

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ
и АНТРОПОГЕННОЙ ДИНАМИКИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ
им. А.Н. СЕВЕРЦОВА

Чтения
памяти академика
В.Н. СУКАЧЕВА

ПРОБЛЕМЫ
АНТРОПОГЕННОЙ
ДИНАМИКИ
БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Доклады на VIII ежегодном чтении памяти
академика В.Н. Сукачева

Ответственный редактор
чл.-корр. АН СССР И.А. ШИЛОВ



МОСКВА
"НАУКА"
1990

УДК 504.7.06

Проблемы антропогенной динамики биогеоценозов. - М.: Наука, 1990. -
87 с. - (Чтения памяти академика В.Н.Сукачева; УШ). ISBN 5-02-004709-0.

В сборнике рассматриваются различные вопросы антропогенной динамики биогеоценозов различных природных зон страны (тундровой, лесной, пустынной), а также действие ионизирующей радиации на биогеоценозы, проблемы рекреационного природопользования и оптимизации техногенных ландшафтов.

Для биологов, экологов, специалистов в области рационального природопользования и мониторинга живой природы.

Рецензенты:

Ю.П.Алтухов, Ю.Г.Пузаченко

ч I903040000-454 497-90, I пол.
042(02)-90
ISBN 5-02-004709-0

© Издательство "Наука", 1990

Биогеоценологические исследования на Ямале

В.Н.Большаков, П.Л.Горчаковский, Л.Н.Добринский,
М.А.Магомедова, Л.Ф.Семериков

Природные ресурсы севера Западной Сибири в настоящее время интенсивно осваиваются. Скорость и масштабы этого процесса беспрецедентны, в связи с чем возникают серьезные проблемы с охраной тундровых и лесотундровых экосистем. Любые природоохранные мероприятия должны базироваться на знаниях закономерностей функционирования конкретных биогеоценозов. Поэтому публикация обзорных работ подобного плана по отдельным регионам представляется нам целесообразной и своевременной. Разумеется, в рамках одной статьи даже в конспективной форме невозможно осветить результаты всех проведенных на полуострове Ямал исследований по обсуждаемым вопросам. Исходя из этого, принцип подбора материала заключался в том, чтобы, с одной стороны, отметить наиболее важные биогеоценологические исследования, а с другой - обратить внимание на те публикации, которые помещены в изданиях, не всегда доступных для широкого круга научных работников (информационные сборники, материалы отчетных сессий и т.п.)*. Кроме того, учитывая тесную связь популяционных и биогеоценотических процессов, мы сочли необходимым упомянуть также и о работах зоологического и ботанического направления, которые являются первоосновой экосистемного анализа природных сообществ.

Комплексное изучение биогеоценозов на севере Западной Сибири было начато в 1966 г. на базе стационаров "Харп" и "Хадыта" в связи с включением Института экологии растений и животных УрО АН СССР в работы по Международной биологической программе (МБП). В исследованиях принимали участие ботаники, зоологи, почвоведы, микробиологи, биофизики.

Стационар "Харп" находится в Ямalo-Ненецком национальном округе Тюменской обл., в 13 км к северу от г.Лабытнанги. Общая площадь его - 380 га. Территория стационара представляет собой несколько приподнятый участок всхолмленной равнины, расположенный близ северной окраины зоны лесотундры Зауралья. Для этого района характерны лиственничные редколесья, образованные лиственницей сибирской *Larix sibirica*, в сочетании с тундрами и болотами. Тундровые сообщества стационара очень разнообразны и подразделяются на такие группы ассоциаций: щебнистые, лишайниковые, зеленомошно-кустарничковые, кустарниковые (ерниковые с карликовой береской *Betula nana*). В некоторых типах тундр выражена пятнистость, обусловленная разрывами растительной дернины

* В статье освещаются работы только сотрудников Института экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР. Обзор исследований по водным экосистемам не дается. Обсуждаются материалы, полученные не только на Ямале, но и на прилегающих территориях.

при промерзании почвы и грунта. Лесная растительность представлена ерниково-зеленоштыревым; ерниково-разнотравным; пушицево-осоковым и пушицево-кустарничковым лиственничным редколесием. Депрессии рельефа заняты болотами. Преобладает низинный тип болот, представленный ассоциациями осоково-гипновых, осоковых и вахтово-сабельниковых болот (Горчаковский, Добринский, 1972).

Стационар "Хадыты" на южном Ямале расположен в нижнем течении одноименной реки, впадающей в р.Обь чуть севернее Полярного круга. Несмотря на то что все течение р.Хадыты находится в тундровой зоне, ее долина имеет высокую облесенность (в районе нижнего и среднего течения в древостое преобладают береза, лиственница и ель). Это один из наиболее далеко продвинутых в тундру островов лесной растительности. Площадь бассейна Хадыты составляет около 3,3 тыс. км², из которой на долю лесов приходится около 8,0 тыс. га (Плотников, 1984).

На этих стационарах проводится широкий спектр исследований: по изучению биогеоценозов южной тундры и лесотундры, оценке их продуктивности; установлению взаимосвязи между структурой биогеоценозов и их стабильностью и продуктивностью; накопление материалов по биомассе фоновых видов в различных типах биогеоценозов тундры и изучение динамики биомассы в зависимости от колебаний внешних факторов; определение оптимальной плотности населения грызунов в фитоценозах; изучение закономерностей использования энергии в разных звеньях цепей питания в зависимости от структуры биогеоценоза и конкретной конstellации внешних факторов; выявление характера воздействия промысла разной интенсивности на структуру, динамику численности и продуктивность популяций животных. Научное руководство этими работами осуществляли академик С.С.Шварц, доктора биол. наук П.Л.Горчаковский, Н.Н.Данилов и В.С.Смирнов.

В преобладающем большинстве случаев при сборе полевого материала на стационарах используются общепринятые методы ботанических, зоологических, микробиологических и почвенных исследований. Однако некоторые методики были разработаны специально для оценки биогеоценотической роли гетеротрофов с учетом всех форм их воздействия на первичную продукцию, учета надземной и подземной фитомассы гипоарктических кустарничков и определения численности мышевидных грызунов без их отлова. На их характеристике следует остановиться более подробно.

Необходимость сосредоточить внимание на интегральной оценке роли животных в функционировании экосистем стала особенно ясной при детальном выяснении масштабов не только прямого (изъятие определенной части фитомассы), но и косвенного их влияния на ход биогеоценотических процессов. многими исследователями убедительно показано, что в большинстве случаев это косвенное влияние оказывается значительно более существенным (Арманд и др., 1971; Злотин, Ходашева, 1974; Динесман, 1966; Динесман, Шмальгаузен, 1967).

Существующие методы интегральной оценки воздействия травоядных животных на растительные ассоциации основаны на определении масштабов изменений продуктивности фитоценозов на контрольных (изолированных) и опытных (заселенных животными) участках (Злотин, Ходашева, 1974; Смирнов, Токмакова, 1974, и др.). Технические приемы, с помощью которых проводятся подобные исследования, довольно просты и не требуют сложного оборудования (в этом их преимущество). Однако получение материалов для сравнительного анализа продукции растительных сообществ (в общепринятых показателях) на сопряженных парах участков связано с большими затратами сил и времени. Этот существенный недостаток присущ всем модификациям данного подхода, что затрудняет получение большого количества повторностей, необходимого для статистической обработки результатов. Кроме того, при слабом повреждении растительных сообществ животными (5-6%) бывает нелегко уловить разницу фитомассы на контрольной и опытной площадках, что свидетельствует о невысокой разрешающей способности подобных методов (Смирнов, Токмакова, 1974).

Исходная предпосылка, которой руководствовались при разработке данной методики сотрудники Института экологии растений и животных УрО АН СССР, заключалась в следующем. Для каждого биогеоценоза характерен определенный тип динамики баланса углекислого газа, который в вегетационный сезон обуславливается в основном изменениями активности фотосинтеза и дыхания растений и интенсивности поступления CO_2 из почвы. Естественно было предполагать, что травоядные животные при достаточно высокой их численности могут значительно снижать количество поглощаемого фитоценозом углекислого газа. Это позволяет считать перспективным использование данных по динамике баланса CO_2 в биогеоценозах с целью определения степени влияния консументов на растительные сообщества (Добринский, и др., 1978).

Величина годичного прироста гипоарктических кустарников и кустарничков может быть оценена по разности между биомассой, измеренной в начале и в конце вегетационного периода. Однако использование этого метода в подобных сообществах чрезвычайно трудоемко, а при недостаточном количестве площадок не дает надежных результатов. Более точно величину прироста можно определить, зная массу побегов текущего года и годичный прирост побегов прошлых лет. Масса побегов текущего года определяется путем расчленения общей биомассы исследуемых видов на структурные элементы. При этом точность учета ее оказывается в три раза выше, чем точность определения этого показателя по разности биомасс. Прирост побегов прошлых лет (безлистных), определенный путем деления среднего веса ветви на средний ее возраст, укладывается в ошибку определения биомассы побегов прошлых лет. Поэтому за годичную продукцию гипоарктических кустарничков можно принимать массу побегов текущего года (Андреяшкина, 1987).

Завершая краткое описание оригинальных методик, применяющихся в процессе биогеоценологических исследований на стационарах "Харп" и "Халты", отметим, что для количественных исследований зоогенных по-

вреждений растительности травянистых сообществ В.С.Смирновым и С.Г. Токмаковой (1974) модифицирован метод, основанный на подсчетах числа побегов на повреждаемых и неповреждаемых площадках, что сводит вмешательство исследователя в наблюдаемые явления к минимуму. Подобный подход позволяет пронаблюдать и количественно оценить соотношение процессов изъятия растительного материала и компенсаторных реакций растительных сообществ.

