят первый помет, приближается к продолжительности беременности или превышает ее. Поэтому разделить сеголеток первого и второго выводков по весу невозможно.

Как и в более южных широтах (Фолитарек и др., 1959; Формозов, 1947), в Нижней Оби часть сеголеток самок достигает половой зрелости в год своего рождения и начинает размножаться, не достигнув и половины веса зимовавших особей. Степень их участия в воспроизводстве популяции может резко меняться в разные годы. В 1973 г., например, все отловленные в устье р. Хадыта сеголетки весом более 70 г уже в начале августа были с эмбрионами, имели пятна в матке или утолщенную матку. Активное участие в воспроизводстве принимали сеголетки водяной полевки в пойме Малой Оби (пос. Халасьпугор) в 1977 г. Среди самок этого возраста лишь 23 % не достигли в течение лета половой зрелости. Но в 1976 г. из 34 прибылых

Таблица 39

Плодовитость водяной полевки низовий р. Оби и прилегающих территорий

Кол-во эмбрионов	Перезимовавшие (n=113)	Сеголетки (n=27)	Кол-во эмбрионов	Перезимовавшие (n=113)	Сеголетки (n=27)
4	1	0	12	11	0
5	0	4	13	4	0
6	1	3	14	5	0
7	10	6	15	1	0
8	15	9			
9	20	3			
10	26	1	Всего	1118	200
11	20	1	$x \pm m$	9,89±0,18	7,4±0,29

самок, отловленных в этом же районе в конце репродуктивного периода, лишь у четырех обнаружены следы участия в размножении. Столь же низка была доля участвующих в размножении самок сеголеток и на других обследованных в этот год участках Нижней Оби (устье р. Щучья — 9%, n=43; Яр-Сале — 12 %, n=34).

Водяные полевки обследованной территории отличаются высокой плодовитостью (табл. 39).

Таким образом, в низовьях Оби на северном пределе ареала сроки начала размножения водяной полевки существенно колеблются. В отдельные годы при благоприятных условиях гон отмечался уже в начале мая. При запоздалой весне и неблагоприятных условиях зимовки, в значительной степени влияющих на состояние зверьков, размножение может задерживаться почти на 1,5 мес.

Важное значение для реализации потенциальных репродуктивных возможностей популяции имеет продолжительность сезона размножения, которая с продвижением к северу заметно сокращается. Если для средней части Западной Сибири длительность периода воспроизводства около 4 мес (Максимов, 1959а) или несколько больше (Пантелеев, Терехина, 1965), то на Нижней Оби — чаще всего не превышает 2,5—3 мес. Лишь в отдельные благоприятные годы продолжительность сезона размножения несколько возрастает. Чаще всего размножение начинается во второй половине мая, а заканчивается в первой половине августа. Завершают репродуктивный период обычно сеголетки, зимовавшие самки заканчивают размножение несколько раньше. При позднем начале размножения сроки его окончания сдвигаются.

Сокращение продолжительности сезона размножения привело к уменьшению числа пометов, приносимых отдельными животными. Если в Волго-Ахтубинской пойме зимовавшие зверьки дают до четырех пометов, в низовьях Камы — три (По-

пов, 1960), в степной и лесостепной частях Западной Сибири также до трех пометов (Максимов, 1959), иногда при ранней весне — до четырех (Пантелеев, 1968), то в Нижней Оби водяная полевка приносит в большинстве случаев два помета. Ведущую роль в нарастании численности в южных районах играют сеголетки первого помета. В пессимуме ареала их роль в воспроизводстве значительно менее существенна.

Высокая плодовитость — важнейшая биологическая особенность млекопитающих, обитающих на севере (Шварц, 1959), в том числе и водяной полевки. На северном пределе распространения плодовитость водяной полевки в 1,5 раза выше, чем грызунов этого вида из более южных районов обитания. В благоприятных условиях при двух пометах у зимовавших самок и одном у сеголеток первого выводка численность грызунов теоретически может вырасти почти в 30 раз, т. е. «умножение» популяции составит примерно такую же величину, как у водяной полевки Барабы (Пантелеев, 1968).

Однако потенциальные воспроизводственные возможности популяции водяной полевки Нижней Оби редко реализуются в полной мере. Столь же редко создается благоприятная обстановка для массового размножения грызуна, так как для этого необходимо по крайней мере пять условий (Пантелеев, 1968).

1. Исходное поголовье достаточно велико. Численность не ниже средней.

2. Наличие большой емкости угодий на всех этапах развития массового размножения.

3. Популяция равномерно распределена по территории.

4. Удовлетворительные условия существования популяции прошедшей зимой.

5. При этих условиях ранняя весна вызовет массовое размножение.

Как уже отмечалось, в период работ массовых вспышек численности водяной полевки в Салехардской пойме не отмечалось. Основной причиной этого было отсутствие некоторых из перечисленных выше условий. Характерная особенность весенне-летних разливов этого периода — чередование высоких и низких уровней паводков и колебания длительности сроков залития верхних уровней поймы от 0 дней (1977 г.) до умеренных и длительных (свыше 3 мес в 1979 г.). Приведем особенности динамики популяции водяной полевки в сложившейся обстановке за ряд сезонов.

Весной 1974 г. полевка была малочисленна, местами ее численность можно было оценить как среднюю. Так, на прирусловых валах Муриинской и Подъюбинской проток в дельте Оби за 15—17 июля удалось отловить около 50 перезимовавших полевок. Весенний вес их был низкий (Сосин, 1978), что связано, вероятно, с неблагоприятными условиями зимовки. Из-за поздней весны снег долго лежал в долине реки. Защитные условия

биотопов для мышевидных грызунов были неблагоприятны, и при относительно многочисленных хищниках (пернатых, горностая) это привело к высокой смертности полевок. Остатки съеденных хищниками полевок повсеместно встречались на сохранившихся снежных наносах. Размножение началось поздно и продолжалось в августе. Создавшаяся обстановка усугубилась относительно высоким уровнем паводка и продолжительным (40 дней) залитием всей поймы. В результате осенняя численность полевки снизилась.

Весеннее потепление в 1975 г. началось относительно рано, раньше ледохода и максимального подъема воды на Оби. Это определило раннее начало размножения перезимовавших зверьков и интенсивное размножение сеголеток. Численность полевок к осени повысилась. Этому способствовали умеренный по высоте паводок, при котором верхний уровень поймы не затоплялся. На отдельных ограниченных участках зимовочных стаций на прирусловом валу протоки Кривая Обь плотность населения водяной полевки достигала 700 экз/га.

На прирусловом валу Подъюбинской протоки весной 1976 г. насчитывалось до 90 полевок на 1 км. Сохранению численности способствовали благоприятные условия зимовки. Размножение началось во второй половине мая. В период половодья наблюдался перерыв в размножении. Хищники, включая горностая (относительно многочисленные) нанесли, видимо, существенный (но не максимальный) урон сохранившемуся после зимовки воспроизводственному поголовью грызунов. Высокий паводок и шестидневное залитие высоких уровней поймы создали неблагоприятные условия для полевки, что отразилось на интенсивности размножения. Несмотря на раннюю весну, сеголетки слабо участвовали в воспроизводстве (9—12 %). Осенняя численность несколько возросла. Полевка достаточно широко расселилась в пойме. Осенью ее зимовочные колонии встречались сравнительно часто на прирусловых валах проток и других биотопах. Плотность достигала от 100—200 экз/га (протоки дельты р. Щучья) до 300—400 экз/га (Кривая Обь, район дельты Оби).

К весне 1977 г. численность хищников продолжала оставаться высокой. Но очень ранняя весна (снег растаял до ледохода на Оби) снизила отрицательное их влияние на полевок, как и низкий уровень половодья, при котором не происходила концентрация их на ограниченной площади. Вегетация большинства видов растений началась на месяц раньше, чем в 1978 г., так как резкое потепление наступило во II декаде мая, а в 1978 г. только в III декаде июня (Рождественский, 1981). Как и в предыдущем году, на время половодья отмечался перерыв в размножении полевок. Первый выводок на некоторых участках отсутствовал, что связано, вероятно, с его гибелью. Это в значительной степени снизило эффективность размножения. Оно рано закончилось. Осеннюю численность можно оценить как среднюю.

Весна 1978 г. была очень поздняя. Поздними были и подъем воды и ледоход на Оби (7 июля). Сравнительно высокий паводок и продолжительное залитие всей поймы (49 дней) привели к снижению численности водяной полевки по сравнению с предшествовавшей осенью. Поздняя весна, длительное затопление, малое количество тепла (в районе Салехарда было всего три дня с температурой больше 20 °С) (Рождественский, 1981) привели к слабому развитию растительности в зимовочных стациях, что ухудшило условия зимовки популяции полевок.

Как и следовало ожидать, весной 1979 г. численность полевки снизилась. Экологическая обстановка была крайне неблагоприятной для мышевидных Салехардской поймы. По температурным условиям вегетационного сезона год был близок к 1978 г., т. е. вегетация была очень поздняя, хотя максимальный подъем воды и ледоход (28 мая) наблюдался в сроки, которые можно отнести к средним. Рекордным был паводок и по высоте подъема воды и по продолжительности разливов. Все это привело к дальнейшему сокращению численности водяной полевки.

Весна 1980 г. была относительно ранней. Подъем воды на Оби был умеренный и сравнительно непродолжительный. Залитие всей поймы составило всего два дня. Численность полевки к осени несколько возросла по сравнению с предшествовавшим годом. В следующем году количество грызунов продолжало медленно увеличиваться.

10.2. ГОРНОСТАЙ

В пределах долины Нижней Оби и прилегающих территорий широко распространен. Обитает в разнообразных биотопах не только до дельтовых островов реки включительно, но идет и дальше на север в тундру. Нами отмечался и в арктической тундре Ямала почти до побережья пролива Малыгина (нижнее течение Яходы-Яхи). В долинах Оби и ее притоков горностай достигает наиболее высокой численности (Копеин, 1977). По мнению Терновского (1972), из всех куницеобразных, встречающихся в бассейне Оби, лишь горностай тесно связан с долиной Оби на всем ее протяжении.

