

ЧЛЕНИСТОНОГИЕ И ПТИЦЫ ЛЕСОТУНДРЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И КРАЕВОЙ ЭФФЕКТ

© 2016 г. В. Н. Ольшванг, В. Н. Рыжановский

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202*

e-mail: olschw@mail.ru, ryzhanovsky@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 02.10.2014 г.

В пределах лесотундры Нижнего Приобья и приграничных северной тайги и кустарниковых тундр обитает свыше 2500 видов беспозвоночных мезофауны и свыше 177 видов авифауны. Около половины видов беспозвоночных исследуемого региона составляют северные тундровые виды, в основном гипо- и гемиаркты, остальные — бореальные и арктогорнобореальные голаркты и транспалеаркты. Антофильный и аэриобионтный энтомокомплексы включают много бореальных лесных форм. Для границы тайга/лесотундра установлено гнездование 153 видов, для границы тундра/лесотундра — 81 вида. Обогащение авифауны лесотундры таежными видами происходит в пойменных лесах, тундровыми — на плакоре, на участках тундр, тундроподобных болот. Собственной авифауны и энтомофауны в лесотундре Нижнего Приобья нет при существовании фаун таежной и тундровой природных зон. Можно констатировать, что экотонный эффект в лесотундре относительно таксономического состава птиц и насекомых не выражен. Отмечается только увеличение численности отдельных групп (насекомые-амфибионты).

Ключевые слова: беспозвоночные, птицы, лесотундра, обилие, краевой эффект.

DOI: 10.7868/S0367059716020104

Лесотундра — это ландшафтная зона, переходная от тундры к тайге. Здесь большие участки поверхности заняты стоящими на удалении друг от друга лиственницами с зарослями карликовой березки, ив, багульника, кустарничками и злаками. Местами лиственницы сгущаются в подобие леса с подростом, местами редколесье редет и переходит в тундры. Озера, ручьи, осоковые болота мозаичность усиливают, но доминирующим биотопом считается сочетание тундр и редколесий, где “собственно лесотундровым типом растительности являются северные редколесья” (Норин, 1961). Это приграничная зона, для которой характерно присутствие значительной доли видов из тайги и тундр. Часто как число видов, так и плотность популяций в такой зоне выше, чем в лежащих по обе стороны сообществах (Одум, 1975). Эффект повышения видового разнообразия называют “пограничным”, “краевым” или “опушечным”, т.е. придают ему локальные черты. Г. Вальтер (Walter, 1968) предложил распространять краевой эффект на природные зоны лесостепи и лесотундры. В.В. Неронов (2008) считает лесотундру более молодой (по сравнению с лесостепью) переходной зоной, геоэктоном с флуктуационным типом функционирования и периодическими сдвигами зональных границ. В

настоящей работе рассматривается возможность распространения гипотезы Г. Вальтера, сформулированной на основе растительности, на фауну птиц и членистоногих Приобской лесотундры.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе анализируются видовой состав и обилие птиц, членистоногих на части пространства лесотундры Западной Сибири: территории, расположенной на левобережье Нижней Оби — от берега Оби до Уральских гор; на юге — от 65° с.ш. (северная тайга), на севере — до 69° с.ш. (кустарниковые тундры). Удаленность северной границы лиственничных редколесий от северной тайги здесь превышает 200 км. Тепловой сток р. Оби способствует проникновению сплошных долинных лесов до широты Полярного круга, а островных лесов — до 67-й параллели (долины рек Щучья и Хадытаяха). В верховьях р. Байдарата (67°40' с.ш.) и нижнем течении впадающей в Обскую губу р. Яхадьяха (67°20' с.ш.) находятся самые северные участки лиственничного редколесья (не островные леса), подобные редколесьям плакора на широте Полярного круга и южнее. В южной лесотундре на плакорах междуречий встречаются та-

ежные кедровые и еловые острова среди тундр, тундроподобных болот, лиственничных и березовых редколесий. В северной лесотундре плакоры заняты тундрами, поймы — островами лиственничных редколесий.