В процессе организации исследований на стационарах "Харп" и "Хадыта" (в особенности при увязывании данных о первичной и вторичной продуктивности субарктических природных комплексов) возникла необходимость определить общие принципы подхода к их проведению, исходя из теоретических положений биогеоценологии. По этому поводу один из руководителей работ на стационарах по программе МБП Н.Н.Данилов (1977) писал следующее: "Несмотря на то что плодотворность интегрального подхода к явлениям природы была показана еще В.В.Докучаевым (...) и Г.Ф.Морозовым (...), ботанические, зоологические и почвенные исследования долго оставались обособленными друг от друга. Это можно объяснить рядом причин. Одна из них заключалась в том, что основное внимание концентрировалось на связях между видами и группами организмов, в результате чего цельная картина взаимодействий в биоценозе не складывалась. Когда установили основные связи многих компонентов, например, трофические связи в виде системы цепей питания, получалась такая сложная система взаимоотношений видов, в которой трудно было разобраться и выявить наиболее существенные общие закономерности, так как внимание обычно фиксировалось на частных связях, а не на общих процессах.

Соединение всех знаний о компонентах биогеоценозов и связях между ними возможно лишь вокруг процессов, характеризующих всю систему в целом. Такими процессами могут быть функциональные свойства целой системы. При таком подходе отдельные компоненты, в соответствии со спецификой своих биоценотических связей, образуют систему, объединяясь свойственной им функциональной ролью в общем процессе. Основатель биогеоценологии В.Г.Сукачев (1965) в характеристику биогеоценоза, кроме однородности состава его компонентов и особой специфики взаимодействия между ними, включил определенный тип обмена веществом и энергией между компонентами. Это имеет принципиальное значение, так как именно участие в процессах превращения вещества и энергии функционально объединяет все компоненты и делает необходимым при изучении отдельных из них оценивать долю их участия в общем процессе" (с. 3-6).

Исследования на стационаре "Харп"

С 1966 по 1971 г. на стационаре "Харп" проводились работы по изучению первичной продуктивности биогеоценозов. Составлена карта растительности стационара, сделано подробное описание всех растительных ассоциаций. Проведены почвенные исследования, определены запасы надземной и подземной фитомассы в наиболее типичных растительных сообществах.

вах. Проведено описание фауны наземных позвоночных и членистоногих; установлен состав и изучена динамика микрофлоры почв лесотунды; дендрохронологическими методами реконструированы климатические условия прошлого; оценен поток энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах. Изучена грибная флора стационара "Харп" и смежных территорий; определены суточные изменения ассимиляции углекислоты у некоторых растений лесотунды Зауралья. Ниже приводятся наиболее важные выводы из сделанных на стационаре работ.

В тундре и лесотундре стационара "Харп" выделено 10 типов почв, образующих две надтиповые группы: а) почвы со свободным внутрипрофильным дренажем на легких и слоисто-щебнистых породах с малольдистой мерзлотой (подбуры, подзолистые и подзолисто-глеевые Al-Fe-гумусовые, аллювиальные дерново-глеевые); б) почвы с затрудненным дренажем на суглинистых, глинистых и слоистых породах с льдистой водонепроницаемой мерзлотой (криогенно-глеевые гомогенные и дифференцированные, в том числе Al-Fe-гумусовые, болотно-тундровые, болотные и аллювиально-болотные). Установлено, что ведущими почвообразовательными процессами в тундровых автономных почвах являются криогенез и глеообразование. Возможность элювиальной дифференциации почв зависит от соотношения этих процессов и определяется в конечном счете глубиной сезонного оттаивания почв. Под влиянием промерзания происходит дегидратация, конденсация и прочное закрепление на поверхности почвенных силикатов гумуса и способных к миграции продуктов почвообразования. В связи с воздействием глеообразования в теплый период они вновь переходят (не полностью) в подвижное состояние. Следствиями такого сезонно-циклического, неполностью обратимого изменения коллоидно-химического состояния продуктов почвообразования является подвижность и агрессивность гумуса, а также торможение элювиальных и элювиально-латеральных процессов. Почвенный криогенез и многолетняя мерзлота, препятствуя элювиальной химической дифференциации почв, играют таким образом роль геохимического барьера (Фирсова, Дедков, 1974; Дедков, 1974).

В 1966 г. на территории стационара "Харп" начаты микробиологические исследования. Полученные материалы свидетельствуют о том, что наиболее высокой биогенностью обладают тундровые поверхностно-глеевые почвы, где численность микроорганизмов исчисляется в миллионах. Минимальное количество их, исключая слаборазвитые почвы и моренный элювий, выявлено в подзолистой иллювиально-железисто-гумусовой почве. Основная бактериальная масса концентрируется в торфяном слое профиля. С глубиной происходит резкое снижение численности микроорганизмов. Нередко на границе с мерзлотой наблюдается более высокое, чем в лежащих выше горизонтах, их содержание. Почвенно-климатические условия Севера, а также дефицит азота в почвах тормозят бактериальное разложение целлюлозы. Целлюлозоразлагающие бактерии во всех изученных почвах отсутствуют, и разложение клетчатки идет исключительно за счет микроскопи-

ческих грибов и лишь в отдельных случаях – актиномицетов. Максимальное развитие всех групп микроорганизмов наблюдается во второй половине июля. Количество бацилл и бактерий, усваивающих аммиачные формы азота, увеличивается к концу вегетационного периода, в то время как активность других групп микроорганизмов снижается (Кулай, Ищенко, 1974).

В результате флористического обследования территории стационара "Харп" было выявлено 166 видов цветковых и высших сосудистых растений. Наибольшим числом видов представлены семейства осоковых, сложноцветных и злаков (по 14–16 видов). Характерная особенность флоры стационара – малое число (43) видов однодольных растений и отсутствие многих типичных арктических и восточноарктических форм злаков. Анализ жизненных форм растений по системе Х. Раункиера показал резкое преобладание гемикриптофитов и криптофитов, что связано с неоднородностью местообитаний и суровостью экологических условий. К числу наиболее широко распространенных и имеющих большое ценотическое значение видов мохообразных на территории стационара относится 87, из них 36 – мхи субстратов со слаборазвитыми почвами или участков с нарушенной дерниной. Лихенфлора стационара содержит 65 видов, которые впервые указываются для этого региона. Господствуют виды с бореально-планбореальным и циркумполярно-голарктическим высокогорным типом ареала. Фенология основных ценозоообразователей растительных сообществ лесотундры Приобского Севера подтверждает определяющую роль экологических и погодных условий в формировании феноритмы сообществ. В исследованных тундровых сообществах установлена связь хода цветения с температурными условиями. По запасам надземной фитомассы сообщества территории стационара "Харп" располагаются в следующем порядке: тундры щебнистые – 1–9 ц/га; моховые – 9,5–12 ц/га; луга – 30 ц/га; группировки прибрежно-водной растительности – 40 ц/га; болота – 42 ц/га; ерники, бугристые и багульниковые тундры – 93–140 ц/га; редколесья – 164 ц/га, из них 84 ц/га – нижние ярусы; ивняки – 173 ц/га. Усредненный запас надземной фитомассы суши стационара составляет 102,2 ц/га (Троценко, 1974; Горчаковский, Троценко, 1974; Мартин, 1974; Гашева, 1974; Игoshева, 1988).

В период с 1974 по 1978 гг. были получены материалы по суммарной продукции надземных частей растений ряда сообществ стационара "Харп". Установлено, что в лесотундре Зауралья годичная продукция надземной фитомассы равна в лузазелеуриево-лишайниковой тундре 60 г/м^2 , в арктоусово-кустарничковой I34, в ерниково-кустарничково-моховой I77, в ерниково-моховой с морошкой I63, в багульниково-сфагновой I46 г/м^2 . Цветковые растения в щебнистых тундрах составили 76–98%, в моховых типах тундр 59–64%. Участие мхов в производстве органического вещества значительно в моховых типах тундр (30–40%), мало в щебнистых тундрах (1–3%). Роль лишайников в создании органического вещества опущена только в лузазелеуриево-лишайниковой тундре (21%). Годичная

продукция в щебнистых тундрах составила 10–16% общих запасов надземной фитомассы, в моховых – 20–23% (Андреяшкина, 1981).

Н.И.Андреяшкиной и Ю.Г.Андреяшкиным (1981) проведено изучение разногодичной изменчивости продукции надземной биомассы в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков. Установлено, что ернико-кустарничково-моховая тundra характеризуется доминированием сильно-го эдификатора (ерника), поэтому влияние погодных условий на годичный прирост опосредовано ценотической средой. Величина прироста здесь в первую очередь зависит от биомассы многолетних частей растений (чем больше биомасса, тем меньше влияние погодных условий на величину прироста). Луазелеуриево-лишайниковая тundra не имеет сильноэдификаторных доминантов с большим запасом биомассы, подобных ернику, поэтому величина прироста определяется в основном влиянием погодных условий, а не ценотической обстановки. В зависимости от состава, структуры и запаса биомассы многолетних побегов в разных типах тундровых сообществ в регуляции величины прироста на первое место выходят или погодные, или ценотические условия. Погодные условия вносят элемент нестабильности, ценотические выступают как фактор стабилизации величины прироста.