До последнего времени доступным и во многих случаях единственным объективным показателем численности горностая и ее динамики в низовьях Оби за достаточно продолжительный (пригодный для анализа причин изменений в популяциях этого хищника) период остается статистика заготовок. Последние не всегда адекватны численности. На них оказывают влияние также экологическая и организационно-хозяйственная обстановки. Однако в целом они отражают тенденцию количественных изменений в популяциях.

В пушном промысле Ямало-Ненецкого национального окру-

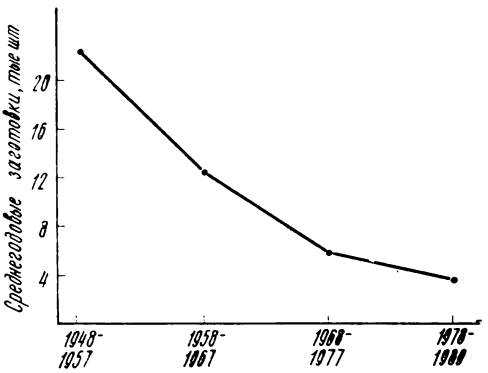


Рис. 19. Динамика среднегодовых заготовок шкурок горностая в Ямало-Ненецком автономном округе

га горностаю принадлежит четвертое место. За 1948—1957 гг. удельный вес его в товарном выходе пушного промысла составлял 1,9—7,4 % (в среднем 4,3 %). Около 70 % добываемого в округе горностая поступает в заготовительные пункты Приуральского, Шурышкарского и Ямальского районов, основные охотничьи угодья которых расположены в долине Оби (Рахманин, 1959).

Заготовки этого вида резко колеблются. В последние четыре десятилетия четко выражена тенденция их снижения. По сравнению с пятидесятыми годами они упали в 5 раз (рис. 19). Аналогичные процессы наблюдаются и в других регионах (Вайсфельд, 1977; Григорьев, 1977; Тимофеев, 1977; и др.) и стране в целом (Насимович, 1977). Среди основных причин снижения заготовок называются как падение численности, вызванное негативными изменениями среды обитания, так и организационно-хозяйственные факторы (качественные изменения контингента охотников, низкие заготовительные цены и т. д.). В полной мере это относится и к горностаю севера Западной Сибири. В Березовском районе Тюменской области заготовки этого вида за 1931—1970 гг. снизились более чем в 20 раз (Кукарцев, 1974). Безусловно, названные причины действительно имеют место. Однако следует отметить, что при этом не учитываются долговременные естественные изменения среды обитания и численности вида. В частности, в последние два десятилетия резко изменился характер весенне-летних разливов в Нижней Оби, что не может не сказаться отрицательно на уровне численности пойменных животных.

Одна из характерных черт популяций — единый ритм изменений ее численности (Шварц, 1959а). Если рассматривать изменения заготовок в пределах округа, территориально охватывающего почти весь север Западной Сибири (исключая левобережье Енисея), то видно, что на разных участках они существенно различаются своим ритмом (рис. 20). Колебания количества поступающих в заготовительные пункты кооперации горностаевых шкурок из районов, расположенных в низовьях Оби (Ямальского, Приуральского, Шурышкарского), носят сходный характер и отличаются от динамики заготовок этого вида в бассейнах рек Пур и Таз. Можно говорить о том, что для горно-

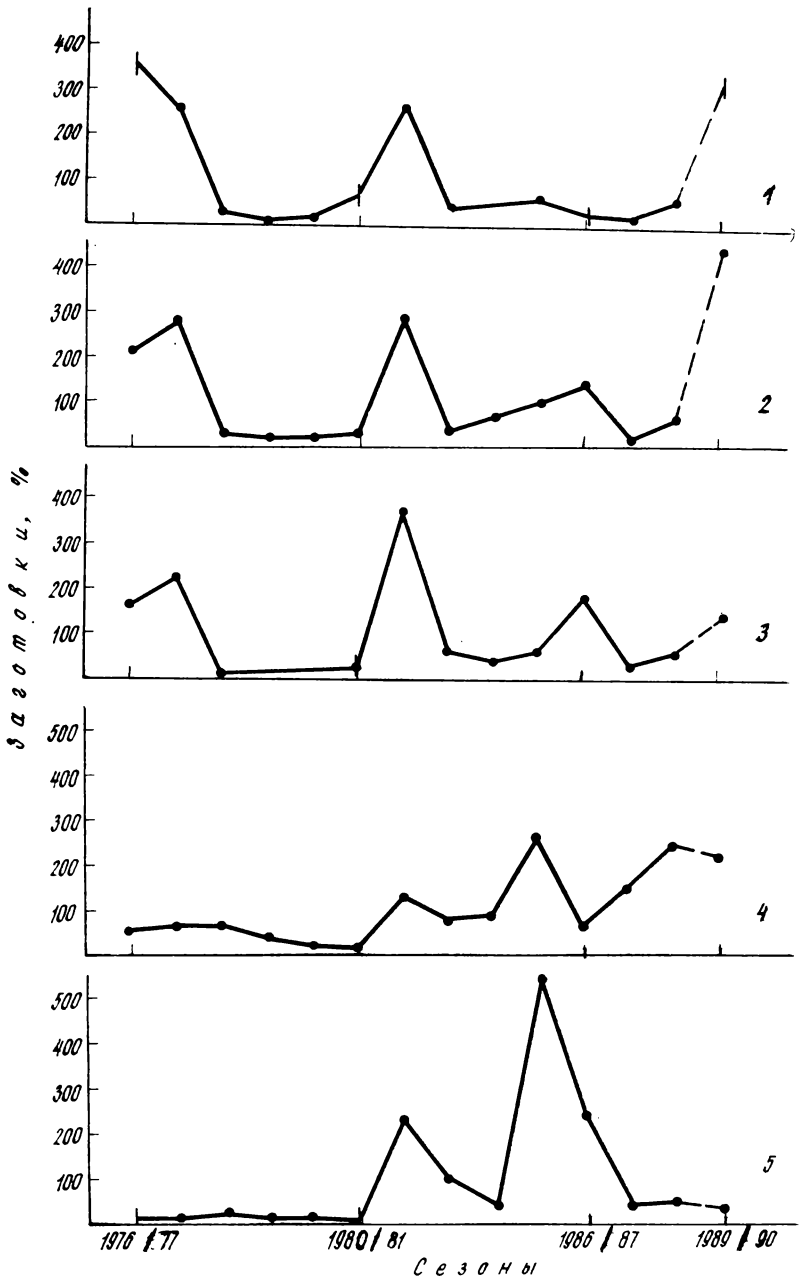


Рис. 20. Динамика сезонных заготовок шкурок горностая в Шурышкарском (*1*), Приуральском (*2*), Ямальском (*3*), Пуровском (*4*) и Тазовском (*5*) районах, % к среднесезонным

стая, обитающего в указанном районе, свойствен свой, отличный от такового в других районах севера Западной Сибири, ритм численности. Это вполне естественно, так как в пределах Нижней Оби действует единый мощный фактор внешней среды — весенне-летний разлив реки, определяющий многие параметры популяций обитающих здесь животных.

Если рассматривать динамику заготовок горностая более детально, то следует отметить, что на разных отрезках долины Оби в характере их изменений есть определенные особенности, отражающие специфику движения численности этого вида на конкретных участках. Это связано в первую очередь со своеобразием на них весенне-летних разливов (Максимов, Николаев, 1963; Максимов, Мерзлякова, 1972). Так, в Шурышкарской пойме высокие заготовки горностая кооперацией отмечались в 1976—1977 гг. (свыше 5 тыс. шкурок). На следующий год они здесь упали до 3,5 тыс. шкурок. В то же время в Салехардской пойме заготовки горностая кооперацией возросли с 830 в 1976—1077 гг. до 1170 шкурок в 1077—1978 гг.. Различия в ходе изменений заготовок в названных выше участках поймы наблюдались и в период с 1984 по 1987 г. (см. рис. 20). Однако следует еще раз подчеркнуть, что отдельные сезоны и более продолжительные периоды со значительными изменениями численности горностая совпадают по всей долине Нижней Оби в пределах округа. Общие направления изменений определяются синхронизирующим эти колебания фактором среды, каким, вероятно, являются весенне-летние разливы.

Среди факторов, существенно влияющих на численность горностая пойменных популяций, многие исследователи называют весенние разливы рек (Тихвинский, 1938; Попов, 1947; Кукарцев, 1974; Копеин, 1977; и др.). Весенне-летние разливы могут вызывать непосредственную гибель животных, несмотря на их значительно более высокую по сравнению с грызунами индивидуальную жизнестойкость. В особенно неблагоприятном положении оказываются размножающиеся особи. Гибнут выводки, нарушаются нормальные контакты между зверьками разного пола. Велико и косвенное влияние половодий, поскольку их характер во многом определяет численность водяной полевки и других мышевидных грызунов — основной кормовой базы горностая. Однако влияние разливов рек на пойменные популяции хищника неоднозначно. Если высокие и продолжительные разливы влияют на численность отрицательно, то при умеренных по высоте и продолжительности паводках могут создаваться благоприятные условия для кормящих самок. Выводки располагаются по полузатопленным гривам (где концентрируются грызуны) и становятся легко доступными для хищника (Тихвинский, 1938; Григорьев, 1977).