Использованы материалы учетов, наблюдений птиц и беспозвоночных в лесотундре: в районе г. Лабытнанги (66°50' с.ш., 66°30' в.д.); на Южном Ямале — в среднем течении рек Хадытаяха и Щучья (67° с.ш., 67°30' в.д.), в нижнем течении р. Яхадьяха (67°30' с.ш., 71°30' в.д.); в кустарниковых тундрах п-ова Ямал — бассейн р. Нурмаяха (68°20' с.ш., 73° в.д.).

Беспозвоночных учитывали с конца июня до первой декады августа в 1970—1999 гг. Население мезофауны в моховой дернине и почве учитывали с помощью биоценометра размером 25 × 25 см, как это принято при подобных исследованиях в тундре (Чернов, 1978), обычно 2 раза в сезон — в конце июня и середине июля. В отдельные годы педобионты и бриобионты учитывались, кроме того, в конце августа—начале сентября. Определяли количество членистоногих на единицу площади (экз./м²) и общую биомассу (мг/м²). Ошибка учета не превышала 25%. Обитающих на растениях и активно летающих насекомых учитывали при помощи количественного кошения энтомологическим сачком (количество насекомых на 100 взмахов сачка) и с помощью ловушки Малеза с начала июля до конца августа в 1977—1982 и в 1986—1987 гг. (Ольшванг, 1992). Определяли число насекомых, пролетающих через пространство сечения 1 м² в сутки. Всего за сезон в ловушке учитывали от 3 до 11 тыс. насекомых. Учет бабочек и типулид (imago) проводился с помощью маршрутных учетов. Типулид и мелких бабочек учитывали в полосе шириной 2 м, крупных (*Rhopaloscega*) — в полосе до 10 м. Длина учетного маршрута — 1 км.

Учеты птиц в тундрах Ямала проводили методом картирования пар на пробных площадках в пойме (66 га) и на водоразделе (55 га) в 1974 и 1975 гг. В лесотундре основной район учетов — окрестности г. Лабытнанги, где находятся полевые стационары “Харп” и “Октябрьский”. На первом учеты птиц на площади от 180 до 300 га проводили в 1970—2004 гг. При общей площади суши стационара 310.2 га лиственничные редколесья занимали 51.1 га, заросли кустарников — 14.34 га, болота — 39.58 га, прибрежно-водная растительность — 24.9 га, луга — 17.69 га, тундры — 162.6 га (Горчаковский, Троценко, 1974). Учетная площадка стационара Октябрьский в 1978—1982 гг. была размером 22.4 га, в 2002—2004 гг. — 38 га смешанного леса склона коренного берега.

Наши материалы по птицам и насекомым северной тайги достаточно отрывочны, поэтому, кроме собственных, использованы литературные

данные (по птицам — Данилов, 1965; Головатин, Пасхальный, 2005; Равкин, 1997; по беспозвоночным — Седых, 1974; Фридолин, 1935; Чернов, 1975, 1978).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Население беспозвоночных лесотундры. При анализе географического распространения насекомых использованы обобщения типов ареалов, предложенных К.Б. Городковым (1984, 1990). Тундровые и арктомонтанные виды рассматриваются здесь как “арктические”, а широко распространенные лесные виды, заходящие в Субарктику, — как “бореальные”.

На основании известных данных по членистоногим Северного Приобья и полуострова Ямала средний, типичный артроподоценоз равнинной тундры Зауралья и Южного Ямала можно представить следующим образом (Ольшванг, 1980, 1992). Таксономический объем такого артроподоценоза — более 2500 видов беспозвоночных мезофауны, под которой понимается совокупность всех насекомых (табл. 1), паукообразных, Мугиарода, кроме ногохвосток и клещей, попадающих в понятие “микрофауна”. Наиболее часто встречаются массовые, фоновые виды, образующие основу биомассы мезофауны, среди них 50—70 видов — доминанты, с обилием 1 экз./м² и более. По характеру географического распространения (для тех видов, чей таксономический статус и ареал достоверно известны) около половины всех видов исследуемого региона (до 40%) составляют северные тундровые виды, в основном гипо- и гемияркты. Остальные — бореальные и арктогорно-бореальные голаркты и транспалеаркты, которые отличаются от тундровых большей долей клопов, жуков, муравьев, других непаразитических перепончатокрылых, сетчатокрылых, крупных бабочек и пр. Для лесотундры можно отметить заметное преобладание насекомых с длиной тела 3—5 мм, тогда как в более южных лесных сообществах доминируют по обилию мелкие виды *Diptera Nematocera* с длиной тела до 2 мм. Среди видов, определяемых как доминанты, преобладают широко распространенные бореальные виды — до 70% фауны (Ольшванг, 1980, 1992). Еще Ю.И. Чернов (1978) отмечал, что сообщества членистоногих в южной тундре имеют такой же состав, как и в лесотундре.