Для понимания динамических тенденций лесной растительности на ее полярном пределе с помощью дендрохронологического метода реконструировались климатические условия прошлого (главным образом термический режим вегетационного периода). Для Полярного Урала, низовьев р.Оби, Ямала, низовьев р.Пур, С.Г.Шиятовым (1981) получены дендрошкалы протяженностью 300–380 лет по лиственнице и ели. Для низовьев р.Таз получена дендрошкала протяженностью 687 лет (с 1103 г.) с использованием древней древесины из Мангазейского городища. Анализ погодичной изменчивости прироста древесных растений вдоль этого профиля протяжением 600 км (параллельно полярной границе леса) показывает, что наблюдается довольно согласованный ход изменения величины прироста. Это свидетельствует о том, что основными и общими факторами, определяющими величину прироста, являются климатические, в частности, климатический режим вегетационного периода. В полученных дендрошкалах хорошо прослеживается циклический характер изменения темпов роста деревьев. За последние 3–4 столетия наиболее четко выражены полуторавековой (160 лет), вековой (80–90 лет) и 22-летний циклы. В настоящее время (приблизительно с 1965 г.) наблюдается ухудшение термических условий и снижение прироста деревьев на полярном пределе произрастания (что совпадает с исходящими ветвями векового и 22-летнего циклов).

В течение ряда лет на базе стационара "Харп" проводились исследования фотосинтеза и фотосинтетической продуктивности некоторых растений лесотундры (Нифонтова, Королев, 1974). Определена потенциальная интенсивность фотосинтеза растений в суточном цикле у пяти видов лишайников, двух видов мхов и двенадцати видов высших растений. Установлено, что у всех изученных растений круглосуточный фотосинтез наблюда-

ется в период летних полярных дней (в июле). В августе по мере снижения интенсивности и продолжительности суточного освещения значительно снижается "ночная" ассимиляция CO_2 растениями. Колебания потенциальной интенсивности фотосинтеза растений лесотундры можно изобразить в виде одновершинной, реже двухвершинной кривой. При этом ход фотосинтеза в течение суток четко следует изменениям температуры воздуха и освещенности. В случае двухвершинных кривых дневные депрессии фотосинтеза (при насыщающих значениях углекислоты) связаны либо с понижением содержания влаги в листьях, либо с перенасыщением их продуктами фотосинтеза и нарушением оттока ассимилянтов. Наибольшая активность потенциального фотосинтеза характерна для *Arctus alpina* и *Salix lanata* (50–60 мг CO_2 на 1 г. сухого веса в час), наименьшая – для лишайников и мхов (4,7–15 мг CO_2 на 1 г в час). Изученные растения в утренние часы (с 7 по 11 ч.) довольно быстро достигают максимальных величин потенциальной интенсивности фотосинтеза. Характерна отчетливо выраженная углеводная направленность фотосинтетического метаболизма (до 45–88% всего поглощенного растениями C^{14} включается в сахарозу, фруктозу, глюкозу, олигосахара и т.д.), при этом основной формой растворимых углеводов является сахароза.

Обзор наземных членистоногих, главным образом насекомых, стационара "Харп" дан В.Н.Ольшвангом (1974). Состав насекомых оценивается в 350–400 видов. Наибольшим числом представлены двукрылые и жуки. Биомасса насекомых и пауков в среднем составляет 800–900 мг/м², хотя в пойменных лугах, в кустарниках может достигать 2 г/м² и более.

Изучение потока энергии через сообщество листогрызущих насекомых ивы в тундровых биогеоценозах проведено И.А.Богачевой (1974). Установлено, что сообщество насекомых, связанных с ивой, включает в Приобском Севере десятки видов, но более 90% их биомассы приходится на долю двух видов пилильщиков рода *Nematus* и листоеда *Phytodecta pallida* L. На открытых тундровых участках и участках кустарниковых зарослей была определена продукция этих трех видов и потребленная ими за лето биомасса листьев ивы. Установлено, что на тундровых участках потребляется около 2% биомассы листьев, а на участках кустарниковых зарослей – 10% и более; продукция второго трофического уровня составляет соответственно около 0,2 и 0,8%. Таким образом, в более сложных сообществах продукция, создаваемая на первом трофическом уровне, используется более полно.

Достаточно подробно на стационаре "Харп" и прилегающих территориях были исследованы взаимоотношения растений и насекомых-фитофагов ивовых, бересковых и ольховых консорций. Установлен видовой состав консорций основных древесных растений низовьев р.Оби, его пространственные и временные изменения (Богачева, 1980). Оценена степень изъятия фотосинтезирующей поверхности насекомыми филлофагами у восьми видов древесно-кустарниковых и восьми видов травянистых растений, пространственная (локальная, биотопическая, индивидуальная) и временная (се-

зонная, разногодичная) изменчивость этого показателя (Богачева, 1983). Показано, что основными причинами пространственной изменчивости являются абиотические факторы, а временной изменчивости – еще и разнокачественность листьев кормовых растений (Богачева, 1984, 1986а, б, 1987). Выявлены основные факторы динамики численности некоторых групп филлофагов (Богачева, 1986б). В природе и эксперименте изучена реакция древесных растений Севера на воздействие филлофагов; для биотопов с повышенной плотностью филлофагов установлено снижение поврежденности в годы высоких нагрузок на растительность (Богачева, 1979, 1987). В последние годы интенсивно изучается быстрая реакция растений на повреждения листьев филлофагами, возможность межвидовых взаимодействий и энергетика насекомых (Богачева, 1983).

Сумчатые грибы как компоненты растительных сообществ Полярного Урала изучены Л.К.Казанцевой и А.В.Сирко (1974), а материалы к флоре базидиальных грибов лесотундры получены Н.Т.Степановой и Л.К.Казанцевой (1974). В результате исследований выявлено 85 видов сумчатых грибов, прослежена их приуроченность к определенным субстратам и биотопам. Видовой состав и обилие грибов, участвующих в разложении растительных остатков, зависят от количества и качества растительного опада и экологических условий. Большое разнообразие и обилие сумчатых грибов характерно для фитоценозов с участием ольхи. Составлен систематический список 59 видов грибов-базидиомицетов, впервые отмеченных в лесотундре. Они относятся к 9 семействам и 38 родам. Для каждого вида указаны субстрат, местонахождение, время появления и некоторые биологические характеристики.

Птицы и членистоногие в биогеоценозах стационара "Харп" исследовались Н.Н.Даниловым (1974б). Получены данные о численности и биомассе этих групп животных. На их основе составлена схема потока энергии на тундровом участке стационара. Наиболее полно в ней отражены энергетические связи птиц. Для членистоногих представлена энергетическая стоимость биомассы, для личинок пилильщиков определена потребляемая с кормом энергия.

Исследования на стационаре "Хадыта"

Идея организации стационарных исследований на Южном Ямале (в бассейне р.Хадытаяхи) принадлежит академику С.С.Шварцу. С 1956 г. сотрудниками Института экологии растений и животных УрО АН СССР начаты регулярные экологические исследования в окрестностях бывшей фактории "Хадыта" (Добринский, 1962; 1966; Данилов, 1966; Пястолова, 1971; Шварц, Пястолова, 1971; Шварц, Ищенко, 1971; Павлинин, 1971 и др.).

Следует подчеркнуть, что, хотя бассейн р.Хадыты и занимает всего около 3% территории Ямала, в силу повышенной продуктивности его биогеоценозов, их исключительного типологического разнообразия и видовой насыщенности он является уникальным природным объектом полуострова. Достаточно отметить, что площадь хадытинского таежного массива составляет,

по грубой оценке, около 7% площади всех лесов Ямала. По запасам древесины доля хадытинского лесного массива, по-видимому, приближается к 10% общего запаса ямальских лесов.

Многие виды растений и животных находятся здесь на северном пределе своего географического распространения и при детальном исследовании обнаруживают специфические морфогенетические приспособления к условиям Субарктики, реализующиеся на организменном, популяционном и биоценологическом уровнях (Шварц, 1963; Данилов, 1966; Шварц, Ищенко, 1971; Плотников, 1984).

Продуктивность растительных сообществ стационара "Хадыта" и влияние грызунов на травяной покров полигонов подробно исследованы Н.В.Пешковой (1977). Установлено, что в год сплошного повреждения фитофагами зарослей травянистых однодольных происходит значительное (не менее чем на 80%) восстановление числа побегов за счет появления новых побегов из почек возобновления первого порядка (это характерно для осок *Carex aquatilis*, *C.globularis*). Однако эти побеги, проходящие неполный период вегетации, не достигают нормальных размеров, и запас их биомассы к концу вегетационного периода в лучшем случае составляет половину ненарушенного запаса. Растения, восстанавливающие (примерно до 90%) запас биомассы за счет отрастания поврежденных листьев (пушицы, *Carex hyperborea*), истощают запас пластических веществ в корневищах и не всегда успевают его восполнить в размерах, достаточных для поддержания исходной численности на следующий год. Поэтому если результаты воздействия грызунов в начале вегетационного периода могут быть нейтральными для сообщества, то в конце вегетационного периода они приводят к последующему снижению численности побегов. Если пики численности травоядных грызунов повторяются часто, и при этом не происходит смены кормовых территорий, то в ходе многолетней "зоогенной" динамики численности травянистых однодольных процессы неполного восстановления, возможно, будут преобладать. Не случайно запасы надземной биомассы пушиц на исследованном участке субарктической тундры оказались такими же, как в условиях арктической тундры. Периодически повторяющиеся максимальные нагрузки на травянистые ценозы – один из важнейших факторов, определяющих динамику растительного покрова тундровых полигонов.

