

ISSN 0869-4362

**Русский  
орнитологический  
журнал**

**2009  
XVIII**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК  
469  
EXPRESS-ISSUE**



Русский орнитологический журнал  
The Russian Journal of Ornithology

*Издаётся с 1992 года*

Т о м X V I I I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2009 № 469

## СОДЕРЖАНИЕ

---

379-403 Лесотундра Западной Сибири  
как среда обитания птиц.  
В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ

---

*Редактор и издатель А.В.Бардин*  
Кафедра зоологии позвоночных  
Биолого-почвенный факультет  
Санкт-Петербургский университет  
Россия 199034 Санкт-Петербург

The Russian Journal of Ornithology

*Published from 1992*

Volume XVIII

Express-issue

2009 № 469

## CONTENTS

---

379-403 Western Siberia forest-tundra  
as a life environment for birds.  
V. N. RYZHANOVSKY

---

*A.V.Bardin, Editor and Publisher*  
Department of Vertebrate Zoology  
S.Petersburg University  
S.Petersburg 199034 Russia

## Лесотундра Западной Сибири как среда обитания птиц

В. Н. Рыжановский

Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук, ул. 8 Марта, д. 202, Екатеринбург, 620144, Россия. E-mail: ryzhanovsky@ecology.uran.ru

Поступила в редакцию 12 марта 2009

Лесотундра – элемент ландшафтной оболочки Земли. До середины XX века отечественные геоботаники и географы присваивали лесотундре ранг природной подзоны таёжной зоны или тундровой, переходной между тайгой и тундрой. Позднее лесотундре начали присваивать ранг природной зоны, отличающейся лесотундровым типом растительности (Норин 1961). К этому типу растительности, по Б.Н.Норину, должны быть отнесены не только редколесья, редины и криволесья, но и некоторые типы кустарниковых тундр. Собственно лесотундровым типом растительности являются северные редколесья. В.М.Сдобников (1937), описывая редколесья Большеземельской тундры, характеризовал их как «отдельно стоящие деревья или небольшие группы их, отставленные друг от друга настолько далеко, что между ними исчезает всякая связь». Но по данным ботаников (Говорухин 1952), даже при сильной разреженности деревьев в редколесьях их корневые системы оказываются сомкнутыми, в связи с маломощностью почв. Сомкнутость корневых систем деревьев играет в редколесьях эдификаторную роль (Норин 1961), определяя разреженность их крон. Наиболее характерным признаком лесотундрового типа растительности является комплексность и мозаичность, при которых «тундровые» и «лесные» структурные элементы проникают друг в друга, налагаются друг на друга, что ведёт к перестройке взаимоотношений внутри сообществ, к возникновению новых структур. Анализ флоры свидетельствует о существовании особого лесотундрового набора видов со специфическим ядром из видов субарктического происхождения (Норин 1961). Таким образом, лесотундра, независимо от присвоенного ей зонального ранга, реально в течение длительного периода, с конца третичного – начала четвертичного периодов (Лавренко 1951), занимает обширные территории Северной Евразии, что даёт основу для формирования собственной фауны лесотундры, в том числе и фауны птиц. Анализ авифауны севера Западной Сибири в целях выявления экологической специфики комплекса лесотундровых птиц и особенности использования птицами лесотундровых сообществ и является задачей данной статьи.