Антофильный и аэробиионтный энтомокомплекс включает много бореальных лесных форм. На цветках различных растений многочисленны широко распространенные по лесной полосе жук-усач *Evodinus interrogationis* (L.), бражник *Celerio galii* (Rott.), мухи-журчалки *Eristalis abusivus* Collin, *Syrphus ribesii* (F.), *Melanostoma melinum* (L.), *M. scalare* (F.), шмель *Bombus jonellus* Kirby и др. В лесотундре и южной тундре обычны мухи родов *Morellia*, *Mesembrina*, многочисленны

Таблица 1. Зональная структура энтомофауны левобережья Оби и Южного Ямала

Отряд	Число видов мезофауны			
	северная тайга	лесотундра		кустарниковые тундры
	65° с.ш.	66° с.ш.	67° с.ш.	68° с.ш.
Ephemeroptera	38	12	10	10
Odonata	35	10	8	5
Plecoptera	25	15	8	8
Orthoptera	17	5	1	2
Blattoptera	3	1	0	0
Homoptera	17	17	14	14
Psocoptera	1	1	1	1
Hemiptera	163	45	46	38
Neuroptera	6	4	1	1
Megaloptera	2	1	1	1
Coleoptera	799	210	208	158
Strepsiptera	1	1	1	1
Trichoptera	63	16	15	15
Lepidoptera	510	282	125	125
Hymenoptera	358	82	80	80
Diptera	561	219	210	210
Итого	2599	921	729	669

виды-некробионты *Lucilia*, *Calliphora*, но эти виды не отмечались в мохово-лишайниковых тундрах на среднем Ямале (р. Нурмаяха).

Для комплекса герпетобионтов и почвенных беспозвоночных характерны червецы *Arctorthezia cataphracta* Olaf., личинки типулид (20 видов, доминируют тундровые *Tipula excisoides* Alex., *T. tristriata* Lund. и бореальные *T. lunata* L. и др.), обычные муравьи, представленные здесь одним видом — *Leptothorax acervorum* F.

Из жувелиц в тундрах Южного Ямала (Зиновьев, Ольшванг, 2003) обычны такие виды, как *Carabus truncaticollis* Esch., *Pterostichus brevicornis* Kirby, *P. montanus* Motsch., *P. haemalopus* Dej., *Amara brunnea* Gyll., *Diacheila polita* Fald. Все эти виды очень редки или совсем отсутствуют в более северной тундре. Анализируя широтные изменения видового разнообразия энтомофауны в градиенте “лесная зона—лесотундра—тундра” на примере булавоусых чешуекрылых, жувелиц и типулид (рис. 1), можно заключить, что экотонный эффект в виде повышения видового разнообразия членистоногих в лесотундре не отмечается.

Население птиц лесотундры. На территории севера Западной Сибири, от Полярного и Приполярного Урала до долины р. Енисей, от северной тайги до арктических тундр, зарегистрированы свыше 250 видов птиц; из них на 2000 г. доказано гнез-

дование 210 видов. В пределах левобережья Оби, от северной тайги до кустарниковых тундр, на 2010 г. доказано гнездование 177 видов птиц. Гнездовая авифауна южной части лесотундры насчитывает 141 вид, северной — 125 видов (табл. 2). Для северной оконечности таежной зоны (64°–65° с.ш.) известно гнездование 153 видов, для кустарниковых тундр Южного Ямала (68° с.ш.) — 81 вида. Гнездовые ареалы 28 видов выходят за пределы рассматриваемой территории как на юг (в среднюю и южную тайгу), так и на север (в типичные и арктические тундры).