Кроме полевых наблюдений, на базе стационара "Хадыта" проведена большая серия экспериментов в природных условиях. Эти эксперименты направлены на выяснение закономерностей взаимоотношений мелких млекопитающих-фитофагов с растительностью. На примере изучения жизнедеятельности серых полевок показано влияние фитофагов на структуру и продуктивность растительных ассоциаций, а также на динамику углекислотного баланса в биогеоценозах (Добринский и др., 1983).

Установлено, что взаимоотношения мелких травоядных млекопитающих с растительностью включают в себя как закономерности развития фитопродукции и реакций фитоценозов на повреждения, так и процессы, происходящие

в популяциях этих животных. Интенсивность накопления органического вещества растениями зависит в первую очередь от микроклиматических условий, степени повреждения их животными и фазы вегетации. Величина же отторгаемого полевками растительного материала в природных условиях определяется их численностью, характером распределения по территории, а также возрастным составом, т.е. связана со структурой и численностью популяций фитофагов. При этом, видимо, внутрипопуляционные механизмы должны работать в направлении создания такой популяционной структуры, которая бы обеспечивала наибольшую утилизацию кормовых ресурсов (и соответственно наибольшую продуктивность популяции) при наименьшем отрицательном влиянии животных на развитие растительного покрова. Следует иметь в виду, что несмотря на сравнительно небольшое потребление грызунами потенциально доступной пищи, в различных экологических ситуациях даже малый урон фитомассы может приводить к значительным потерям урожая растительности или к стимуляции первичной продуктивности. Поэтому в сложившихся экосистемах должны существовать популяционные механизмы, препятствующие увеличению сверх оптимума потерь фитопродукции. Работа таких механизмов отражается, например, в зависимости размещения кормовых участков от веса (энергетических потребностей) полевок, смещения их пространственного распределения без уменьшения плотности населения; в специфическом характере динамики численности и возрастного состава популяции.

Полученные материалы были использованы для построения динамической модели, в которой увязывались друг с другом результаты исследований по трем основным направлениям: изучению первичной продуктивности и ее динамики в естественных условиях, экспериментальному исследованию влияния серых полевок на продуктивность луговых ассоциаций, выявлению пространственной и возрастной структуры популяций этих грызунов. Общий анализ результатов моделирования показывает, что процессы, происходящие в популяциях консументов, играют важную роль в биогеоценотической регуляции и направлены на оптимизацию популяционной структуры. В модели не учтено много других факторов, которые могут существенно влиять на характер взаимоотношений грызунов с растительным покровом. Однако уже такое, весьма упрощенное представление об этих взаимоотношениях как о функциональном единстве дает основание считать, что биоценотические процессы тесно переплетаются с популяционными процессами, а характер последних отражает достаточно длительную синэволюцию основных компонентов биогеоценозов.

В процессе изучения взаимоотношений консументов и продуцентов с помощью методики, предусматривающей применение оптико-акустических газоанализаторов на малые концентрации CO_2 , были получены "побочные" результаты, характеризующие динамику углекислотного обмена в растительных ассоциациях Южного Ямала и микробиологическую активность почв. Показано, например, что тундры и тундровые болота при низких значениях освещенности связывают углекислый газ более эффективно, чем луговые

ассоциации, однако абсолютные значения величин видимого фотосинтеза в луговых сообществах значительно выше, чем в тундровых и болотных. Результаты изучения почвенного потока CO_2 позволяют считать, что в большинстве случаев его величина связана с температурой поверхности почвы, т.е. в луговых растительных группировках Южного Ямала зона активных процессов расположена в самом верхнем слое почвы. В тундровых и болотных ассоциациях от 75 до 100% CO_2 , связанного в процессе видимого фотосинтеза, поступает из почвы. Эксперименты по выяснению доли различных компонентов в общем потоке углекислоты из почвы и ориентировочные расчеты показывают, что в луговых сообществах Южного Ямала существенная доля (около 77%) общего потока CO_2 из почвы приходится на дыхание подземных частей растений (Добринский и др., 1983). Установлено, что самая низкая микробиологическая активность характерна для болотной почвы – $176 \text{ мл}/\text{м}^2$ в час. Несколько выше она была в мелкобугорковатой сухой тундре – $199 \text{ мл}/\text{м}^2$ в час. В типичной для Южного Ямала мохово-кустарничковой тундре выделение CO_2 составило $273 \text{ мл}/\text{м}^2$ в час. В ериковой тундре выделение углекислоты было много больше и составляло $422 \text{ мл}/\text{м}^2$ в час. В пойменных группировках растительности оно было еще выше: елово-лиственнично-березовый лес – $446 \text{ мл}/\text{м}^2$ в час; заросли ивняков – 540, осоково-вейниковый луг – $587 \text{ мл}/\text{м}^2$ в час. Приведенные данные могут быть использованы как показатели состояния круговорота веществ в разных экосистемах, так и для составления модели их функционирования (Данилов, Данилова, 1978).

При планировании исследований на базе стационара "Хадыта" большое внимание уделялось вопросам структурно-функциональной организации лесных, луговых, болотных, тундровых и других биогеоценозов хадытинского комплекса (Пешкова, 1981; Пешкова, Троценко, 1981; Плотников, 1984). Результаты работ этого направления показывают, что на основе анализа структуры надземной биомассы основных интразональных и пла-корных сообществ Южного Ямала и выявления связей между запасом биомассы растений различных ярусов, хозяйственных или биоморфологических групп возможно выделить наиболее важные в функциональном отношении компоненты сообществ. Установлено, что травянистые интразональные сообщества Субарктики отличаются простотой структуры, слабо выраженным взаимным контролем продуктивности их компонентов. Свойственный им характер разногодичной изменчивости продуктивности связан с преобладанием экотопического контроля над ценотическим (Пешкова, 1976, 1978). По мере увеличения числа компонентов возникают ценотические взаимосвязи, однако в целом рассматриваемые сообщества функционируют недостаточно эффективно, не достигая верхнего экотопически обусловленного уровня продуктивности. Пла-корные сообщества – тундры, ерики и особенно лиственничное редколесье сложны по составу, их компоненты функционально взаимосвязаны. Вследствие этого продукционный процесс сообщества в целом и большинства их компонентов находится преимущественно под ценотическим контролем (Пешкова, Троценко, 1981).

В биогеоценологических исследованиях крайне необходимо иметь данные о динамике населения, изменениях численности и биомассы фоновых видов. Без них не обойтись при установлении роли животных в энергетическом обмене экосистем. Кроме того, только таким путем можно выяснить сложный и малоизученный вопрос о гомеостазе экосистем, пределах изменений их функциональных свойств и условий, влияющих на эти процессы. Наконец, подобные материалы служат одним из важных аргументов при решении вопроса о регуляторных процессах в биогеоценозах. Поскольку функциональные свойства последних зависят от состава и численности основных групп компонентов, то механизмы их регуляции определяют и регуляторные особенности биогеоценозов.

Динамика населения птиц, млекопитающих и беспозвоночных стационара "Хадыта" и их роль в функционировании биогеоценозов изучены достаточно подробно.

Орнитологические исследования были начаты в 1969–1970 гг. под руководством проф. Н.Н.Данилова. Первоначальная задача определялась планом МБП: оценить плотность гнездования птиц в лесотундре и южной тундре и, исходя из пищевых потребностей птиц, рассчитать поток энергии, проходящий через эту группу консументов. Такая работа была проделана (Данилов, 1974а, б, 1977; Данилов, Ольшванг, 1976).

Териофауна хадытинского стационара представлена преимущественно широкораспространенными видами, а типично субарктические виды занимают подчиненное значение (Шварц, Добринский, 1966). Особенности функционирования экосистем определяют фоновые виды: заяц-беляк, мелкие мышевидные грызуны (водяная крыса, красная полевка, полевка-экономка, полевка Миддендорфа, копытный и сибирский лемминги, лось и др.).

Наиболее подробно изучена биогеоценотическая роль зайца-беляка и некоторых видов растительноядных грызунов. Динамика численности и пространственной структуры населения копытного и сибирского леммингов, особенности их экологии, питания, роста и развития детально выяснены А.Н.Даниловым (1984, 1985, 1988а, б). Аналогичные исследования зайца-беляка проведены В.В.Павлининым (1980а, б; 1983; 1984).

В 1970, 1971 и 1974 гг. на базе стационара "Хадыта" проводилось изучение беспозвоночных мезофауны. Исследовались их видовой состав, динамика численности и биомассы в основных типах растительности (в тундре, в зарослях ивы, на пойменном лугу и в лесу). Ранее энтомологические исследования на Южном Ямале не проводились. Выяснено, что основу мезофауны беспозвоночных во всех исследованных сообществах составляли черви семейства Lumbricidae. Биомасса червей семейства Enchytraeidae, ноготквосток и прочих членистоногих была ниже. Среди высших насекомых основную роль играют типулиды и некоторые другие группы двукрылых, а в тундровом и лесном сообществах – червец *Arctorthelia cataphacta*. По видовому составу членистоногих тундровые и лесные сообщества близки, а луговые ближе к кустарниковым. Однако по динамике численности и

биомассы населения подстилки тундровые сообщества более сходны с луговыми, а кустарниковые – с лесными. Ведущий фактор здесь, вероятно, – наличие или отсутствие сомкнутого древесно-кустарникового яруса, который в засушливые годы предохраняет подстилку от потери влаги, что, в свою очередь, препятствует падению численности и биомассы насекомых. В годы с достаточным количеством дождей динамика численности и биомассы населения подстилки в лесу и тундре может оказаться сходной, так как основу населения в этих сообществах составляет один и тот же вид (Богачева, Ольшвантг, 1977).