В условиях Нижней Оби негативное действие весенне-летних разливов на популяцию горностая существенно возрастает из-за

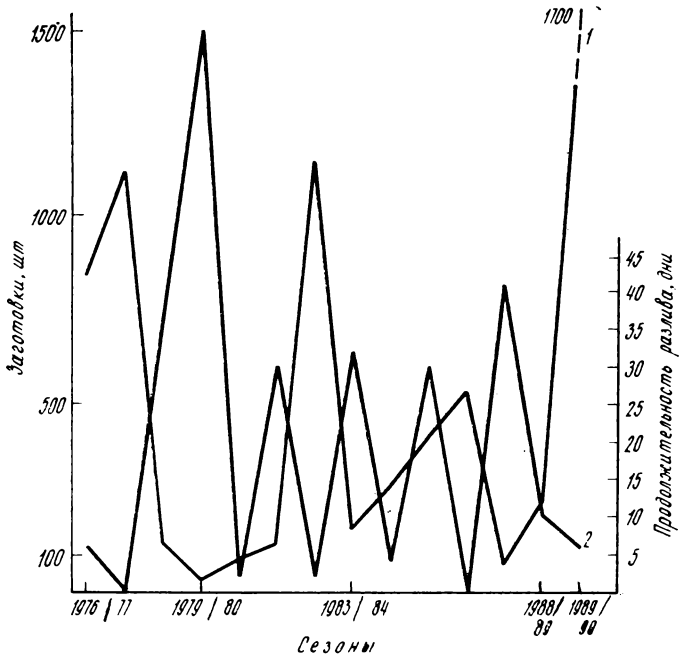


Рис. 21. Динамика сезонных заготовок шкурок горностая в Приуральском районе (*1*) в зависимости от продолжительности залития поймы Оби (*2*)

крайне суровых условий района, большой площади поймы и ограниченности незатопляемых участков. Отрицательное влияние паводков на численность хищника в пойме особенно проявляется в периоды, когда несколько лет подряд высокий уровень воды весной держится достаточно долго. Так, в период с 1952 по 1956 г., когда наблюдались низкие и непродолжительные паводки, заготовки горностая в Приуральском районе (в основном в Салехардской пойме) составляли в среднем за год 5990 шкурок. В смежные годы (1948—1950 и 1957—1959), отличающиеся более высокими уровнями паводков и сравнительно более продолжительными разливами, заготовки были существенно ниже и составляли соответственно 2925 и 1583 шкурки в среднем за год. Необходимо отметить, что в период маловодья отмечался рост численности водяной полевки.

Отрицательное влияние высоких и продолжительных весенне-летних разливов Оби на уровень заготовок горностая из-за снижения его численности хорошо заметно и в отдельные годы. В сезоны, следующие за продолжительными затоплениями высоких экологических уровней поймы, заготовки горностая оказываются низкими. Их минимальные размеры наблюдаются после двух лет с наиболее длительными паводками — в 1978 и 1979 гг.

(рис. 21). Падение численности оказалось таким резким, что даже при благоприятных условиях 1980 г. заготовки возросли незначительно. Если при неблагоприятных весенне-летних условиях падения заготовок в очередной сезон не наблюдалось, то и рост их был незначительный. Так, при высоком по уровню паводке и продолжительном (30 дней) залитии всей поймы в 1985 г. заготовки зимой, хотя и возросли, но лишь на 46 %.

Таким образом, в условиях Нижней Оби высокие и продолжительные разливы реки оказывают отрицательное влияние на численность горностая как непосредственно, вызывая их гибель, так и воздействуя на кормовую базу.

Различия в условиях существования, обусловленные спецификой геоморфологического строения, гидрологического режима, состава и обилия растительности и т. д. Шурышкарской и Салехардской пойм, влияют на численность горностая в меньшей мере, чем весенне-летние разливы рек, чем и объясняется сходство характера динамики численности вида в названных районах.

Для пойменной популяции горностая Нижней Оби характерен определенный ритм динамики численности, отличающийся от такового других территориальных группировок этого вида на севере Западной Сибири.

10.3. ОНДАТРА

Впервые выпущена в округе летом 1936 г. в верхнем течении р. Полуй (Рахманин, 1959). Благополучно перезимовала и начала успешно осваивать пригодные для обитания участки (Веденеев, 1940). В 1937 г. завезена на оз. Окунева в бассейне р. Пур. В дальнейшем ондатра активно расселялась из мест выпуска, а также проникала в южные районы округа из смежных участков Тюменской области и Красноярского края. Однако естественное расселение шло медленно. В целях ускорения освоения ондатрой перспективных местообитаний проводились ее выпуски за счет внутренних ресурсов в Шурышкарском, Надымском и Ямальском районах в 1950—1952 гг. (Лавров, 1957). Промысел ондатры начался в 1943 г. В 50-е годы в округе на начальных этапах акклиматизации (вторая фаза, по Чеснокову, 1976) наблюдалось особенно интенсивное нарастание численности. Активное расселение грызуна, рост численности способствовали увеличению его заготовок. За десять лет (1948—1957) они возросли в округе в 48,7 раза и составили 14,3 % от стоимости продукции пушного промысла (Рахманин, 1959). Основная масса (свыше 80 %) ондатры отлавливается в долине Нижней Оби (Рахманин, 1959; Бахмутов, 1978) на территориях трех районов: Шурышкарского, Приуральского и Ямальского. Заготовки ондатры продолжают оставаться одним из доступных объективных критериев оценки численности вида, особенно если учиты-

вать, что они в меньшей мере зависят от складывающейся в охотничий сезон экологической обстановки, чем у некоторых других промысловых животных.

В процессе акклиматизации численность ондатры в округе неуклонно возрастала вплоть до 1957 г., о чем свидетельствуют ее заготовки (Рахманин, 1959). Однако темпы прироста заготовок (и численности) существенно различались, а в Шурышкарской пойме даже был период их снижения. В Салехардской пойме годы падения темпов нарастания заготовок (1953, 1954 гг.) совпадают с минимальными по уровню и продолжительности весенне-летними разливами. Аналогичное явление наблюдалось и в Шурышкарской пойме. Можно полагать, что на численность ондатры маловодность и создающиеся в связи с этим условия оказывают отрицательное воздействие даже в период «экологического взрыва» (Элтон, 1960), когда потенциальные воспроизводственные способности вида реализуются наиболее полно.

К середине 50-х годов ондатра Нижней Оби не приобрела еще стойких морфологических или морфофизиологических особенностей в соответствии с новыми и весьма специфическими условиями существования (Смирнов, Шварц, 1959). Можно полагать, что акклиматизация, как процесс формирования новой популяции (Шварц, 1959) не закончилась. Резкое снижение численности после пика в 1954—1958 гг. свидетельствует о начале третьей заключительной фазы натурализации ондатры. В 60-х годах наличие популяционного разделения вида не вызывало сомнений (Чесноков, 1976). К настоящему времени достаточно обособленная территориальная группировка ондатры Нижней Оби на разных участках поймы по неметрическим признакам черепа приобрела различия, соответствующие уровню «хороших» межпопуляционных различий у других видов грызунов. Величина фенетических дистанций между ондатрами из районов Панзи (Шурышкарская пойма) и Аксарки (Салехардская пойма) составила $0{,}106 \pm 0{,}006$ для самцов и $0{,}091 \pm 0{,}007$ для самок. Это дает основание полагать, что в обследованном районе обитает по крайней мере две популяции ондатры (Васильев, Бахмутов, 1990), и, как считают авторы, популяционная структура этого вида здесь вполне сформировалась. Поскольку одна из характерных свойств популяции — существование присущего ей уровня и ритма численности, можно полагать, что динамика этого показателя у ондатры Нижней Оби носит специфический характер. Анализ изменений заготовок этого пушного вида за 14 последних промысловых сезонов на севере Западной Сибири (рис. 22) подтверждает сказанное. Наибольшее сходство динамики заготовок отмечается в районах, основные промысловые угодья которых расположены в долине Нижней Оби, в Шурышкарской и Салехардской поймах. В дельте реки (Ямальский район) в 1969—1979 гг. ондатра была малочисленна. Заготавливалось лишь несколько десятков шкурок, что связано, ве-

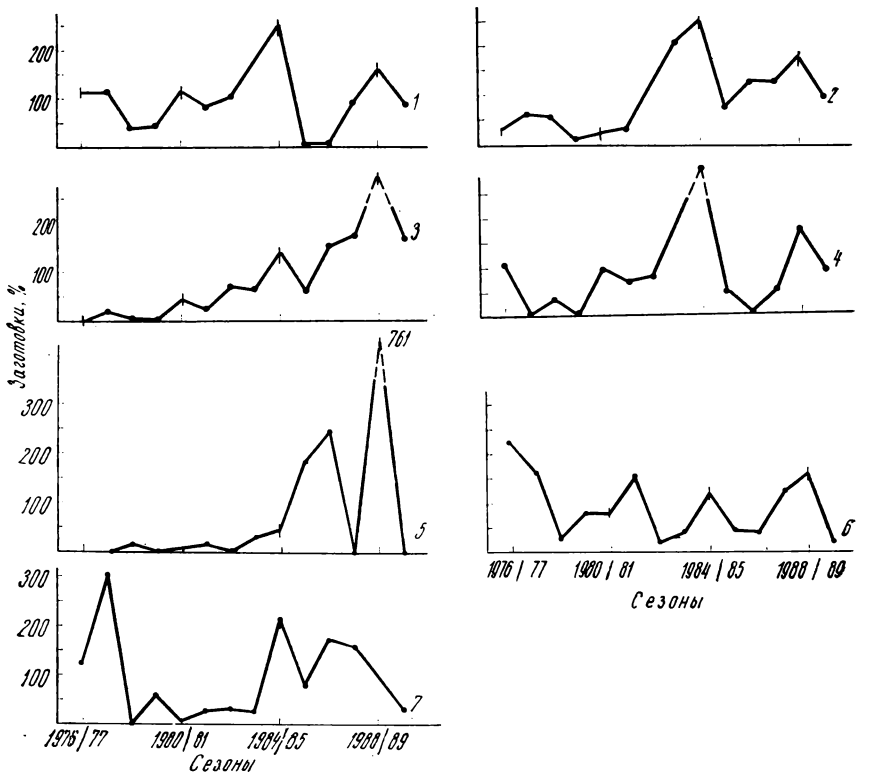


Рис. 22. Динамика сезонных заготовок шкурок ондатры кооперацией в Шурышкарском (*1*), Приуральском (*2*), Ямальском (*3*), Надымском (*4*), Тазовском (*5*), Пуровском (*6*), Красноселькупском (*7*) районах Ямало-Ненецкого автономного округа Тюменской области, % от среднесезонных по районам

роятно, со спецификой восстановления численности ондатр на Нижней Оби после ее глубокой депрессии в 1969—1973 г. (В. Бахмутов, Б. Бахмутов, 1978). В дальнейшем количество добываемых зверьков постепенно нарастало, достигнув максимума в 1988—1989 гг. Ход изменений сезонных объемов заготовок в последнее десятилетие носил сходный характер с таковыми на территориях округа, расположенных выше по течению. Это указывает на общность факторов, определяющих движение численности. Динамика заготовок ондатры в других районах севера Западной Сибири (в верховьях р. Таз, бассейне р. Пура) имеет иной характер. Их ритм, высота подъемов и спадов в отдельных регионах носят специфический характер (см. рис. 22).