Список таежных птиц, освоивших всю лесотундру или ее часть и не проникающих в кустарниковые тундры, включает 82 вида. Среди них много птиц, строящих гнезда на деревьях, и дуплогнездников. Всю лесотундру или ее северную часть освоили 22 тундровых вида. Практически все они входят в группу, связанную происхождением с Субарктикой (Данилов, 1966). По сравнению с северной тайгой в фауне лесотундры возросло число видов Anseriformes (от 19 до 20 видов) и Charadriiformes (от 24 до 32 видов). В южной тундре водоплавающих еще больше (22 вида), но доля ржанкообразных снизилась до 24 видов, что в последнем случае можно рассматривать как проявление краевого эффекта в пределах лесотундры, так как наблюдается взаимопроникновение таежных и тундровых групп видов. В пределах

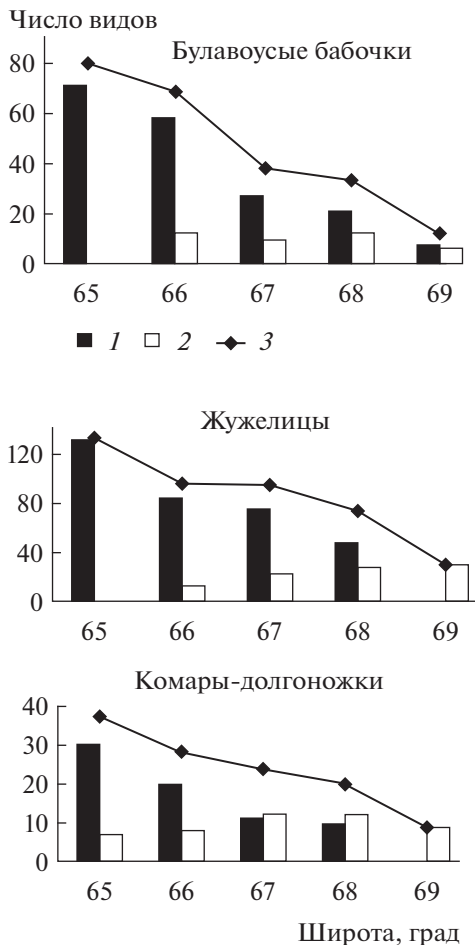


Рис. 1. Широтная динамика числа видов некоторых таксонов насекомых в Нижнем Приобье и на Ямале. 1 – широко распространенные и проникающие в лесотундру виды таежной зоны, 2 – субарктические и арктические виды, 3 – суммарное число видов.

самого богатого отряда, Passeriformes, видовое разнообразие снижается постепенно от 71 вида северной тайги до 57–45 видов лесотундры и 25 видов кустарниковых тундр.

Птиц, гнездящихся только в лесотундре, нет. В группу видов, гнездящихся преимущественно в Приобской лесотундре, можно включить *Falco rusticolus* L. и *Tringa erythropus* (Pall.). Первому виду для гнездования необходимы одиночные деревья со старыми крупными гнездами или скалы, которые имеются в нашем районе, но в других частях Субарктики это вид морских побережий. Второй вид предпочитает гнездиться в поймах лесотундровых и северотаежных озер с богатой околводной растительностью и осоковыми болотами. Преимущественно в полосе Приобской лесотундры находится гнездовая арал *Limosa lapponica* (L.), занимающего возвышенные участки тундр, но гнездится он и в таежной зоне. В группу обитателей полосы северная лесотундра–кустарниковые

тундры следует включить *Anser erythropus* (L.) и *Anthus gustavi* Swinhoe.