В 1970–1983 гг. в среднем течении р.Хадытайха (южная тундра Ямала) подробно изучались динамика численности и биомассы членистоногих. Особое внимание уделялось оценке влияния метеорологических факторов на эти процессы. За указанный период средняя биомасса членистоногих за сезон варьировала от 364 до 2280 мг/м², а численность (обилие) – от 72 до 1571 экз./м². Основу биомассы составляли 15–20 видов с обилием более чем 1 экз./м². Доминировал северный пластинчатый червец. Установлена достоверная зависимость количества членистоногих в данном сезоне от их биомассы в прошлом и позапрошлом годах и от погодных условий предыдущего года (Ольшвантг, 1986).

Исследованные биоценозы на территории стационара "Хадыта" характеризуются довольно разнообразным видовым составом комаров, высокой и сравнительно устойчивой численностью популяций массовых видов (Николаева, 1987). Проведены многолетние наблюдения за изменениями численности личиночных популяций комаров рода *Aedes* в лесных и тундровых биоценозах Южного Ямала. Отмечены сравнительно небольшие колебания плотности и численности личинок, что связано с высокой экологической пластичностью видов-доминантов. Колебания обилия комаров обусловлены действием абиотических факторов на имаго и личинок. Обнаружена тенденция к снижению среднего веса и увеличению смертности в микропопуляциях личинок, развивающихся при повышенных температурах. Для лесного биоценоза установлено чередование периодов наличия и отсутствия зависимости личиночного роста от плотности, связанное с изменениями пространственной структуры населения и температурных условий. На фоне постоянно высоких запасов корма и незначительного воздействия на личинок со стороны хищников в изученных популяциях комаров не обнаружено зависимой от плотности регуляции численности (Николаева, 1986а, б). Получены многолетние данные о сроках развития личинок комаров рода *Aedes* в лесных и тундровых биоценозах Субарктики. Сравнительно небольшие различия в длительности развития микропопуляций в пределах одной генерации и в разные годы обусловлены наличием оптимального температурного режима и достаточных запасов корма. Отклонения от нормального сезонного хода температур приводят к замедлению темпов развития подавляющей массы особей *A. communis* и *A. pullatus* в лесных водоемах. Не обнаружено различий в скорости развития микропопуляций при низкой и высокой плотности, однако вылет имаго во втором случае более

продолжителен. Длительность вылета комаров разных генераций в значительной степени зависит от продолжительности отрождения личинок и яиц. Несмотря на высокую экологическую гетерогенность водоемов, изменчивость скорости развития отдельных групп личинок невелика (Николаева, 1985). В 1972–1974 гг. изучались особенности питания и роста личинок кровососущих комаров на Южном Ямале. Отмечены высокий уровень потребления корма и низкий коэффициент использования на рост. Рассчитана биомасса перед оккулированием, а также продукция личинок в лесных и тундровых водоемах (Николаева, 1980).

С 1983 г. на базе стационара "Хадыта" развернуты исследования по выяснению роли макромицетов в деструкции растительного опада. Установлено, что в тундровых биоценозах разложение растительных остатков осуществляется небольшой группой грибов (130 видов), в основном напочвенными макромицетами. В первые три года убыль веса мягкого опада достигает 18–40%, в дальнейшем процесс замедляется (Тарчевская, 1985). Наиболее активно биодеструкция протекает в ерниковых тундрах.

Хотя флора напочвенных макромицетов Ямала сложена в основном широкораспространенными видами лесной зоны, она обладает особенностями, свойственными гипоарктическим флорам: низкие пропорции, преобладание видов немногих ведущих семейств, большое количество маловидовых родов (Тарчевская, 1987, 1988).

В экологии тундровых макромицетов прослеживаются черты,ственные многим организмам этой зоны: высокая степень доминантности немногих наиболее активных видов, четкая фенологическая смена доминантов в процессе плодоношения, строгая приуроченность видовых комплексов к определенным биотопам.

Заканчивая краткий обзор комплексных исследований в плане МБП на стационарах "Харп" и "Хадыта", следует отметить, что на базе последнего проводились регулярные (на протяжении 17 лет) фенологические наблюдения под руководством Ю.М.Малафеева, результаты которых в настоящее время обобщаются и готовятся к публикации.

Теоретический анализ обширного материала практически по всем компонентам северных биогеоценозов, собранного в процессе многолетних исследований на стационарах "Харп" и "Хадыта", позволил С.С.Шварцу сделать ряд важных обобщений принципиального характера, позволяющих говорить об эколого-популяционных закономерностях основных биогеоценотических явлений и процессов. Изучение таких закономерностей является необходимой предпосылкой для разработки теории функционирования биогеоценозов, в основе которой лежит представление о синэволюции слагающих их видов (Шварц, 1971).

В заключение кратко охарактеризуем исследования биоценологического плана, проведенные сотрудниками Института экологии растений и животных УрО АН СССР на прилежащих к полуострову Ямал территориях (Нижнее Приобье, Северный и Полярный Урал).

В связи с проблемой планировавшегося перераспределения водных ресурсов Западной Сибири сотрудниками Института экологии растений и животных УрО АН ССР были проведены комплексные исследования биогеоценозов поймы нижней Оби. Пойменные луга и леса обладают большим биоресурсным потенциалом. На территории Ямalo-Ненецкого автономного округа пойменные луга занимают площадь в 340 тыс. га, а используются они лишь на 10-15%, в результате чего регион в настоящее время не в состоянии обеспечить свои потребности. В Обь-Иртышском бассейне ежегодно добывается в среднем около 10 тыс. тонн сиговых рыб, что составляет почти 50% общесоюзного их вылова, однако эксплуатация ихтиофауны не всегда ведется рационально. Охотохозяйственное освоение экосистем Нижней Оби идет неравномерно, и ряд промысловых животных недопромышляется.

Лесные ценозы в пойме и на прилегающих к ней территориях служат практически единственным местным источником древесины, что ведет к их усиленной антропогенной деградации, в то же время леса Нижней Оби выполняют важные средообразующую, водоохранную и водорегулирующую функции и активно используются для зимнего выпаса оленей. Лихенологические исследования выявили активный процесс делихенизации растительного покрова. К настоящему времени изученность отдельных компонентов пойменных биогеоценозов северных регионов далека от завершения и отличается крайней неравномерностью. Например, систематического обследования почв пойм рек на севере Западной Сибири до последнего времени практически не велось. Не проводились исследования по системному анализу пойменных биогеоценозов, не изучено влияние загрязнения нефтью на изменчивость растений и животных поймы Оби. Сейчас эта ситуация существенно меняется. Завершены исследования по инвентаризации почвенного покрова поймы северотаежного отрезка нижнего течения реки Оби. Выявлены классификационные принадлежности почв и их диагностические признаки. Исследованы вопросы генезиса и географии пойменных почв. Собран обширный аналитический материал по химическому составу и природе органического вещества этих почв.

Проводятся работы по исследованию влияния нефтяных загрязнений и других техногенных воздействий в пойме р.Оби на структуру популяций и эколого-генетическую изменчивость канареечника тростниковоидного, клевера белого и лугового, сосны обыкновенной и сибирской.

При всех уровнях загрязнения нефтью – от слабого до очень сильного – наблюдается снижение энергии прорастания и всхожести семян. В некоторых случаях формируются полностью нежизнеспособные семена. При низких уровнях загрязнения проявляется стимулирующее действие нефти на формирование вегетативной массы канареечника; усиление загрязнения ведет к сильному угнетению роста и развития. В экспресс-тестах (выращивание сеянцев в контролируемых условиях) установлено, что при высоких уровнях загрязнения нефтью наблюдается резкое снижение генетической компоненты изменчивости, при низких – существенное ее повышение за счет взаимодействия "генотип-среда".

Многолетние стационарные наблюдения на ключевых участках поймы Нижней Оби показали сильное влияние продолжительности затопления экотопа в предыдущий год на генеративность и среднюю массу побегов в сообществах вейника Лангсдорфа. Установлено также, что продуктивность вейниковых сообществ практически не зависит от суммы температур вегетационного периода - большое количество летних осадков стимулирует побегообразование и приближает уровень реальной продуктивности растительных сообществ к уровню потенциальной. Проведены опыты по влиянию различных режимов сенокошения на вейниковые и осоковые сообщества. Ежегодно сено-кошение в конце августа снижает продуктивность в следующем году незначительно, если оно проводилось в год с высоким и продолжительным разливом, и в значительно большей степени при отсутствии затопления. Ежегодное двукратное отгуждение биомассы вейника снижало его продуктивность на следующий год на 50-60%, а осоки - лишь на 20-30%, однако в последнем случае сильно изменялся видовой состав сообщества вследствие появления низовых злаков.

С 1986 г. начаты регулярные исследования лесов поймы Нижней Оби, которые показали, что пойменные, затапливаемые половодьем местаобитания в подзоне северной тайги заняты почти исключительно низкопродуктивными прибрежными ивняками. На незатапляемых и эпизодически затапляемых повышенных выровненных участках типа останцов (высокая пойма) с близким к поверхности уровнем многолетней мерзлоты наиболее распространены смешанные березово-кедрово-еловые низкополнотные насаждения IУ-У классов бонитета с запасом 70-150 м³/га. На склоновых участках останцов произрастают те же насаждения, но более высокой продуктивности. В типологической структуре лесов резко преобладают мохово-багульниковые и ягоднико-багульниковые типы леса. Свыше 80% площади поймы занято соровыми понижениями и луговой и кустарниковой растительностью.