Приведенные данные дают основание считать, что динамика численности ондатры низовий Оби существенным образом отличается от изменений этого параметра популяции вида в других

районах округа, что определяется спецификой комплекса условий существования грызуна в пойме этой реки.

При общих сходных типовых чертах пойменного ландшафта отдельные отрезки поймы, находясь в различных ландшафтно-географических зонах, отличаются спецификой геоморфологии, строения, гидрологического режима, состава и обилия растительности. Все это несомненно отражается на уровне численности ондатры, характере ее динамики на этих отрезках (Чесноков, 1965, 1971; Абашкин и др., 1972). Сравнение сезонных заготовок ондатры на разных участках Нижней Оби в пределах округа показывает, что Шурышкарская и Салехардская поймы по характеру их динамики в рассматриваемый отрезок времени весьма схожи. Наблюдаемые расхождения невелики. Вероятно, локальные различия в условиях существования, определяемые комплексом особенностей этих территорий, не оказывали определяющего влияния на ход динамики численности. Она находилась под действием более мощных (общих для этого района) факторов, синхронизирующих изменения в популяциях грызуна. Совпадали по направлению изменения объема заготовок этого вида с отмеченными выше и в Ямальском районе (в приустьевой пойме) в последнее десятилетие. Однако они отражают постепенное нарастание численности с 70-х годов, когда наблюдалась глубокая депрессия (Бахмутов В. А., Бахмутов Б. А., 1978). Если восстановление численности ондатры в южных районах проходило быстро, то в приустьевой части оно затянулось на значительно более продолжительное время, что связано, вероятно, с особенностями местообитаний грызуна в пойме этой части реки. Это дает основание полагать, что специфика отдельных отрезков поймы Нижней Оби при определенных условиях может оказывать существенное влияние на численность ондатры и ход ее изменений.

Гидрорежим местообитаний играет важную роль в жизни ондатры — вида, тесно связанного с водой. Это известно для многих участков ареала как в районах естественного обитания грызуна, так и в районах его интродукции (Лавров, 1957; Erzington, 1954). Как уже упоминалось, даже в условиях интенсивного роста численности в начальной стадии акклиматизации негативное воздействие на ондатру низких по уровню разливов хорошо заметно. Особенности изменений заготовок этого пушного вида в Салехардской пойме (Приуральский район) в зависимости от продолжительности периода залития всей поймы видны на рис. 23. При особенно высоких и продолжительных паводках количество сдаваемых в следующем за этим промысловом сезоне шкурок резко снижается (1979 г.). При разливах умеренной продолжительности (примерно до 40 дней залития всей поймы) заготовки в большинстве случаев также снижаются, но в разной степени в разные годы. Исключение составляют 1983—1984 гг., когда при относительно продолжительном паводке

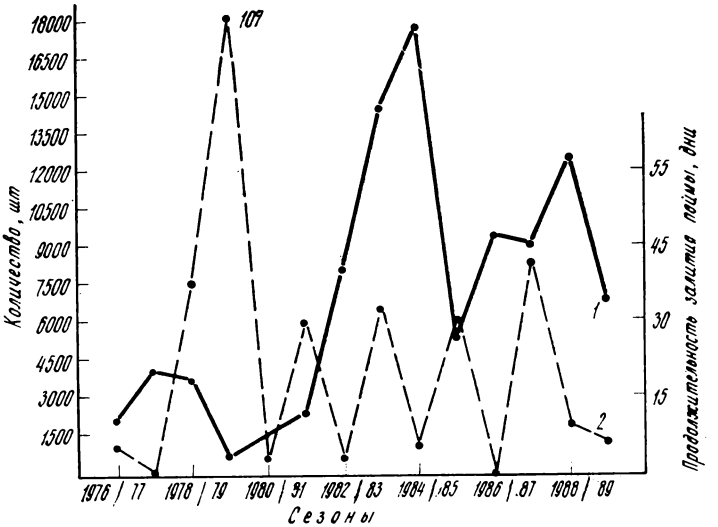


Рис. 23. Изменение объема заготовок шкурок ондатры кооперацией в Приуральском районе (*1*) в зависимости от продолжительности залития всей поймы в период половодья (*2*)

(время залития всей поймы более 30 дней) заготовки возросли почти в 2 раза. Одной из причин этого явилось, вероятно, резкое повышение заготовительных цен на пушнину, в результате которого возросла заинтересованность охотников в промысле и сократилась ее утечка на черный рынок, достигавшая, по мнению В. А. Бахмутова (1979), 34 % от общей добычи ондатры в этом районе. Таким образом, при разливах умеренной продолжительности негативное их воздействие на численность ондатры снижается и возрастает роль других факторов, влияющих на ее численность.

Умеренно низкие и относительно непродолжительные весенне-летние разливы, как правило, сопровождаются ростом заготовок шкурок ондатры в следующий за ними промысловый сезон. Но масштабы изменений заготовок в такие годы существенно различаются. Например, в сезоны 1977/78, 1986/87 гг. их рост был почти двухкратный, в 1982/83 гг.— почти четырехкратный, а в 1980/81 и 1984/85 гг. прирост составил всего 56 и 24 % соответственно. Лишь в 1989/90 гг. при сравнительно низком и кратковременном паводке заготовки снизились, хотя и остались на сравнительно высоком уровне.

Маловодные разливы Нижней Оби ведут к сокращению площади ондатровых угодий и ухудшению их качества. Негативные последствия низких разливов усиливаются в сухое лето. Особенно неблагоприятно сказывается снижение уровня воды в местообитаниях ондатры в годы с холодными зимами, вызывающими

промерзание водоемов и гибель зимующих на них грызунов (Чесноков, 1965, 1971, 1972). Такие условия создались на Нижней Оби после маловодных и непродолжительных разливов в 1967 и 1968 гг. В следующие за этим периодом годы численность ондатры в пойме реки резко упала. Депрессия численности оказалась глубокой и длительной. Она усугубилась высокими и продолжительными весенне-летними разливами 1970—1972 гг. (Бахмутов В. А., Бахмутов Б. А., 1978). Восстановление численности на отдельных участках поймы (Ямальский район) продолжалось длительное время, что отразилось на динамике заготовок шкурок этого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Конкретные выводы и рекомендации сделаны в большинстве изложенных выше специальных разделов и глав. Здесь же следует попытаться сформулировать сквозные выводы, т. е. те, которые напрашиваются из всего контекста. Здесь же уместно сосредоточить внимание на неясных вопросах и перспективах дальнейших исследований.

Предвосхищая содержание двух следующих запланированных томов данной серии, можно утверждать, что в экологии долины Нижней Оби доминируют не зональные и тем более подзональные закономерности, а концентрированные проявления мощного универсального механизма, каким является вездесущий сток. «Идеальный континент» Западно-Сибирской равнины на всем ее протяжении фрагментирован грандиозными водными потоками на естественно-исторические отдельности, не имеющие ничего общего с политико-административными районами, а также с незримыми ведомственными «епархиями», которые, собственно, и властвуют на сибирской земле.

Левобережная часть бассейна Нижней Оби в наивысшей степени подвержена влиянию Уральской горной страны с ее барьерной ролью на пути теплых и влажных североатлантических воздушных масс, с горными тундрами и подгольцовыми низкобонитетными лесами северотаежного типа. Модуль стока при переходе от гор к равнине уменьшается здесь от 20 до 6 л/с с 1 км^2, тогда как на Восточно-Европейской равнине в тех же широтах он составляет 10 л/с. В этих обстоятельствах водный и тепловой транзитный сток Оби несет прямо противоположные функции, как бы перенося придолинные и тем более пойменные биоценозы в тепличные условия южнотаежной подзоны. Твердый сток, сам по себе исключительно богатый минеральными питательными веществами, особенно при спадах воды обогащается внушительным количеством рафинированной органики. Деятельные почвогрунты застрахованы от глубокого промерзания. Негативное значение здесь имеет лишь низкая общая дренированность площадей.

Естественно, что при всех этих условиях придолинные и пойменные фитоценозы любой типологической принадлежности практически вдвое продуктивней аналогичных фитоценозов плакора. Запас только с т в о л о в о й фитомассы в некоторых типах

долинных кедровников достигает здесь 350 м³/га, что с учетом прочих фракций древесной фитомассы, подроста, подлеска и напочвенного растительного покрова, а также подземного яруса и дает искомые 200—250 т/га, о которых упомянуто во введении. Столь же высокими показателями продуктивности обладают пойменные осинники. Причем следует подчеркнуть, что каких-либо существенных генетических отличий пойменных популяций растений от плакорных не выявлено. Любопытно, что в ходе роста по диаметру деревьев в пойме обычно отсутствует начальный период угнетения, характерный для естественных лесных сообществ вообще.