Несмотря на то, что птицы являются наиболее многочисленной группой наземных позвоночных лесотундры, количество работ, посвящённых непосредственно анализу птичьего населения лесотундры, мало по сравнению с тундрой и тайгой. Н.Н.Данилов (1966) указывал, что лесотундра не имеет ни одного свойственного только ей вида или подвида птиц, а в орнитогеографическом отношении отдельные регионы лесотундры соответствуют таковым бореальной, а не тундровой зоны. В.В.Брунов (1982) выделял южнотундрово-лесотундровую географо-генетическую группу из 18 видов, оптимумы ареалов которых лежат в южной тундре и лесотундре, «единую внутри себя и самостоятельную от тундровой и северо-таёжной групп». А.А.Естафьев (1999) при анализе фауны северо-востока европейской части России пришёл к выводу о самостоятельности авифауны предтундровых редколесий, значимо отличающейся от фаун северной тайги и кустарниковых тундр. По мнению Л.А.Портенко (1937), авифауна лесотундры представляет собой не смесь лесных и тундровых форм, а самостоятельный комплекс, состоящий из некоторых видов лесных и тундровых зон. Ландшафтно-зональную характеристику населения птиц кустарниковых тундр и лесотундры Южного Ямала приводят С.П.Пасхальный и М.Г.Головатин (2004), подчёркивая при этом, что фауна лесотундры имеет вполне самостоятельную комбинацию видов. Е.С. и Ю.С.Равкины (2005) выделили лесотундровый тип населения птиц и перечислили виды с лесотундровым типом предпочтения. Экологию птиц Приобской лесотундры изучали преимущественно орнитологи Института экологии растений и животных (Екатеринбург) при проведении работ в рамках Международной биологической программы (МБП), программы «Человек и биосфера» и других, более поздних программ.

В Западной Сибири лесотундровые редколесья образованы лиственницей сибирской или лиственницей с примесью ели и с подлеском из карликовой берёзки, ив, ольхи, можжевельника. Весьма условно полосу западносибирской лесотундры можно разделить на южную, среднюю и северную. В южной лесотундре на плакорах междуречий встречаются острова кедровой и еловой тайги среди тундрободобных болот, лиственничных редколесий и участков кустарниковых тундр. В средней лесотундре елово-лиственничные леса произрастают в поймах, а на плакорах встречаются острова лиственничных редколесий. В северной лесотундре плакор занят кустарниковыми тундрами и осоковыми болотами, поймы – островами лиственничных редколесий. В лесотундре много небольших озёр, преимущественно термокарстового происхождения, соединённых между собой ручьями и речками с узкими долинами, заросшими ерником и высокорослыми ивами. Крупнейшая река Западно-Сибирской равнины – Обь – в период открытой воды приносит значительное количество тепла, существенно смягчаю-

щего климат весной и осенью. Тепловой сток и связанные с ним изменения мерзлотных явлений и условий дренажа способствуют проникновению сплошных долинных лесов до широты Полярного круга, а островных лесов – до 67-й параллели (долины рек Щучья и Хадытаяха) и несколько севернее. Ещё больше тепла несёт река Енисей, поэтому на востоке региона северная граница лесотундры заходит за 68-ю параллель.

## Материал и методы

В настоящей работе рассматриваются видовой состав, обилие (плотность в период гнездования) и некоторые особенности экологии птиц территории Нижнего Приобья и Южного Ямала, от впадения в Обь реки Войкар (южные пределы лесотундры) до верховий рек Байдарата и Ядаяходаяха на севере. Горы Полярного Урала защищают район от северных ветров. В верховьях Байдараты, близ северо-восточной оконечности Полярного Урала и в нижнем течении впадающей в Обскую губу Ядаяходаяхи находятся участки лиственничного редколесья, подобные редколесьям плакора на широте Полярного круга и южнее. В статье использованы материалы учётов и наблюдений в лесотундре, в районе города Лабытнанги (66°50' с.ш., 66°30' в.д.); на Южном Ямале: в среднем течении Хадытаяхи (67° с.ш., 67°30' в.д.) и в верхнем течении Ядаяходаяхи (67°30' с.ш., 71°30' в.д.). Как сравнительный материал использованы данные учётов птиц в кустарниковых тундрах Ямала в бассейне Нурмаяхи (68°20' с.ш., 73° в.д.). В тундрах Ямала учёты проводили методом картирования пар на пробных площадках в пойме и на водоразделе, как правило, в течение 1-2 летних сезонов (Данилов и др.1984). В лесотундре основной район учётов – окрестности Лабытнанги, где находятся полевые стационары «Храп» и «Октябрьский». Треть территории стационара Храп занимают кустарниковые мелкопочварные тундры, треть – лиственничное редколесье, треть – система озёр разной величины, соединённых ручьями и речкой с заросшими ивняком берегами и с небольшими осоковыми болотцами. Для Приобской лесотундры это достаточно типичный ландшафт плакора. Стационар Октябрьский расположен в долине Оби. Высокий, до 100 м над уровнем поймы, коренной берег Оби защищает склон и надпойменную террасу от северных ветров, благодаря чему растительность имеет лесной характер. Помимо лиственницы – основной породы нижнеобских прибрежных лесов, растут ель, берёза извилистая, рябина, отличающиеся мощностью стволов, высотой, сомкнутостью крон. В подлеске обычны ольха кустарниковая, карликовая берёзка, красная смородина, жимолость, шиповник, разные виды ив. Приграничная полоса плакора занята лиственничным редколесьем с пятнами ерничкового подроста, небольшими ольховниками, осоковыми болотами, участками почварных тундр. Островной елово-берёзово-лиственничный лес в среднем течении Хадытаяхи в течение ряда лет был районом учётов и наблюдений В.К.Рябицева (1993), но в отдельные годы (1968, 1983) там работал и я. Учёты в пойменном лиственничном редколесье и тундрах водораздела нижнего течения Ядаяходаяхи мной проводились в 1981 и 1982 гг. В 1992-1996 гг. в течение 1-2 недель я работал в долине среднего течения Щучьей, где расположен наиболее крупный лесной остров на этой реке. Авифауна бассейна Щучьей изучается с середины XX в. (Кучерук и др. 1975; Калякин 1998), и короткие экскурсии незначительно дополнили имеющиеся в литературе сведения.