Полученные материалы свидетельствуют о том, что ежегодный режим паводка формирует определенную дифференциацию растительных сообществ поймы, которая характеризуется закономерной сменой одних растительных сообществ другими: там, где высота паводка составляет 4,7-7,5 м, формируется сорово-луговая (осоковая) растительность, при высоте 7,5-10 м - лугово-кустарниковая (злаковая и ивняковая) растительность, при высоте паводка более 10 м - лесная растительность.

Такое уложение состава и структуры пойменных сообществ приводит к изменению видового состава и числа видов мелких млекопитающих: на низкой пойме при условии достаточной длительности периода после освобождения этих участков от воды - 3 вида (водяная полевка, полевка-экономка, обыкновенная землеройка); на среднем уровне - 10 видов (водяная полевка, полевка-экономка, мышь-малютка, обыкновенная бурозубка, средняя бурозубка, тундряная бурозубка, малая бурозубка, крупнозубая бурозубка, красная полевка, темная полевка); на высоком уровне - 7 видов (красная полевка, мышь-малютка, обыкновенная бурозубка, средняя бурозубка,

тундриная бурозубка, малая бурозубка, крупнозубая бурозубка). Изучение динамики численности мелких млекопитающих пойменных биотопов показало, что она находится в обратной зависимости от высоты и продолжительности затопления среднего и высокого уровней поймы (Балахонов и др., 1989).

В последние годы на Ямале и прилегающих к нему территориях интенсивно ведутся микологические исследования. Это обусловлено прежде всего тем, что в северных экосистемах грибы являются практически единственными деструкторами древесины. Поэтому роль ксилотрофных базидиомицетов в лесах Субарктики велика (Мухин, Ольшванг, 1983; Мухин, 1984, 1986).

Биологическое разложение древесины в экосистемах лесотундры обеспечивается деятельностью сравнительно небольшой группы грибов – 119 видов. Совокупность этих организмов в Гипоарктике представляет собой относительно молодое, миграционное по своему происхождению образование, состоящее из широкораспространенных, экологически пластичных видов (Мухин, 1981, 1984).

Основными доминирующими видами дереворазрушающих грибов в экосистемах Приобской лесотундры являются *Trichaptum laricinum*, *Phellinus chrysoloma*, *Gloeophyllum separium*, *Fomitopsis pinicola* (ведущие деструкторы древесины хвойных), а также *Phellinus igniarius*, *Plicatura nivea*, *Peniophora aurantiaca*, *Fomes fomentarius*, *Inonotus obliquus* (основные деструкторы древесины лиственных).

Преобладающим в лесотундре является фитопатогенный путь микогенного разложения древесины; т.е. идущий при участии факультативных паразитов древесных. Однако это можно рассматривать как адаптивную черту, обеспечивающую более быстрое разложение древесины в экстремальных условиях Субарктики (Мухин, 1980).

Биологическое разложение древесины протекает в лесотундре медленно, и для полной минерализации даже веточного опада требуются десятки лет. Наиболее быстро минерализация древесины происходит в пойменных биотопах лесотундры; в зональных биотопах эти процессы идут медленнее (Мухин, 1984).

Микологические исследования сотрудников ИЭРиЖ УрО АН СССР в Субарктике не ограничивались лишь выяснением значения грибов как деструкторов древесины. Начато изучение и других аспектов их биогеоценотической роли. В частности, получен материал по взаимодействию в северных экосистемах насекомых и грибов. Установлено, что в условиях Приобской лесотундры значительно подавлен комплекс насекомых-мицетобионтов. Если в более южных регионах Западной Сибири одних только жесткокрылых – мицетобионтов дереворазрушающих грибов – насчитывается не менее 90 видов, принадлежащих 24 семействам, то для Субарктики выявлено лишь 16 видов жуков из 7 семейств. Заметная обедненность фауны мицетобионтов в лесотундре, их низкая численность и активность приводят к тому, что ежегодно только около 8% грибной органики утилизируется насекомыми и поступает в детритную пищевую цепь (Красуцкий, 1985, 1987, 1989).

Касаясь орнитологических работ, необходимо отметить, что на Южном Ямале в течение нескольких лет проводились исследования по выявлению видового состава и динамики численности птиц (Рыжановский, 1972; Рябицев, Малафеев, 1972; Данилов, Рябицев, 1973; Данилов, Бойков, 1974; Рыжановский, Рябицев, 1976; Рябцов, 1977а; Данилов и др., 1977а, б; Рыжановский и др., 1978); изучались плодовитость и эффективность размножения, энергетика, трофические связи, межвидовые отношения наиболее массовых видов (Рыжановский, Ольшвант, 1974; Постников, 1977; Рыжановский, 1977, 1978). В рамках мониторинга видового состава и численности птиц не только продолжается сбор материала на стационарах "Харп" и "Хадыта", но с 1974 г. осуществляются интенсивные маршрутные и точечные обследования территории всего Ямала. Эти данные вместе с результатами стационарных исследований легли в основу эколого-фаунистической сводки "Птицы Ямала" (Данилов и др., 1984).

Оценка влияния хищников на гнездящихся птиц в разные годы показала, что оно, как правило, невелико – ниже, чем в более южных широтах (Рыжановский и др., 1974). Но в некоторые годы при резкой депрессии грызунов песцы и другие хищники могут практически лишить гнездящихся в тундре птиц прироста за счет молодых (Рябицев и др., 1976). Таким образом, лемминги в значительной степени определяют состояние многих компонентов сообществ тундровых экосистем и их продуктивность.

Орнитологические исследования на Ямале показали необходимость углубленного изучения механизмов регуляции плотности гнездования и численности птиц, чтобы строже и обоснованнее подходить к оценке действительно функциональных связей с другими элементами экосистем, чтобы понять реальное значение в экосистеме межвидовых отношений, внутрипопуляционных механизмов и действия абиотических факторов на виды или отдельные группы.

Была расширена сеть орнитологических стационаров – как на юг, в северную тайгу (стационар "Кожим" на Приполярном Урале), так и на север, в самые северные интразональные леса (стационар "Ласточкин берег" на р.Хадытаяхе) и в кустарниковую тундру Среднего Ямала (стационар "Хановэй" в окрестностях пос. Мыс Каменный). Получены новые данные по динамике численности птиц. Выяснилось также, что популяции подавляющего большинства видов этой части Субарктики существуют в условиях недонаселенности местообитаний (Рябицев и др., 1980б; Рябицев, 1986б); межвидовые отношения конкурентного характера не являются ведущими среди факторов, определяющих численность и плотность популяций птиц (Рябицев, 1977б, 1986а; Рябицев, Головатин, 1982; Головатин, 1986). Факты длительного сосуществования видов, близких по трофическим требованиям, заставляют взглянуть на северные экосистемы как на несбалансированные сообщества с очень пластичными связями между компонентами, с большим числом дублирующих связей, что, несомненно, повышает устойчивость экосистем, существующих в условиях климатической нестабильности и непредсказуемости воздействия экстремальных абиотических факторов (Рябицев и др., 1980а; Рябицев, Головатин, 1982; Рябицев, 1985).

Углубленное стационарное изучение экологии ряда видов птиц с применением цветного мечения позволило получить конкретные демографические данные, выявить такие важные черты экологии, как полигиния, компенсаторные кладки взамен разоренных, два успешных гнездования в сезон, оценить привязанность птиц к местам гнездования (Рябцев, 1985; 1987; 1988; Алексеева, 1986; Рябцев, Щубенкин, 1986; Шутов, 1986а, б). Выяснилось, что есть птицы, строго привязанные на протяжении жизни к одному месту гнездования, другие же не имеют такой связи и ежегодно перераспределяются по ареалу в зависимости от конкретных условий в предгнездовое время (Рябцев, 1985, 1986а). На стационаре "Октябрьский", близ г. Лабытнанги, В.Н.Рыжановский (1987) изучает годовую ритмику жизненного цикла воробьиных птиц Субарктики и выявляет определяющие ее механизмы.

В течение целого ряда лет сотрудники Салехардского научно-исследовательского стационара УрО АН СССР под руководством В.Ф.Сосина проводят ежегодные обследования территории Ямала, на которой расположена сеть из более чем 20 контрольных площадок. На них проводится учет песцов, мышевидных грызунов и комплекса видов птиц. Получены интересные данные по динамике населения этих животных. Выяснено, что в разные годы в разных частях Ямала динамика численности леммингов и других животных не совпадает (Балахонов и др., 1982; Сосин и др., 1985; Бахмутов и др., 1985; Балахонов и др., 1989).

В связи с разведкой и предстоящим освоением на Ямале месторождений углеводородного сырья сотрудники Института начали комплексное изучение антропогенной деформации тундровых экосистем, а также разработку других проблем прикладной экологии. Главной базой этих исследований стало Бованенковское газоконденсатное месторождение. Орнитологические исследования, связанные с антропогенной проблематикой, начаты гораздо раньше С.П.Пасхальным.