Первые исследователи-натуралисты наблюдали жизнь Сибири преимущественно по долинам рек. Тогда и зародился (и до сих пор поддерживается в обывательском сознании) миф о неисчерпаемости биологических и в особенности древесных ресурсов сибирской тайги. Следует в который уже раз подчеркнуть, что способностью к повышенному и р а с ш и р я е м у с я воспроизводству биологической продукции обладают только пойменные и долинные биоценозы, а все остальные без вмешательства человека и стихийных бедствий функционируют в относительно стационарном (климаксовом) режиме. Девственный разновозрастный и смешанный лес на протяжении многих веков не стареет и не молодеет; сколько биомассы ежегодно прирастает, столько же ее и отмирает. При нарушении этого баланса в условиях пониженной дренированности территорий и при близком залегании многолетней мерзлоты вступает в действие болотообразовательный процесс, что и имеет место на обширнейших водораздельных пространствах.

В луговых и кустарниковых биоценозах наблюдается та же тенденция, т. е. их продуктивность в пойме в 1,5—2 раза выше, чем на плакоре. Колебания в продукции фитомассы по годам на лугах и в кустарниковых зарослях синхронны, поскольку обусловлены одними и теми же гидрометеорологическими факторами.

Взаимодействия между луговой, кустарниковой и лесной растительностью на аллювиальных субстратах в таежной зоне таковы, что при неизменности климата и без вмешательства человека луг неизбежно сменяется кустарниковыми зарослями, а последние — лесом. Механизм этих превращений достаточно хорошо изучен: малейшие различия в микрорельефе, например, между грядами и ложбинами, соприкасаются с различиями в длительности затопления и в характере отложения наилка; растительность моментально их препарирует своим составом и продуктивностью, а затем и многократно усиливает. Полный цикл рассматриваемых превращений в верховьях рек охватывает обычно 150—250 лет, в среднем течении — 500—700 и в низовьях до 1500 лет и более. Побочную ветвь в этой схеме составляет болотообразовательный процесс.

Знаток канадских рек Х. Макленнан заметил, что «...даже ребенок может воссоздать дельту реки с помощью ведра воды. Если он выльет воду в нескольких метрах от края водоема, то эта вода пробьет себе путь, как самая настоящая река, и образует крохотную дельту шириной в один-два дюйма в месте слияния с «морем» (1990, с. 76). Увы, смоделировать таким путем дельту Северной Сосьвы вряд ли возможно. Площадь бассейна Северной Сосьвы достигает около 100 тыс. км^2, среднегодовой сток — 26 км^3. Дельта Северной Сосьвы врезана в долину Нижней Оби. Этим обстоятельством создается весьма своеобразная ситуация: на значительном протяжении ландшафты поймы находятся под двойным и нередко альтернативным воздействием разнокачественного стока. Сосуществование и взаимоперекрытие здесь двух гидрологических режимов несомненно каким-то образом запечатлено в тонких деталях структурно-функциональной организации соответствующих биоценозов. К сожалению, нам во всех этих нюансах разобраться не удалось, но это может стать задачей ближайшего будущего.

Несколько абстрагируясь от экологических проблем поймы Нижней Оби, уместно заметить, что обобщения чрезвычайно высокого уровня и широкого диапазона могут быть получены путем всестороннего сопоставления биогеоценологических особенностей пойм Нижней Оби, Средней Оби и Нижнего Иртыша, подобно лопастям гигантского пропеллера, сходящихся в одной точке. Весомые предпосылки для такого комбинативного анализа содержит, например, сборник «Географические условия и особенности природы таежного Прииртышья» (Иркутск, 1983), основанный на материалах многолетних стационарных исследований. Думается, что для Западной Сибири, а лучше сказать — северо-западной части Азиатского континента наступает полоса «обобщения обобщений» из области экологии и географии. И это не будет последним словом и конечной целью естественной науки, поскольку затем последует рассмотрение в едином контексте экологии Северной Азии, а потом понадобится ориентироваться в комплексных проблемах арктического водосборного бассейна и т. д.

В этих обстоятельствах естествознание должно в беспрецедентной мере воспользоваться возможностью изучения широкомасштабных экологических явлений из космоса. В свое время Л. А. Богомоловым (1960) и В. С. Преображенским (1966) предложено различать элементарные и сложные картографические образы ландшафтов применительно к проблемам формализации аэрометодов. Сложным ландшафтным образам соответствует и «рисунок ландшафта» А. С. Викторова (1986). Похоже, что ландшафтоведение топчется на месте, и это неизбежно, если ландшафт воспринимается как нечто статичное и самодовлеющее, а не как арена хозяйственной деятельности и чрезвычайно динамичных биологических процессов. Фундаментальная, или

«большая» экология, со своей стороны, не решается возвыситься над уровнем раункиеровских площадок, ловушко-суток и ключевых участков, чтобы увидеть «пленку жизни» на Земле где-то набухающей, где-то истончающейся, а где-то и рвущейся. Даже аэрометоды до сих пор не обрели в среде профессиональных экологов (исключая геоботаников и лесоведов) достаточные «права гражданства», а между тем требуется выработать предельно формализованные представления об элементарных дешифровочных особенностях динамических природных явлений планетарного порядка. Без применения материалов фотосъемки из космоса уже не обойтись. Дельты и поймы великих рек в этом плане могут служить поистине классическими объектами.

Как и во всем органическом мире, иерархическая пирамида живых существ в Нижнем Приобье возвышается на фундаменте, представленном водными и почвенными водорослями, бактериями и беспозвоночными. Так, в Анеевском сору (нижнее течение Северной Сосьвы) плотность в составе зоопланктона одних только ветвистоусых рачков в отдельные моменты достигала 234640 экз/м^3. С учетом всех прочих форм бактерио-, фито- и зоопланктона такая вода на практике представляет собой высококалорийный питательный бульон. Отдавая должное уникальнейшим гидробиологическим, ихтиологическим и рыбохозяйственным особенностям бассейна Нижней Оби, мы посчитали необходимым выделить их детальный анализ в самостоятельный том. Аналогичным образом распорядились и данными об экологии наземных и почвенных беспозвоночных.

До 3 млн. экз. водоплавающих птиц из разных стран прилетают весной в Нижнее Приобье и далее на север к местам гнездовий. В период линьки плотность популяций птиц в отдельных пунктах поймы и дельты Нижней Оби достигает 10 тыс. особей на 10 км^2. К началу осеннего охотничьего сезона общая численность водоплавающих птиц здесь доходит до 7 млн особей. Такими абсолютными количественными показателями характеризуются представители только одного экологического типа животных из многообразной региональной фауны позвоночных. Этот колоссальный биологический ресурс в силу его врожденного миграционного поведения является в подлинном смысле международным. Впрочем, известен факт, когда песец, закольцованный в сентябре на Ямале, уже через четыре с небольшим месяца был отловлен на Аляске.

Во всех тех сравнительно редких случаях, когда экология рыб, птиц, млекопитающих и прочих групп животных подвергалась действительно многолетним специальным исследованиям, достаточно убедительно доказано, что техногенные и антропогенные факторы последних нескольких десятилетий решительным образом видоизменили условия жизнедеятельности региональной биоты, слагавшиеся тысячелетиями.

Непрерывные аварии на промыслах и транспорте нефти и

газа, сокрушительные пожары на огромных территориях, как это было, например, в августе 1990 г. в бассейне Надыма, безудержная экспансия скоростных индивидуальных и мощных производственных наземных и водных средств передвижения, да и сама по себе успешно насаждаемая во всех слоях местного населения психология временщиков — все эти обстоятельства и ряд других являются новыми и могущественными экологическими факторами буквально эволюционного значения. Природа в конце концов залечит любые раны, структурно-функциональная организация соответствующих экосистем испытанными методами благополучно перестроится на новый режим, но обществу придется напрочь забыть о многих элементарных житейских ценностях, таких как тишина, свежий воздух, чистая вода, а также вкусная и здоровая натуральная пища.

Теперь, когда в полный голос заговорили о чудовищной ядерной катастрофе 1957 г. на Южном Урале в бассейне р. Течи, самое время вспомнить (а помнить это следовало бы всегда), что сток никто не отменял и по его неумолимым законам значительная часть долгоживущих радиоизотопов осядет в конечном счете в биоценозах поймы и дельты Нижней Оби. Особый смысл в нынешних обстоятельствах приобретает также анализ взаимодействий между подземными и поверхностными водами. В том и другом случаях полезно использовать тонкие индикаторные свойства растительного покрова.

Отнюдь не канули в Лету нашумевшие в свое время проекты изъятия части стока Оби для водоснабжения южных регионов страны. В этом плане так называемый Белогорьевский гидроствор по своим чисто инженерным особенностям всегда будет обладать для гидростроителей неистребимой притягательностью. Остается надеяться, что наши негативные оценки этих проектов, отраженные в соответствующих отчетах, послужат предостережением для сторонников подобных преобразований природы.

По-видимому, не надо быть пророком, чтобы утверждать, что очень скоро потребуется соединить железной дорогой Ивдель и Лабытнанги. Это диктуется интересами гармоничного развития Уральского технико-экономического района. В таком случае относительно нетронутые ландшафты левобережной части Нижнего Приобья будут вовлечены в сферу вполне предсказуемых техногенных преобразований. Многие годы экологи оказывались лишь перед фактами и влачились по следам уже осуществленных широкомасштабных мероприятий. Но общество от такого положения вещей несло и несет слишком большие потери. В нынешней обстановке каждое уважающее себя промышленное ведомство стремится обзавестись «карманными экологами». Платя им деньги, ведомство вполне справедливо требует от них угодных для себя выводов и рекомендаций. Таким путем в интересы ведомств вовлекались даже некоторые весьма почтенные академические учреждения.

Экологи могут и должны вырабатывать независимые от преходящих конъюнктурных соображений и ведомственных притязаний концепции, отвечающие интересам экологически грамотного и дальновидного технико-экономического освоения обширных географических регионов. А для этого они должны располагать не только собственной материально-технической базой и разветвленной государственной инфраструктурой, но и собственным постоянно обновляемым эмпирическим региональным «капиталом». Банк незаменимых и для многих построений лишь исходных экологических сведений пополнит и данная публикация.