Взаимопроникновение авифаун тайги и тундры в лесотундру не означает их механическое смешивание. Таежные виды проникают в южную лесотундру через пойменные леса и таежные острова плакора, в северную лесотундру – только через пойменные леса, постепенно теряя часть списочного состава. Обогащение фауны лесотундры птицами тундры (22 вида) происходит на плакоре: на участках тундр, тундроподобных болот и в котловинах лесотундровых озер. Все они гнездятся в северной лесотундре, а в южной остается 8–10 видов, проникающих также в северную тайгу, на участки тундроподобных болот Западной Сибири.

Обилие беспозвоночных в лесотундре и на приграничных территориях. Обилие членистоногих мезофауны в наземных тундровых сообществах Ямала представляет собой величину, изменяющуюся в зависимости от сезона, состояния растительности и гидротермического режима, – от нескольких экземпляров до 2–3 тыс. на 1 м². Основу массы мезофауны по обилию составляют наиболее часто встречающиеся массовые, фоновые виды. Среди них 50–70 видов – доминанты, с обилием 1 экз/м² и более. Биомасса также сильно изменяется в зависимости от тех же условий и может составлять от 0.1 до 2–4 г/м² в живом весе и более. Средняя биомасса членистоногих мезофауны на 1 га тундры исследуемой территории Ямала составляет примерно от 1–3 кг на севере до 8–15 кг на юге полуострова (рис. 2). Везде до 90% всей биомассы образуют доминантные виды. В тундрах Ямала биомасса насекомых в водоемах в десятки раз превосходит таковую на суше. Из воды с амфибиотическими насекомыми, во время вылета имаго, выносятся 1.5–2 кг живого вещества на 1 га наземных сообществ (Данилов, Ольшванг, 1976).

Обилие птиц в лесотундре и на приграничных территориях. Сопоставление обилия птиц (плотности гнездового населения) северной тайги, лесотундры и южной тундры проведено по литературным данным и результатам собственных учетов в лесотундре и кустарниковой тундре (табл. 3). В первом случае это результаты маршрутных учетов, во втором – результаты картирования на пробных площадках. И те, и другие данные желательно сопоставлять только между собой, так как на маршрутах всегда встречается больше видов, чем регистрируется гнездящимися на площадках.

Обилие птиц в основных биотопах плакора (междуречий), отражающее зональное лицо местности, в лесотундре несколько ниже, чем в северной тайге, и выше, чем в южной тундре. Список пяти лидирующих видов тайги междуречий (Вартапетов, 1998) включает *Emberiza pusilla* Pall., *Fringilla montifringilla* L., *Acanthis flammea* L., *Phyllosco-*

Таблица 2. Зональная структура авифауны левобережья Оби и Южного Ямала

Отряд	Число гнездящихся видов			
	тайга	лесотундра		кустарниковые тундры
	65° с.ш.	66° с.ш.	67° с.ш.	68° с.ш.
Gaviiformes	2	2	2	2
Podicipediformes	1	1	1	0
Anseriformes	19	20	20	22
Falconiformes	13	12	11	4
Galliformes	4	5	5	2
Gruiformes	3	1	0	0
Charadriiformes	25	32	32	24
Columbiformes	2	1	0	0
Cuculiformes	2	2	2	0
Strigiformes	5	4	3	2
Caprimulgiformes	1	0	0	0
Piciformes	5	4	4	0
Passeriformes	71	57	45	25
Итого	153	141	125	81

pus borealis Blasius, *Anthus hodgsoni* Richmond. В лиственничных редколесьях плакора лесотундры из таежных видов в списке лидеров сохраняется только *E. pusilla*, но он пополняется субарктом *Anthus cervinus* Pall., видами открытых пространств: *Motacilla flava* L., *Anthus pratensis* L. и достаточно многочисленной и в тайге *Phylloscopus trochilus* L.

Обилие птиц в озерно-болотном ландшафте лесотундры (территория стационара Харп) по сравнению с тайгой снижается параллельно снижению видового разнообразия. Но пять лидирующих видов в озерно-лесоболотном ландшафте тайги имеют суммарное обилие 298 ос/км², а пять видов в лесотундре – 324 ос/км². Список лидеров в тайге включает *E. pusilla*, *M. flava*, *Ph. trochilus*, *F. montifringilla* и *Tringa glareola* L., а в лесотундре – *A. cervinus*, *M. flava*, *E. pusilla*, *Luscinia svecica* L. и *Ph. trochilus*, т.е. видовой состав близок и пополняется только одним видом – *A. cervinus*, а *T. glareola* из группы лидеров выпадает.