Результаты проведенных за два десятилетия орнитологических исследований вызывают много новых вопросов, касающихся как популяционной экологии птиц, так и межвидовых отношений и биоценологии. Еще более возросла необходимость продолжения многолетнего мониторинга плотности гнездования и численности птиц, так как только на основании многолетних исследований можно заметить закономерности происходящих изменений, а тем более циклические процессы.

Заключение

Обзор биогеоценологических исследований, выполненных сотрудниками ИЭРИЖ УрО АН СССР за тридцатилетний период, показывает, что ими были охвачены практически все компоненты биогеоценозов Урало-Западносибирского сектора Арктики и Субарктики. Нельзя не отметить, что эти исследования отличаются разной степенью глубины и комплексности, а в ряде случаев и неполнотой материалов. Наименьшее внимание удалено проблемам типизации северных экосистем и их крупномасштабному картированию, а также проблемам динамики. Многие исследования выполнены на разных объектах

и в разное время, что требует их "стыковки" и обобщения в виде пространственных и динамических моделей отдельных экосистем и их совокупностей как основы для прогноза их состояния. Эти задачи особенно актуальны в связи с крупномасштабным освоением Ямала и сопредельных территорий.

Литература

- Алексеева Н.С. Успешность размножения и ее связь с плотностью гнездования у чечетки на Ямале // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 94-106.
- Андреяшкина Н.И. Запас и прирост надземной фитомассы тундровых сообществ Зауралья // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. 3-II.
- Андреяшкина Н.И. К методике определения годичного прироста, опада и скорости разложения в сообществах гипоарктических кустарников и кустарничков // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 530-536.
- Андреяшкина Н.И., Андреяшкин Ю.Г. Разногодичная изменчивость продукции надземной биомассы тундровых сообществ Зауралья // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. I2-I9.
- Арманд Д.Л., Грин А.М., Раунер Ю.Л., Утехин В.Д., Ходашова К.С. Тр. Центральночерноземного гос. заповедника. М.: Лес. пром-сть, 1971. Вып. II. С. 52-64.
- Балахонов В.С., Бахмутов В.А., Сосин В.Ф., Штро В.Г. К динамике населения грызунов Ямала // Вопросы экологии животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. С. 4.
- 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: УрО АН СССР, 1989. С. 3-15.
- Бахмутов В.А., Сосин В.Ф., Штро В.Г. Распределение и численность некоторых наземных позвоночных в северной тундре Ямала в летний период // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. Свердловск, 1985. С. 39-66.
- Богачева И.А. Поток энергии через сообщество листогрызуших насекомых ивы в тундровых биогеоценозах // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. I55-157. (Тр. ИЭРИ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Богачева И.А. Реакция ивы *Salix lanata* на изъятие фотосинтезирующей поверхности и роль листогрызуших насекомых в тундровых биоценозах // Биоценотическая роль консументов. Свердловск, 1979. С. 39-51.
- Богачева И.А. Состав группировок насекомых-фитофагов на некоторых древесных растениях Приобского Севера и его локальные различия // Fauna и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 45-68.
- Богачева И.А. Ущерб, наносимый лиственным породам Приобского Севера насекомыми-дendroфагами // Динамика численности и роль насекомых в биоценозах Урала. Свердловск, 1983. С. II-13.
- Богачева И.А. Распределение насекомых-фильтрофагов в кроне бересклета извилистой у северной границы древесной растительности // Экология. 1984. № 3. С. 60-66.
- Богачева И.А. Сезонная динамика использования фитомассы лиственных пород Субарктики // Растительноядные животные в биогеоценозах суши: Материалы Всесоюз. совещ. Валдай. М.: Наука, 1985а. С. 51-54.
- Богачева И.А. Исследование влияния различных факторов на динамику численности растительноядных насекомых Субарктики // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986б. С. IO-25.

- Богачева И.А. О биотопической и индивидуальной изменчивости поврежденности растений в северных биогеоценозах // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск, 1987. С. 4-6.
- Богачева И.А. Возможность повторного использования кормового ресурса насекомыми-филлофагами: зональный аспект // Экология. 1989. № 1. С. 66-72.
- Богачева И.А., Ольшванг В.Н. Заметки по фауне и продуктивности беспозвоночных стационара "Хадыта" // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 72-84. (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 106).
- Гашева А.Ф. Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 106-107. (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Головатин М.Г. О возможности взаимного влияния пеноочки-веснички и овсянки-крошки на их численность при сборе корма для птенцов на Южном Ямале // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 107-118.
- Горчаковский П.Л., Добринский Л.Н. Биогеоценологические исследования на стационарах "Харп" и "Хадыта" // Экология. 1972. № 1. С. 107-109.
- Горчаковский П.Л., Троценко Г.В. Растительность стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 49-60 (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Данилов А.Н. Некоторые вопросы экологии леммингов на Южном Ямале // Фауна Урала и прилегающих территорий. Свердловск: УрГУ, 1984. С. 28-32.
- Данилов А.Н. Динамика пространственной структуры населения копытных леммингов на Южном Ямале // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 77-82.
- Данилов А.Н. Динамика численности тундровых грызунов на Южном Ямале // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. Свердловск: УрО АН СССР. 1988а. С. 127-132.
- Данилов А.Н. Использование в пищу шляпочных грибов тундровыми грызунами // Изучение грибов в биогеоценозах. Свердловск: УрО АН СССР, 1988б. С. 43-44.
- Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск: УФАН СССР. 1966. 147 с.
- Данилов Н.Н. Исследование биоценотической роли птиц // Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. М.: Изд-во МГУ, 1974а. Ч. 1. С. 273-275.
- Данилов Н.Н. Птицы и членистоногие в биогеоценозах стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974б. С. 158-161 (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Данилов Н.Н. Роль животных в биогеоценозах Субарктики // Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977. С. 3-30.
- Данилов Н.Н., Бойков В.Н. Наземные позвоночные животные стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 61-65 (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Данилов Н.Н., Данилова М.Н. Выделение CO₂ почвой в тундровых экосистемах // Информационные материалы ИЭРИЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. С. 13-14.
- Данилов Н.Н., Ольшванг В.Н. Вторичная продуктивность Субарктики // Ресурсы биосфера (Итоги сов. исслед. по Междунар. бiol. программе). Л.: Наука, 1976. Вып. 2. С. 221-233.

- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябцев В.К. Распространение редких птиц на Ямале // Материалы 7-й Всесоюз. орнитол. конф. Киев: Наук. думка, 1977а. Ч. 2. С. 210.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябцев В.К. Водоплавающие птицы Ямала // Фауна и биология гусеобразных птиц. М.: Наука, 1977б. С. 22-24.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябцев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
- Данилов Н.Н., Рябцев В.К. Кулики Южного Ямала // Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973. Вып. 2. С. 30-34.
- Делков В.С. Рельеф, стратиграфия, почвообразующие породы, гидрология стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 4-8 (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Динесман Л.Г. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценотических исследований. М.: Наука, 1966. С. 24-32.
- Динесман Л.Г., Шмальгаузен В.И. Роль лосей в формировании первичной продукции леса // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967, сб. 3. С. 15-28.
- Докучаев В.В. Учение о зонах природы. СПб., 1898. 352 с.
- Добринский Л.Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1962. 18 с.
- Добринский Л.Н., Давыдов В.А., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах. М.: Наука, 1983. 161 с.
- Добринский Л.Н., Кряжимский Ф.В., Малафеев Ю.М. Использование оптико-акустических газоанализаторов в биогеоценологических исследованиях. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. 70 с.
- Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с.
- Иголешва Н.И. Фенологическая ритмика и продуктивность криофильных лугов Полярного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1988. 23 с.
- Казанцева Л.К., Сирко А.В. Сумчатые грибы как компоненты некоторых растительных сообществ Полярного Урала // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 95-105 (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Красуцкий Б.В. Мицетобионтные жесткокрылые и их роль в распространении грибов // Научные основы охраны природы Урала и проблемы экологического мониторинга в соответствии с решениями XXVI съезда КПСС: Тез. докл. науч. конф. молодых ученых и специалистов. Свердловск, 1985. С. 28-29.
- Красуцкий Б.В. Мицетобионтные жесткокрылые некоторых районов Равнинного Зауралья // Фауна и экология насекомых Урала: (Информ. материалы). Свердловск, 1987. С. 23-25.
- Красуцкий Б.В. Экологические группировки жесткокрылых, связанных с дереворазрушающими грибами, и концепция микроэнтомокомплексов // Насекомые в биогеоценозах Урала: (Информ. материалы). Свердловск, 1989. С. 30-31.
- Кулай Г.А., Ищенко Н.Ф. Состав и динамика микрофлоры почв лесотундр // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974, С. 72-86 (Тр. ИЭРИЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Мартин Ю.Л. О лихенофлоре стационара "Харп" // Там же. 1974. С. 28-29.
- Мухин В.А. Биогеоценотическое значение дереворазрушающих грибов - факультативных паразитов в пойменных лесах Субарктики // Проблемы

- экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 67-69.
- Мухин В.А. Особенности флорогенеза трутовых грибов лесотундровых редколесий Западной Сибири // Биологические проблемы Севера. IX симпозиум: (Тез. докл.). Сыктывкар, 1981. Ч. I. С. 68.
- Мухин В.А. Ксилотрофные базидиальные грибы Приобской лесотундры (эколого-флористический очерк): Препринт. Свердловск; УНЦ АН СССР, 1984. 84 с.
- Мухин В.А. Организация детритных пищевых цепей лесных экосистем на полярном пределе их распространения // Биологические проблемы Севера. XI Всесоюз. симпоз. (Тез. докл.). Якутск, 1986. С. 163-164.
- Мухин В.А., Ольшванг В.Н. Разложение древесины в пойменных лесах Ямала // Экология. 1983. № I. С. 44-48.
- Николаева Н.В. Потребление пищи и биомасса личинок северных популяций кровососущих комаров // Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 19-28.
- Николаева Н.В. Особенности личиночного развития кровососущих комаров в условиях Севера // Энергетика роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 109-130.
- Николаева Н.В. Естественные враги кровососущих комаров в биоценозах Южного Ямала // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1986а. С. 89-98.
- Николаева Н.В. Соотношение факторов динамики численности северных популяций кровососущих комаров // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986б. С. 26-54.
- Николаева Н.В. Фауна и биотопическое распределение кровососущих комаров на Южном Ямале // Фауна и экология насекомых Урала. Свердловск: УГУ, 1987. С. 108-120.
- Нифонтова М.Г., Королев В.Г. Суточные изменения ассимиляции углеводистых у некоторых растений лесотундры Зауралья // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск: 1974. С. 135-140 (Тр. ИЭРИИ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука, 1953. 358 с.
- Ольшванг В.Н. Членистоногие стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 150-154. (Тр. ИЭРИИ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Ольшванг В.Н. К оценке влияния метеорологических факторов на динамику численности и биомассы членистоногих Южного Ямала // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 3-10.
- Павлинин В.Н. Зайц-беляк // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1971. Т. I. С. 75-106.
- Павлинин В.В. Материалы по размножению зайца-беляка на Южном Ямале // Информ. материалы ИЭРИИ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1980а. С. 74-75.
- Павлинин В.В. Некоторые биологические особенности зайца-беляка Южного Ямала // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980б. С. 99-100.
- Павлинин В.В. Морфофизиологические особенности зайца-беляка на Ямале // Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983. С. 100.
- Павлинин В.В. О возрастной структуре популяций зайца-беляка на Ямале // Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. Ч. 2: Млекопитающие. С. 38-39.
- Пешкова Н.В. Пространственная и разногодичная изменчивость среднего запаса надземной биомассы травянистых сообществ Халитинского стационара // Информ. материалы ИЭРИИ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976. С. 5.

- Пешкова Н.В. Продуктивность растительных сообществ стационара "Халыта" и влияние грызунов на травянистые покровы полигонов // Биогеоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. С. 134-145.
- Пешкова Н.В. Влияние ценотических и погодных условий на разногодичную изменчивость травянистых сообществ поймы р. Халыты (Южный Ямал) // Информ. материалы ИЭРИИ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. С. 22-23.
- Пешкова Н.В. Запас надземной фитомассы кустарников и его структура на территории стационара "Халыта" // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. 27-30.
- Пешкова Н.В., Троценко Г.В. Структурно-функциональная организация равнинных фитоценозов Приуральского сектора Субарктики // Там же. С. 30-32.
- Плотников В.В. Динамика лесных экосистем Субарктики. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 127 с.
- Постников С.Н. Энергетика краснозобого и лугового коньков // Сравнительная экология фоновых видов птиц Ямальской тундры. Свердловск, 1977. С. 36-47.
- Пистолова О.А. Полевка-экономка // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1971. Т. I. С. 127-149.
- Рыжановский В.Н. Численность воробьиных в тундре Южного Ямала // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1972. Вып. 3. С. 54.
- Рыжановский В.Н. Экология лугового и краснозобого коньков на Ямале // Сравнительная экология фоновых видов птиц Ямальской тундры. Свердловск, 1977. С. 3-35.
- Рыжановский В.Н. К сравнительной экологии лугового и краснозобого коньков. Особенности ритма насиживания // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск, 1978. С. 3-13.
- Рыжановский В.Н. Связь послебрачной линьки с размножением и миграцией у воробьиных в Субарктике // Экология. 1987. № 4. С. 60-64.
- Рыжановский В.Н., Ольшванг В.Н. Питание птенцов лугового и краснозобого коньков в условиях Субарктики // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 162-165 (Тр. ИЭРИИ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Рыжановский В.Н., Рябцев В.К. Число видов и плотность гнездования птиц в различных подзонах тундры полуострова Ямал // Биологические проблемы Севера. Петрозаводск, 1976. С. 286-287.
- Рыжановский В.Н., Рябцев В.К., Малафеев Ю.М. Эффективность размножения воробьиных на Южном Ямале и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 2. С. 305-307.
- Рыжановский В.Н., Рябцев В.К., Щутов С.В. Плотность гнездования птиц на Среднем Ямале // Материалы по фауне Субарктики Западной Сибири. Свердловск, 1978. С. 92-95.
- Рябцев В.К. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале // Зоол. журн. 1977а. Т. 56, вып. 2. С. 232-242.
- Рябцев В.К. Продуктивность и этологические механизмы регуляции плотности гнездования и численности птиц на Южном Ямале // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск, 1977б. С. 104-133.
- Рябцев В.К. Изменения плотности гнездования птиц на севере подзоны кустарниковых тундр Ямала // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. Свердловск, 1985. С. 67-76.
- Рябцев В.К. Факторы, определяющие изменения численности птиц в Субарктике // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях: Тез. Всесоюз. совещ. М., 1986а. С. 109-110.

- Рябцев В.К. Изучение популяционного резерва у птиц Ямала // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Л., 1986б. Ч. 2. С. 210-211.
- Рябцев В.К. Повторные кладки и бициклия у птиц Ямала // Экология. 1987. № 2. С. 63-68.
- Рябцев В.К. О происхождении самцовых стай и о популяционном резерве у белой куропатки // Там же. 1988. № 3. С. 50-53.
- Рябцев В.К., Головатин М.Г. Трофические ниши воробынных птиц в Субарктике, "принцип Гаузе" и устойчивость северных экосистем // XVIII Междунар. орнитол. конф., Москва, 1982: Тез. докл. и стендов. сообщ. М., 1982. С. 222-223.
- Рябцев В.К., Головатин М.Г., Якименко В.В. Территориальность воробынных в условиях весеннего половодья и экспериментального изъятия самцов // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск, 1980. С. 49-60.
- Рябцев В.К., Малафеев Ю.М. Количественная оценка птиц окрестностей р. Хадыты (Южный Ямал) // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных. Свердловск, 1972. Вып. 3. С. 52-54.
- Рябцев В.К., Рыжановский В.Н., Шутов С.В. Влияние хищников на эффективность размножения птиц на Ямале при депрессии грызунов // Экология. 1976. № 4. С. 103-104.
- Рябцев В.К., Шубенкин В.П. Территориальное поведение как регулятор плотности и пространственной структуры популяции овсянки-крошки // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986. С. 55-70.
- Рябцев В.К., Шутов С.В., Ольшванг В.Н. Анализ конкурентных отношений пеноочки-веснички и пеноочки-таловки (с обсуждением специфики экосистем) // Там же. 1980. № 1. С. 83-92.
- Смирнов В.С., Токмакова С.Г. Изменение продуктивности тундровых фитоценозов под влиянием консументов // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения. Свердловск, 1974. С. 170-180 (Тр. ИЭРИИ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Сосин В.Ф., Пасхальный С.П., Штро В.Г. Распределение и численность некоторых видов наземных позвоночных арктической тундры Ямала в летний период // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. Свердловск, 1985. С. 3-33.
- Степанова Н.Т., Казанцева Л.К. Новые материалы к флоре базилиальных грибов лесотундры // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 90-94 (Тр. ИЭРИИ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Тарчевская О.Б. Грибы порядка Agaricales в тундрах Южного Ямала // Тез. докл. Ш регион. конф. "Ботаника Урала - народному хозяйству СССР". Свердловск, 1985. С. 78.
- Тарчевская О.Б. Происхождение гипоарктической флоры агарикальных грибов // Тез. докл. областной конф. "Экологические системы Урала". Свердловск, 1987. С. 50.
- Тарчевская О.Б. Сравнительный анализ флоры агариковых грибов Южного Ямала // Тез. докл. IV Всесоюз. конф. "Изучение грибов в биоценозах". Свердловск, 1988. С. 33.
- Троценко Г.В. Флора мхов и сосудистых растений стационара "Харп" // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 30-46 (Тр. ИЭРИИ УНЦ АН СССР; Вып. 88).
- Фирсова В.П., Дедков В.С. Почвы стационара "Харп" // Там же. 1974. С. 13-27.
- Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных (преимущественно млекопитающих) к условиям существования в Субарктике. Свердловск: УФАН СССР, 1963. 132 с.

- Шварц С.С. Популяционная структура биогеоценоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1971, № 4. С. 485-494.
- Шварц С.С., Добринский Л.Н. Животный мир Хадыты // Природа. 1966. № I. С. 71-75.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1971. 60 с. (Тр. ИЭРИЖ УФ АН СССР; Вып. 79).
- Шварц С.С., Пистолова О.А. Полевка Мидендорфа // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1971. Т. I. С. 107-126.
- Шиятов С.Г. Климатически обусловленные колебания радиального прироста древесных растений на Приобском Севере // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. С. 45-53.
- Шутов С.В. Полигиния пеночки=веснички и пеночки=таловки на Приморском Урале и ее роль в поддержании численности // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск, 1986а. С. 71-77.
- Шутов С.В. Гнездовой консерватизм, филопатрия, дисперсия и плотность гнездования двух видов пеночек в южной Субарктике // Там же. 1986б. С. 78-93.