Нижнее Приобье принадлежит к числу экологически горячих точек планеты и еще до конца текущего века заявит о себе тугим клубком новых эколого-экономических и даже социально-политических проблем. Надо отдавать ясный отчет в том, что пойма Нижней Оби — беспредельно динамичная транзитно-аккумулятивная подсистема по отношению к Обь-Иртышской сточно-транзитной системе, занимающей площадь около 3 млн км^2. Но практически на такую же часть поверхности Земли проецируется, например, и «дырка», пробиваемая в ионосфере при выведении на орбиту заурядного космического корабля. Трудно привыкать к новейшим физическим и философским измерениям действительности, и только живая природа в любом самом распрозабытом уголке Земли дает нам ощущение прочности и надежной защищенности нашего предстоящего бытия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абашкин С. А., Бойков В. Н., Бойкова Ф. И. и др. Очерк экологии ондатры в пойме верхнего, среднего и нижнего течения Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, 1972.

Аврамчик М. Н. Пойменные луга р. Анадырь и перспективы их освоения // Тр. НИИ сельск. хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. 10.

Агафонов Л. И., Балахонов В. С., Богданов В. Д. и др. Закономерности эволюции, функционирования и проблемы рационального использования экосистем поймы Нижней Оби в условиях антропогенного пресса // Экологические основы рационального использования и охраны природных ресурсов. Свердловск, 1987.

Алисов Б. П. Климат СССР. М.: Высш. шк., 1969.

Андреяшкина Н. И., Игошева Н. И. Реакция некоторых растений лесотундры на удаление фотосинтезирующих органов // Биоценотическая роль консументов. Свердловск, 1979.

Архипов С. А., Вдовин В. В., Мизеров Б. В., Николаев В. А. Западно-Сибирская равнина. М.: Наука, 1970.

Архипов С. А. Четвертичный период в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1971.

Асеева А. И. Сельскохозяйственный потенциал Обь-Иртышской луговой поймы и его использование // Сибирский географический сборник. Новосибирск, 1980. Вып. 15.

Асеева А. И. Природные предпосылки сельскохозяйственного использования Обь-Иртышской луговой поймы на Тюменском Севере: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1982.

Балахонов В. С., Лобанова Н. А., Павлинин В. В., Штро В. Г. Распределение и численность некоторых видов млекопитающих в подзоне кустарниковых тундр Ямала // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск, 1989.

Балахонов В. С., Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Лобанова Н. А. Мелкие млекопитающие в растительных сообществах поймы Нижней Оби // Наземные позвоночные естественных и антропогенных ландшафтов Северного Приобья. Свердловск, 1989.

Барышников М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М.: Изд-во Госземобъединения, 1933.

Барышников М. К. Луга низовьев р. Оби, их характеристика и перспективы использования // Тр. НИИ сельск. хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. 10.

Барышников Н. Б. Морфология, гидрология и гидравлика пойм. Л.: Гидрометеоиздат, 1984.

Бахмутов В. А., Бахмутов Б. А. Динамика и размещение заготовок ондатры в Ямало-Ненецком национальном округе // Акклиматизация охотн. животн. в СССР. Минск, 1978.

Бахмутов В. А. Возможность использования формулы Смирнова для оценки «оседания» шкурок ондатры // Информ. материалы ИЭРиЖ. Свердловск, 1979.

Богомолов Л. А. Некоторые закономерности изображения природных ландшафтов на аэроснимках на примере тундры // Тр. Моск. ин-та инж. геодезии, аэрофотосъемки и картографии. 1960. Вып. 42.

Бойков В. Н. К вопросу о распределении, численности и видовом составе бурозубок в биотопах лесотундрового Приобья // Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976.

Бойков В. Н. Видовой состав и распределение млекопитающих и птиц в биотопах лесотундрового Приобья // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981.

Бойков В. Н., Бойкова Ф. И. Мышь-малютка в зоне лесотундры низовий Оби // Материалы отчетной сессии лаборатории популяционной экологии позвоночных животных. Свердловск, 1968.

Брауде М. И. Влияние антропогенного фактора на численность водоплавающих Нижней Оби // Материалы V Межвузовской зоогеографической конференции. Казань, 1970. Ч. 2. С. 51—53.

Брауде М. И. Ресурсы водоплавающей дичи в низовьях Оби // Рациональное использование и охрана живой природы Сибири. Томск, 1971.

Брауде М. И. К характеристике весеннего пролета водоплавающих птиц низовья Оби // Тезисы докладов юбилейной конференции ВНИИОЗ. Киров, 1972а. Ч. 2.

Брауде М. И. Состояние численности водоплавающей дичи в пойме Нижней Оби, использование ее запасов и пути их увеличения // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972б.

Брауде М. И. К биологии размножения водоплавающих птиц в низовьях Оби // Тезисы докладов юбилейной конференции ВНИИОЗ. Киров, 1972в. Ч. 2.

Брауде М. И. Весенне-летние миграции пластинчатоклювых птиц на севере Западной Сибири // Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. М., 1975.

Брауде М. И. Динамика численности водоплавающих птиц низовий Оби // Материалы совещания по промысловой орнитологии. М., 1976а.

Брауде М. И. Характеристика линьки водоплавающих птиц в низовьях Оби // Современные проблемы зоологии и совершенствование методики ее преподавания в ВУЗе и школе. Пермь, 1976б.

Брауде М. И. Влияние фактора беспокойства на поведение водоплавающих птиц в период размножения. Управление поведением животных // Тезисы докладов Всесоюзной конференции по поведению животных. М., 1977а.

Брауде М. И. Материалы к сравнительной характеристике мест расположения гнезд и успешности размножения у некоторых видов уток Нижней Оби // Материалы VII Всесоюзной конференции. Киев, 1977б. Ч. 2.

Брауде М. И. Материалы к биологии размножения водоплавающих птиц и задачи рационального использования их ресурсов // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981.

Брауде М. И., Бахмутов В. А. К оценке численности водоплавающих птиц в низовьях Оби в предотлетный период // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. Свердловск, 1986.

Брауде М. И., Дубовик А. Д. Ресурсы водоплавающих птиц нижней и средней Оби // Вопросы зоологии Сибири. Томск, 1979.

Брауде М. И., Набиева Г. Г. Сравнительная характеристика миграций и современное состояние популяций охотничье-промысловых водоплавающих птиц севера Западной Сибири // Миграции птиц в Азии. Новосибирск, 1986.

Бронзова Г. Я. По Обским лугам // Изв. Гос. лугового ин-та. М., 1929. № 4—6.

Бронзов А. Я. Луговые фонды на севере Западной Сибири // Материалы совещания по научно-исследовательской работе на Крайнем Севере. М., 1937. Вып. 13.

Вайсфельд М. А. Горностай. Европейский Север. Северо-восток // Колонок, горностай, выдра. М., 1977.

Васильев А. Г., Бахмутов В. А. Становление популяционной структуры ондатры в Ямало-Ненецком округе: фенетический и морфометрический анализ // V съезд Всесоюзн. териол. об-ва. М., 1990. Том II.

Веденеев П. И. Обследование результатов выпуска ондатры на территорию Полуйской производственно-охотничьей станции (низовья р. Оби) // Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового хоз-ва. 1940. Вып. 12.

Вернадский В. И. Очерки геохимии. М.; Л.: Госиздат, 1927.

Гумилев Л. Н. Изменение климата и миграции кочевников // Природа. 1972. № 4.

Вершинин И. Г. Заливные луга р. Енисей в Игарском районе и приемы их использования и улучшения // Тр. НИИ сельск. хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. 10.

Викторов А. С. Рисунок ландшафта. М.: Мысль, 1986.

Географические условия и особенности природы таежного Прииртышья. Иркутск: Изд-во Ин-та географии СО АН СССР, 1983.

Вильямс В. Р. Собр. соч.: В 12 т. М.: Сельхозгиз, 1949. Т. I; 1950. Т. V.

Владимирский М. Г., Максимов А. А., Пеньковская Е. Ф. Влияние длительных половодий рек Оби на природу и сельское хозяйство поймы // Природ поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Томск, 1963.

Гаврин В. Ф. О некоторых закономерностях видимой весенней миграции водоплавающей дичи в Центральной Палеарктике // Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. М., 1975. Ч. 1.

Гафуров Ф. Г., Скулкин И. М. Экотопологическая характеристика луговых сообществ поймы низовьев Оби // Экология. 1987. № 3.

Гафуров Ф. Г. Фитоиндикация аллювиальных почв поймы северотаежного отрезка Оби (Ботанические исследования на Урале). Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Гвоздецкий Н. А. Физико-географическое районирование Тюменской области. М.: Изд-во МГУ, 1973.

Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Физическая география СССР: Азиатская часть. М.: Изд-во МГУ, 1978.

Горожанкина С. М., Константинов В. Д. География тайги Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1978.

Горчаковский П. Л., Пешкова Н. В. Ранние стадии сукцессий растительности на новейшем аллювии в среднем течении р. Урал // Экология. 1970. № 5.

Григорьев Н. Д. Горностай. Волжско-Камский край // Колонок, горностай, выдра. М., 1977.

Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. (Птицы). Свердловск, 1966. Т. II, вып. 56.

Данилов Н. Н. Изменчивость биогеоценотических процессов в Субарктике // Тезисы докладов II Всесоюзного совещания «Общие проблемы биогеоценологии». М., 1986.

Димо В. Н. Тепловой режим почв СССР. М.: Колос, 1972.

Добровольский Г. В. Геохимические и агрохимические аспекты почвообразования в поймах рек // Растительность речных пойм, методы ее изучения и вопросы рационального использования. Уфа, 1972.

Доспехов Б. А. Методика полевого опыта с основами статистической обработки результатов исследований. 2-е изд. М.: Колос, 1968.

Дружинина Н. П. Структура и продуктивность пойменных сообществ Нижнего Иртыша // Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство. Якутск, 1986.