Для ерниковых тундр междуречий как в лесотундре, так и в южных тундрах характерно равное суммарное обилие при лидировании разных видов. В лесотундре лидировали *A. cervinus* и *A. pratensis*, *Calcarius lapponicus* L. и *Pluvialis apricaria* L., причем в последние годы *C. lapponicus* выпал из числа лидеров. Однако в подзоне кустарниковых тундр *C. lapponicus* повсеместно находится на первом месте по числу гнездящихся пар, на втором – *A. cervinus*. В группу лидеров кустарниковых тундр, как правило, входят *Calidris minu-*

ta Leisler, *C. alpina* L., в сухих тундрах в этот список входит *Eremophila alpestris* L., во влажных – *Phalaropus lobatus* L.

Поймы северных рек относятся к интразональным частям ландшафта, где существенно сглаживаются градиенты климатических факторов, поэтому обилие птиц, прежде всего воробьиных, в пойменных лесах зоны лесотундры значительно выше, чем в закустаренных поймах тундровой зоны (см. табл. 3) и, возможно, не ниже, чем в подобных биотопах северной тайги. Как правило, пойменные леса в лесотундре являются смешанными с относительно богатым кустарниковым ярусом, что привлекательно для воробьиных птиц. На учетной площадке стационара Октябрьский в 1978–1982 гг. всегда лидировали

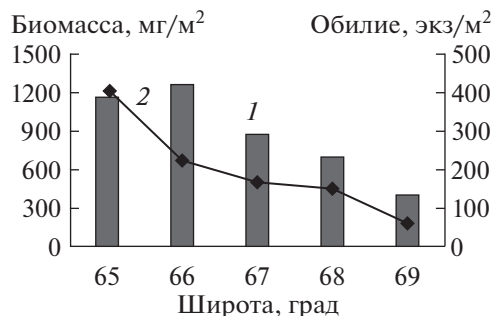


Рис. 2. Широтная динамика биомассы (1) и обилия (2) насекомых и пауков в моховой дернине.

Таблица 3. Плотность гнездового населения (особей на 1 км²) и число видов (в скобках) в основных типах ландшафтов

Тип ландшафта	Северная тайга	Лесотундра	Кустарниковые тундры	Источник данных
Тайга междуречий	404 (65)	—	—	Вартапетов, 1998
Лесо-болотный междуречий	490 (65)	334 (29)**	—	Вартапетов, 1998 Рыжановский, 2008
Редколесья междуречий	—	395 (44) 468 (23)*	—	Пасхальный, Головатин, 2004 Рыжановский, 2008
Тундры междуречий	—	363 (48) 257 (19)**	264 (43) 236 (17)**	Пасхальный, Головатин, 2004 Рыжановский, 2008
Пойменный лугово-соровый	735 (52)	267 (18)*	—	Равкин, 1997 Рыжановский, 2008
Пойменный лесной	—	1390 (26)*	—	Рыжановский, 2008
Пойменный тундровый	—	—	445 (50) 612 (23)**	Пасхальный, Головатин, 2004 Рыжановский, 2008

* Средние за ряд лет, данные картирования.

** Данные картирования в 1974 г.

E. pusilla, *Ph. trochilus*, *Ph. borealis*, *F. montifringilla* и *L. svecica*, т.е. виды, доминирующие на плакоре в таежной зоне. В некоторые годы в число лидеров попадала *A. flammea* и выпадала *L. svecica*. На начало текущего века из этой группы выпала *Ph. trochilus*. В поймах тундровых рек Среднего Ямала при более низкой общей численности птиц лидируют *C. lapponicus*, *A. cervinus*, *Calidris temminckii* Leisler, *C. minuta* и *Lagopus lagopus* L., т.е. список видов, на долю которых приходится до 70% численности авифауны ландшафта, изменился полностью с исчезновением лесной растительности.