Мои материалы по птицам пограничного между тайгой и южной лесотундрой района отрывочны, поэтому используются литературные данные. Это фаунистиче-

ские сводки по птицам Двубоья, левобережья Оби и предгорий Полярного Урала (Данилов 1965; Головатин, Пасхальный 2000; Головатин и др. 2006). В настоящей статье использованы также результаты учётов птиц в северной тайге Западно-Сибирской равнины (Равкин 1978; Вартапетов 1998).

## Результаты

### *Авифауна Приобской лесотундры и прилегающих зон*

На территории севера Западной Сибири, от Полярного и Приполярного Урала до долины Енисея, от северной тайги до арктических тундр, зарегистрировано свыше 250 видов птиц, из них к 2000 году доказано гнездование 210 видов (Рыжановский, Пасхальный 2000). В последние годы список гнездящихся птиц несколько увеличился в результате более тщательного обследования таёжных районов (Емцев 2007; Локтионов и др. 2007) и «перевода» ряда видов из категории «возможно гнездящиеся» в категорию видов с доказанным гнездованием. Однако общее количество зарегистрированных видов птиц в нашем регионе не увеличилось.

В пределах левобережья, от северной тайги (южная контактная полоса лесотундры) до кустарниковых тундр (северная контактная полоса лесотундры) гнездятся 177 видов. Гнездовая авифауна лесотундры нашего региона насчитывает 134 вида. Для границы тайги и южной оконечности лесотундры установлено гнездование 158 видов; для границы кустарниковых тундр и северной оконечности лесотундры установлено гнездование 69 видов. Распространение 28 видов выходит за пределы рассматриваемой территории как на юг (средняя и южная тайга, степи), так и на север (типичные и арктические тундры). Список таёжных птиц, освоивших всю лесотундру или её часть и не проникающих в кустарниковые тундры, включает 72 вида. Среди них преобладают птицы, строящие гнёзда на деревьях и дуплогнездники. Всю лесотундру или её северную часть освоили 17 тундровых видов. Практически все они входят в группу субарктов (Данилов 1966). По сравнению с северной тайгой в фауне лесотундры возросло число видов Anseriformes (от 18 до 20 видов) и Charadriiformes (от 24 до 32 видов) с последующим снижением в тундровой зоне до 15 и 24 видов соответственно. В пределах самого богатого отряда, Passeriformes, видовое разнообразие снижается от 76 видов северной тайги до 53 видов лесотундры и 23 видов кустарниковых тундр (табл. 1).

Индекс общности Жаккара (Песенко 1982) фаун северной тайги и лесотундры существенно выше, чем лесотундры и кустарниковых тундр: 0.69 и 0.41 соответственно (при 1.00 в случае максимальной общности), что совпадает с выводом Н.Н.Данилова (1966) о том, что лесотундра в орнитогеографическом отношении принадлежит бореальной подобласти.