Дубовик А. Д. Об экологии и запасах гусеобразных Средней Оби // Вопросы зоологии. Томск, 1966.

Дубровский А. Н. Пушные звери Ямальского национального округа // Пушной промысел Ямальского национального округа. М.; Л., 1940.

Дунаева Т. Н., Осмоловская В. И. Материалы по питанию песца Ямала // Тр. Ин-та географии АН СССР. 1948. Т. 41.

Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундр южного Ямала // Материалы к познанию фауны и флоры СССР. М., 1941. Вып. 4.

Дыдина Р. А. Обь-Иртышские луга в пределах Ханты-Мансийского округа // Тр. НИИ сельск. хоз-ва Крайнего Севера. Норильск, 1961. Т. 10.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М.: Изд-во АН СССР, 1947.

Еленевский Р. А. Поймы крупных рек по данным экспедиции по изучению пойм // Тр. совещания геоботаников-луговедов. М., 1927.

Еленевский Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм // Тр. Всесоюзного НИИ болотного хоз-ва. М., 1936.

Ельшин С. В., Шубин С. Е. О питании и распределении птиц миофагов в тундрах Ямала при низкой численности леммингов // Бюл. МОИП. 1983. Т. 88, вып. 2.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных смол в популяциях. М.: Наука, 1984.

Западная Сибирь. Природные условия и естественные ресурсы СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963.

Зархи Г. И. Туляремия в Обдорском районе в 1928 г. // Микробиол. журн. 1929. Т. 8, вып. 3.

Земцов А. А. Основные этапы развития речных долин Западно-Сибирской равнины // История развития речных долин и проблемы мелиорации земель. Новосибирск, 1979.

Зубаков В. А. Палеогеография Западно-Сибирской низменности в плейстоцене и позднем плиоцене. Л.: Наука, 1972.

Иоганзен Б. Г. Природа поймы реки Оби // Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Томск, 1963.

Ильина И. С. Растительность речных долин // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985.

Ильина И. С. Обзорное картографирование растительности поймы р. Оби // Сибирский географический сборник. Новосибирск, 1976. Т. 12.

Исаков Ю. А., Казанская Н. С., Панфилов Д. В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем. М.: Наука, 1980.

Казначеев В. П. Очерки теории и практики экологии человека. М.: Наука, 1983.

Кирсанов В. А. Формирование и развитие кедровников Северного Урала и смежного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1975.

Колесников Б. П. Некоторые вопросы развития лесной типологии // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1967. Вып. 53.

Копеин К. И. Горностай. Урал и прилегающая часть Западной Сибири // Колонок, горностай, выдра. М., 1977.

Кравченко Н. Ф. Химический состав и перевариваемость сена и силоса канареечника с лугов Оби и Иртыша // Растительные ресурсы. Л., 1973. Т. 9, вып. 1.

Крафт В. А. Размножение водяных полевок и факторы, регулирующие их численность в пойме р. Ишим // Зоол. журн. 1965. Т. XLIV, вып. 1.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961.

Кузин П. С. Циклические колебания стока рек северного полушария. Л.: Гидрометеоиздат, 1970.

Кукарцев В. А. Влияние весенних паводков на численность горностая в пойме нижней Оби // Биол. проблемы Севера. Якутск, 1974. Вып. 1.

Куркин К. А. Системное конструирование луговых травосмесей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 4.

Куркин К. А. Системная специфика программирования продуктивно-

сти надземной массы луговых фитоценозов // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск, 1986.

Лавров Н. П. Акклиматизация ондатры в СССР. М., 1957.

Лапо А. В. Следы былых биосфер, или рассказ о том, как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого. М.: Знание, 1987.

Львов Ю. А. К характеристике растительности поймы реки Оби // Тр. Томского ун-та. Томск, 1963. № 152.

Максимов А. А. Распределение водяной крысы по зонам и ландшафтам Западной Сибири // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959а.

Максимов А. А. Размножение и изменение численности водяной крысы в ландшафтах Западной Сибири // Водяная крыса и меры борьбы с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959б.

Максимов А. А. Эколого-эпизотические связи ондатры и водяной крысы // Акклиматизация животных в СССР. Алма-Ата, 1963.

Максимов А. А. Географическое районирование речных долин // Географические проблемы Сибири. Новосибирск, 1972а.

Максимов А. А. Размещение и характеристика популяций водяной крысы в пойме Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, 1972б.

Максимов А. А. Структура и динамика биоценозов речных долин. Новосибирск: Наука, 1974.

Максимов А. А., Николаев Н. С. Опыт зональной характеристики поймы р. Оби по весенне-летним разливам. Среднее и нижнее течение // Изв. СО АН СССР. 1963. Вып. 2, № 8.

Максимов А. А., Мерзлякова Е. П. Характеристика половодий в пойме Оби // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, 1972.

Максимов А. А., Ердаков Л. Н., Сергеев В. Е., Салтыков В. В. Сукцессии населения землероек и грызунов в пойме среднего течения Оби // Сукцессии животного населения в биоценозах поймы р. Оби. Новосибирск, 1981.

Макленнан Х. Семь рек Канады. М.: Прогресс, 1990.

Малик Л. К. Гидрологические проблемы преобразования природы Западной Сибири. М.: Наука, 1978.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1973.

Маркова О. Л., Плиткин Г. А., Андерсон А. Б., Хатькова Н. П. Водные ресурсы бассейна Оби; их естественные колебания и антропогенные изменения // Водные ресурсы тайги. Иркутск, 1984. С. 5—24.

Матвеева Е. П. Биологическая продуктивность лугов СССР (равнинная часть) // Растительные ресурсы. 1974. Т. X, вып. 4.

Махнев А. К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секций Albae и Nanae. М.: Наука, 1987.

Миркин Б. М. О принципах типизации хорологических единиц растительного покрова речных пойм // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 3.

Мишуков Н. П. Кедр сибирский на северном пределе распространения в бассейне Пура и Таза // Природа тайги Западной Сибири. Новосибирск, 1973.

Насимович А. А. Горностай. Общие сведения // Колонок, горностай, выдра. М., 1977.

Нейштадт М. И. О смене природных условий в средней тайге Западной Сибири в голоцене // Палинология в СССР. М., 1976.

Некрасова Т. П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. Новосибирск: Наука, 1972.

Никонова Н. Н., Фамелис Т. В., Шарафутдинов М. И. Растительность урочища Ворнгапугор // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1986.

Никонова Н. Н., Фамелис Т. В. Опыт экологического картирования пойменной растительности // Крупномасштабное картографирование растительности. Л., 1989.

Николаев Н. С. Мелкие млекопитающие поймы Оби в ландшафтно-географических зонах Западной Сибири // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, 1972.

Новиков И. П. Геокриологическая характеристика поймы Оби // Тр. ПНИИИС. 1971. Т. XI.

Номоконов Л. И. Закономерности географического распространения и размещения пойменных лугов великих сибирских рек // Научные чтения памяти Михаила Григорьевича Попова. Новосибирск, 1960. № I, II.

Номоконов Л. И. Краткий обзор пойменных лугов р. Оби // Тр. Вост.-Сиб. биол. ин-та СО АН СССР. 1962. Вып. 1.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н. Возрастные группы и их роль в воспроизводстве популяции водяной крысы в Барабе // Животный мир Барабы. Новосибирск, 1965.

Пантелеев П. А. Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы с ней. М.: Наука, 1968.

Перелешин С. Д. Зимнее питание песца в Ямальском округе // Зоол. журн. 1943. Т. XXII, вып. 5.

Петров И. Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель). Новосибирск: Наука, 1979.

Петрова И. В., Санников С. Н., Рябоконь С. М. и др. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири // Экология. 1989. № 6.

Пешкова Н. В. Запас надземной фитомассы кустарников и его структура на территории стационара «Хадыта» // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск, 1981.

Пешкова Н. В. Изменчивость продуктивности вейника Лангсдорфа на Южном Ямале и в низовьях Оби // Экология. 1982. № 6.

Пешкова Н. В. Продуктивность некоторых луговых сообществ низовий Оби // Человек и ландшафты. Свердловск, 1983.

Пешкова Н. В. Популяционный анализ уровня продуктивности крупнозлаковых лугов Нижнеобского Севера // Экология. 1986. № 1.

Пешкова Н. В. Реальная и потенциальная продуктивность злаковых сообществ. Свердловск: Изд-во УрГУ, 1987.

Попов В. А. Возрастной состав, кормовая база и гельминтозы горностая как индикаторы колебаний численности этого вида // Тр. общества естествоиспытателей при Казанском ун-те. 1947. Т. 57, вып. 3—4.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1960.

Попов В. В., Простотина Н. В., Куцерыб Г. Г. О вспышке туляремии в Ямало-Ненецком округе Тюменской области в 1961 году // Туляремия и сопутствующие инфекции. Омск, 1965.

Попов П. Н., Мамаев С. А. Ель сибирская на Урале (внутривидовая изменчивость и структура популяций). М.: Наука, 1989.

Посохов Е. В. Ионный состав природных вод: Генезис и эволюция. Л.: Гидрометеоиздат, 1985.

Природа таежного Прииртышья. Новосибирск: Наука, 1987.

Пуртов Г. М. Основные пути создания устойчивой кормовой базы молочного животноводства в Ямало-Ненецком национальном округе // Сельское и промысловое хозяйство Ямало-Ненецкого национального округа. Тюмень, 1970.

Работнов Т. А. Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985.

Растительность Западно-Сибирской равнины. Карта. Масштаб 1: 1500000. М.: ГУГК, 1976.

Рахманин Г. Е. Пушной промысел Ямало-Ненецкого национального округа и мероприятия по его рационализации // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использование. Тюмень, 1959.

Роднянская Э. Е. Растительность поймы реки Оби в пределах Бе-

резовского района (краткая характеристика) // Науч. докл. высш. шк. Геол.-географ. науки. 1958. № 4.