Поскольку виды, гнездящиеся только в лесотундре, отсутствуют, возникает вопрос — есть ли виды, у которых плотность гнездования максимальна именно в лесотундре. Во всех основных ландшафтах плакора численно преобладает

A. cervinus. Это единственный вид воробьиных плакора, плотность гнездования которого снижается как к югу, так и к северу, т.е. оптимальный ареал находится в лесотундре. В пойменных лесах лесотундровой зоны по сравнению с тайгой и тундрой максимальная плотность выявлена у *Ph. trochilus*, *Ph. borealis*, *L. svecica*, *F. montifringilla*, *A. flammea* и *E. pusilla*, но действительно лесотундровым видом пойм, по критерию плотности, можно считать только *E. pusilla*, так как ее обилие в оптимальном биотопе (пойменный лиственный-еловый разреженный лес) выше, чем в подобных биотопах северной тайги, как в пойме, так и на плакоре.

Беспозвоночные и птицы лиственного редколесья плакора. Именно редколесья плакора отличаются лесотундру от северной тайги и кустарниковых тундр. В нашем регионе они образованы в основном *Larix sibirica* Ledeb.

Для членистоногих (бриобионтов, тамно- и хортобионтов) редколесья плакора — это продолжение северной тайги, для дендробионтов — северная граница ареала и южная — для арктических видов. Для Приобской лесотундры и Южного Ямала установлено, что в лесотундровых и южных тундровых сообществах численность беспозвоночных, главным образом двукрылых, зачастую выше, чем в соседних зонах. Доминируют амфибионты, главным образом Chironomidae, Culicidae, Simuliidae. Так, при учете ловушкой Малеза численность насекомых — хорто- и аэробиионтов — в тундре Ямала составляла 30–40 экз/сут, в лесотундре — 120–160 экз/сут, в северной тайге в предгорьях Приполярного Урала — 10–15 экз/сут (рис. 3). Наблюдается также увеличение видового разнообразия отдельных таксонов жесткокрылых (Са-

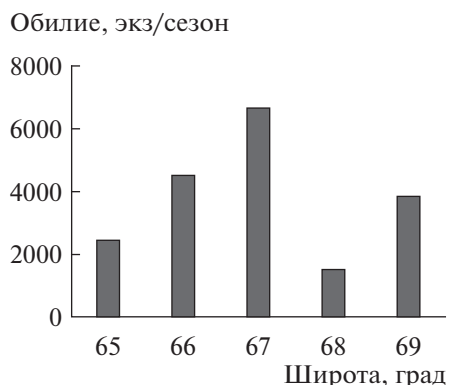
**Рис. 3.** Широтная динамика обилия насекомых-аэробиионтов в Нижнем Приобье и тундрах Южного Ямала (учет ловушкой Малеза).

Таблица 4. Представленность семейств (количество видов) жуков в фауне Северного Приобья и Ямала (Зиновьев, Ольшванг, 2003)

Семейство	Широта				
	65° с.ш.	66° с.ш.	67° с.ш.	68° с.ш.	65° с.ш.
Carabidae	146	34	93	77	31
Dytiscidae	68	34	12	6	3
Staphylinidae	198	13	11	22	9
Cerambycidae	50	20	10	10	2
Chrysomelidae	72	25	11	11	8
Curculionidae	87	24	28	16	3
Прочие (24 семейства)	178	60	43	16	5
Всего	799	210	208	158	61

rabidae и Staphylinidae) на границе северная лесотундра/южная тундра (табл. 4).