Роднянская Э. Е. Типология пойменных ландшафтов на примере реки Оби // Изв. Всесоюзного географического общества. М.; Л., 1960. Т. ХСП, № 1.

Роднянская Э. Е. Типология пойменных ландшафтов на примере р. Оби в пределах таежной зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963.

Роднянская Э. Е. Особенности развития растительности поймы Оби в таежной зоне // Вестн. ЛГУ. 1968. Вып. 4, № 24.

Роднянская Э. Е. Характеристика зональных особенностей растительности поймы реки Оби в таежной зоне // Вестн. ЛГУ. 1969. № 12.

Роднянская Э. Е. Ландшафты и кормовые ресурсы поймы Оби // Физико-географическое районирование Тюменской области. М., 1973.

Рождественский Ю. Ф. Ритм сезонного развития некоторых растений на Полярном Урале // Информ. материалы. Свердловск, 1981.

Рождественский Ю. Ф. Растительные группировки обских лугов Ямало-Ненецкого автономного округа и краткая морфологическая характеристика некоторых видов растений. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985.

Рубцов М. В. Защитная функция лесов вдоль таежных рек. М.: Лесн. пром-сть, 1983.

Сапожников В. В., Никитина Е. В. Нижняя Обь и Обская губа // Изв. Русского географического общества. М.; Петроград, 1923. Вып. 1, том IV.

Санников С. Н., Санникова Н. С., Гришина И. В. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье // Лесоведение. 1976. № 1.

Сдобников В. М. Распространение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале // Тр. Всесоюз. Арктич. ин-та. Л., 1937. Т. 92.

Седых В. Н. Формирование кедровых лесов Приобья. Новосибирск: Наука, 1979.

Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986.

Скалон В. Н. Промысловая фауна Приуральского района Ямало-Ненецкого округа // Омская область. Омск, 1939. № 9.

Скулкин И. М. Пойменные луга низовьев Оби, их продуктивность и пути рационального использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1987.

Сметанин И. С. Почвы поймы реки Оби // Природы поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение. Томск, 1963.

Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959.

Смолоногов Е. П., Вегерин А. И. Комплексное районирование Тюменской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980.

Сосин В. Ф. К морфологии водяной полевки Приобского Севера // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск, 1978.

Сосин В. Ф. Особенности воспроизводства и численность водяной полевки на Ямале // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981.

Сосин В. Ф., Штро В. Г. Распределение и численность песца на Ямале // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск, 1978.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979.

Сочава В. Б. Проблемы физической географии и геоботаники (Избранные труды). Новосибирск: Наука, 1986.

Степанова К. Д. Луга Камчатской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985.

Стогов И. И. Влияние условий зимы на численность водяной крысы // Защита растений от вредителей и болезней. 1959. № 6.

Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961.

Тарасенков Г. Н. Обско-Иртышская пойма и животноводство // Советский Север. 1935. № 2.

Терновский Д. В. Речные долины бассейна Оби как места обитания хищников из семейства куницеобразных // Биологические ресурсы поймы Оби. Новосибирск, 1972.

Тимофеев В. В. Горностай. Предбайкалье и Забайкалье // Колонок, горностай и выдра. М., 1977.

Тихвинский В. И. Хорь, горностай, ласка. М.: КОГИЗ, 1937.

Туров И. С. Биологические группы наземных позвоночных — обитателей речных пойм // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1958.

Фамелис Т. В., Никонова Н. Н. Экологический анализ травянистой растительности поймы Нижней Оби (Ботанические исследования на Урале). Свердловск: УрО АН СССР, 1990.

Федорова О. А. Химический состав кормовых растений, сена и сочных кормов Крайнего Севера // Вопросы развития продуктивного животноводства Крайнего Севера. Тюмень, 1958.

Флеров К. К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири // Изв. АН СССР. 1933. № 3.

Фолитарек С. С., Зыбин А. С., Максимов А. А. Водяная крыса как вредитель сельского хозяйства Западной Сибири // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959.

Формозов А. Н. Очерк экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии. М.: МОИП, 1947.

Ходашова К. С. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения // Материалы по биогеографии СССР. М., 1953. Т. 1.

Худяков П. А. Паводково-пойменный экологический цикл // Водные ресурсы. 1976. № 1.

Черкашина Е. М. Продуктивность бекмании обыкновенной на мерзлотных почвах болотного типа // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1983.

Чесноков Н. И. Промысел ондатры и пути его развития на Тюменском Севере // Проблемы ондатроводства. М., 1965.

Чесноков Н. И. Влияние паводка на популяцию ондатры в пойме Нижней Оби // Экология. 1971. № 5.

Чесноков Н. И. Характеристика паводков как показатель для прогнозирования промысла пушных зверей пойменных биотопов // Вопросы индикац. фенолог. и фенол. прогнозир. Л., 1972.

Чесноков Н. И. О закономерностях акклиматизации ондатры // Экология. 1976 № 6.

Шварц С. С. Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале. Свердловск, 1959а.

Шварц С. С. О некоторых путях приспособлений млекопитающих к условиям существования в Субарктике // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959б.

Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере // Там же. 1959б.

Шварц С. С., Павлинин В. Н., Сюзюмова Л. М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье // Тр. Ин-та биологии. Свердловск, 1957. Вып. 8.

Шенников А. П. Что такое геоботаника. Сов. ботаника. 1934. № 2.

Шепелева Л. Ф. О влиянии половодья на продуктивность лугов поймы Средней Оби // Экология. 1986. № 2.

Шиятов С. Г. Дендрохронология, ее принципы и методы // Проблемы ботаники на Урале. Свердловск, 1973.

Шраг В. И. Опыт классификации пойменных почв // Почвоведение. 1953. № 11.

Щенников А. П. Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: ИИЛ, 1960.

Юдин Б. С. Закономерности распределения насекомоядных млекопитающих в Западной Сибири. Вопросы териологии // Общая и региональная териология. М., 1988.

Dennis I. G., Tieszen L. L., Vetter M. A. 4. Seasonal dynamics of above — and belowground production of vascular plants at Barrow, Alaska // Veg. and Prog. Ecol. Alaskan Arct. Tundra. N-Y. 1978.

Errington P. L. On the hazards of overemphasizing numerico fluctuationas in studies of «Cyclic» pheuomena in muckroy populations // Wildlife Management. 1954. V. 18, N 1.

Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (Ranunculus repens). I: The dynamics of ramets in contrasting habitats // Ecol. 1981. V. 69, N 3.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ (*В. В. Плотников*) 3

Глава 1. ПОЙМЕННЫЕ ПРИРОДНО-ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ КОМПЛЕКСЫ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ ОБИ (*Ф. Г. Гафуров*) 11

1.1. Геоморфологический комплекс поймы . . . 13
1.2. Гидрология и гидрогенные процессы поймы 15
1.3. Экотопологическая характеристика пойменных микроландшафтов 17
1.4. Виды микроландшафтов 19
1.5. Некоторые аспекты эволюции пойменных ландшафтов 30

Глава 2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ОСНОВЕ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЫ (на примере ключевого участка в пойме Нижней Оби) (*Н. Н. Никонова, Т. В. Фамелис*) 32

Глава 3. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ НИЖНЕГО ОТРЕЗКА ОБИ И КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ (*Ю. Ф Рождественский*) 47

3.1. Гидрологический режим 49
3.2. Растительные группировки, их урожайность и краткая морфологическая характеристика отдельных видов растений 51

Глава 4. ФОРМИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА АЛЛЮВИАЛЬНОМ СУБСТРАТЕ (*Н. В. Пешкова*) 64

Глава 5. ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ И ЕЕ ДИНАМИКА (*М. И. Скулкин*) 76

5.1. Общая характеристика продуктивности типичных луговых сообществ 78
5.2. Разногодичная изменчивость продуктивности естественных пойменных лугов 80
5.3. Продуктивность ежегодно скашиваемых лугов и ее разногодичная изменчивость 83
5.4. Сезонная динамика продуктивности и отавность 89

Глава 6. ЛЕСНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМЫ НИЖНЕЙ ОБИ (*Б. А. Миронов, Л. И. Агафонов*) . . 92

Глава 7. ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ (*Л. Ф. Семериков*) 117

7.1. Естественно-историческая характеристика Западно-Сибирской равнины 118
7.2. Методы исследований 121
7.3. Результаты и их анализ 125
7.4. Заключение 131

Глава 8. МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ПОЙМЫ НИЖНЕЙ ОБИ (*В. С. Балахонов, Н. А. Лобанова*) 133

8.1. Распространение мелких млекопитающих в пойме 138
8.2. Распределение по биотопам ключевого участка и численность мелких млекопитающих при разных режимах половодья 144

Глава 9. ЭКОЛОГИЯ ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ, ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ РЕСУРСОВ (*М. И. Брауде*) 153

9.1. Весенняя миграция 153
9.2. Размножение 156
9.3. Линька 162
9.4. Осенняя миграция и зимовки 169
9.5. Современное состояние ресурсов гусеобразных и задачи их рационального использования 170

Глава 10. ПРОМЫСЛОВЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ НИЖНЕЙ ОБИ (*В. Ф. Сосин*) 174

10.1. Водяная полевка 175
10.2. Горностай 186
10.3. Ондатра 191

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 197

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 203

ПРИРОДА ПОЙМЫ НИЖНЕЙ ОБИ

Рекомендовано к изданию
Ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН
по плану выпуска 1992 г.

Редактор С. С. Гаврилова
Художник М. Н. Гарипов
Техн. редактор Е. М. Бородулина
Корректоры Г. К. Лохнева, Н. В. Каткова

НИСО № 203(90)—1752. Сдано в набор 14.10.91. Подписано в печать 28.04.92. Формат $60\times90^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 2. Печать высокая. Гарнитура литературная. Усл. печ. л. 13,5. Уч.-изд. л. 15. Тираж 600. Заказ № 475. Цена 4 р. 50 к.

Институт экологии растений и животных, 620219, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202.
Типография изд-ва «Уральский рабочий», 620219, Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.