Список птиц на участках сплошных лиственных редколесий всегда включает *A. pratensis*, *A. cervinus*, *M. flava*, *Ph. trochilus*, *L. svecica*, *E. pusilla*, *Tringa glareola*, *P. apricaria*, *Numenius phaeopus* L., *Gallinago gallinago* L., *G. stenura* Bonoparte, *L. lagopus*. В разные годы и в разных биотопах обычно доминирует один из первых шести видов. Все эти птицы для гнездования не нуждаются в древесной растительности, т.е. редколесье воспринимается как продолжение безлесного пространства: осокового болота, луга, тундры. Но поскольку в редколесье кустарниковый ярус (ивы, ольха, карликовая березка) выражен сильнее, чем на участках ерниковой тундры, выше там и обилие кустарниковых воробьиных — *L. svecica*, *Ph. trochilus*, *E. pusilla*. Именно эти виды плюс *A. pratensis* обеспечивают превышение обилия птиц в редколесье по сравнению с ерниковой тундрой (см. табл. 3), где доминирует *A. cervinus*. Дендрофильные птицы пойм (дуплогнездники и гнездящиеся на ветвях лиственниц) в редколесье малочисленны. Таким образом, для большинства птиц редколесье — это тундра, но более богатая беспозвоночными за счет развития яруса кустарников. Типично тундровые *C. lapponicus* занимали гнездовые территории при наличии одиночных лиственниц, избегая участков, где деревья росли ближе 15–20 м друг от друга. Редколесий плакора избегают также *Charadrius hiaticula* L. и *Oenanthe oenanthe* L., а редколесий пойм на северной границе лесотундры все *Calidris*, весьма обычные на плакоре Южного Ямала.

В Западной Сибири в современных границах лесотундра существует с момента окончания бореального термального максимума. Собственной как авифауны, так и энтомофауны в лесотундре нет при существовании фаун таежной и тундровой природных зон. Вероятно, лесотундры в отдельные периоды плейстоцена в современном виде как сплошной переходной полосы между тайгой и

тундрой не было, поэтому не сформировались специфические авифауна и энтомофауна. Несомненно, они формируются, так как возрастает биоразнообразие, появились виды, максимумы плотности которых находятся в лесотундре. Можно констатировать, что экотонный эффект в лесотундре относительно таксономического состава птиц и насекомых не выражен. Отмечается только увеличение численности отдельных групп (насекомые-амфибионты).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Варпанетов Л.Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1998. 327 с.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 559 с.
- Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР // Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Л., 1984. С. 3–20.
- Городков К.Б. Динамика ареала: общий подход. 1 // Энтотомол. обозрение. 1990. № 2. С. 75–83.
- Горчаковский П.Л., Троценко Г.В. Растительность стационара “Харп” // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 49–60.
- Данилов Н.Н. Птицы Нижней Оби и изменения в их распространении за последние десятилетия // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск, 1965. С. 103–109.
- Данилов Н.Н. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск, 1966. 147 с.
- Данилов Н.Н., Ольшванг В.Н. Вторичная продуктивность Субарктики // Ресурсы биосферы. Л., 1976. Вып. 2. С. 221–234.
- Зиновьев Е.В., Ольшванг В.Н. Жуки севера Западно-Сибирской равнины, Приполярного и Полярного Урала // Научный вестник. Салехард, 2003. Вып. 3. Ч. 2. С. 37–60.
- Неронов В.В. Зональные экотоны Северной Евразии: история изучения и структурно-функциональная организация // Успехи совр. биол. 2008. Т. 128(1). С. 35–51.

- Норин Б.Н.* Что такое лесотундра // Ботан. журн. 1961. Т. 46. № 1. С. 21–38.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Ольшванг В.Н.* Насекомые Полярного Урала и Приобской лесотундры // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 3–37.
- Ольшванг В.Н.* Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. 103 с.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г.* Ландшафтно-зональная характеристика населения птиц полуострова Ямал. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 78 с.
- Равкин Ю.С.* Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука, 1997. 287 с.
- Рыжановский В.Н.* О проявлении краевого эффекта при распределении птиц в пределах Приобской лесотундры // Научный вестник. Салехард, 2008. Вып. 8. С. 103–112.
- Седых К.Ф.* Животный мир Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. 1974. 192 с.
- Фридолин В.Ю.* Фауна Северного Урала как зоогеографическая единица и как биоценотическое целое // Труды ледниковых экспедиций. М.; Л., 1935. Вып. 1. С. 245–270.
- Чернов Ю.И.* Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Чернов Ю.И.* Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 165 с.
- Walter H.* Die Vegetation der Erde. Jena: Veb Gustav Fischer Verlag, 1968. Bd II. 350 s.