Таблица 1. Зональная структура авифауны левобережья Оби и Южного Ямала.  
Число гнездящихся видов

Таксон	Северная тайга	Лесотундра	Кустарниковые тундры
Gaviiformes	2	2	2
Podicipediformes	1	1	0
Anseriformes	18	20	15
Anserinae	3	5	6
Anatinae	6	6	3
Aythinae	6	6	4
Somaterini	0	0	1
Merginae	3	3	1
Falconiformes	14	12	5
Pandionidae	1	1	0
Accipitridae	8	7	2
Falconidae	5	4	2
Galliformes	4	3	2
Gruiformes	2	2	0
Charadriiformes	24	32	25
Charadriidae	3	5	6
Haematopidae	1	0	0
Scolopacidae	14	18	14
Scolopariidae	0	3	3
Laridae	6	6	2
Columbiformes	3	1	0
Cuculiformes	2	2	0
Strigiformes	6	3	2
Caprimulgiformes	1	0	0
Piciformes	5	3	0
Passeriformes	76	53	23
Hirundinidae	3	1	1
Alaudidae	2	2	1
Motacillidae	7	8	6
Laniidae	1	1	0
Sturnidae	1	0	0
Corvidae	6	6	1
Prunellidae	2	2	0
Bombycillidae	1	1	0
Sylviidae	13	7	4
Regulidae	1	0	0
Muscicapidae	3	1	0
Turdidae	13	9	3
Aegithalidae	1	0	0
Paridae	4	2	0
Sittidae	1	0	0
Passeridae	2	2	1
Fringillidae	10	6	1
Emberizidae	6	5	5
Итого	158	134	74

Лесотундра не имеет ни одного эндемичного вида или подвида птиц, т.е. не играла сколько-нибудь значительной роли в формообразовании. В Нижнем Приобье и на Южном Ямале в группу видов, гнездящихся практически только в лесотундре, можно включить кречета *Falco rusticolus* и щёголя *Tringa erythropus*. Соколу для гнездования необходимы одиночные деревья со старыми крупными гнёздами птиц или скалы. Всё это есть в лесотундре нашего района, но в других частях Субарктики кречет – птица морских побережий и кустарниковых тундр. Характерно, что в горах Полярного Урала, граничащих с лесотундрой, кречеты не найдены (Головатин, Пасхальный 2005). Щёголь предпочитает гнездиться в поймах лесотундровых озёр с богатой околководной растительностью и осоковыми болотами, но заходит он и в северную тайгу.

Преимущественно в полосе лесотундры лежит область гнездования малого веретенника *Limosa lapponica*, занимающего возвышенные участки тундр. Пискульку *Anser erythropus*, сибирского конька *Anthus gustavi* и полярную овсянку *Emberiza pallasi* следует включить в группу обитателей пограничной полосы между северной лесотундрой и южной тундрой. Они не проникают до северных пределов кустарниковых тундр и до южных пределов лесотундры. В справочнике-определителе «Птицы СССР» (Флинт и др. 1968) список птиц, распространение которых ограничено лесотундрой, включает только щёголя и сибирского конька, но в нашем районе последний вид найден именно в полосе по границе между лесотундрой и южной тундрой (Данилов и др. 1984; Соколов и др. 2001).

Проникновение видов фаун тайги и тундры в лесотундру не означает их механическое смешивание. Таёжные виды проникают в южную лесотундру пойменными лесами и таёжными островами плакора, в среднюю и северную лесотундру – только пойменными лесами, постепенно теряя часть «списочного состава». На широте города Лабытнанги (средняя лесотундра) по сравнению с широтой посёлка Мужики (южная лесотундра) практически перестают встречаться: серый гусь *Anser anser*, кряква *Anas platyrhynchos*, скопа *Pandion haliaetus*, чёрный коршун *Milvus migrans*, тетеревиный *Accipiter gentilis*, тетерев *Lyrurus tetrix*, рябчик *Tetrastes bonasia*, чибис *Vanellus vanellus*, кулик-сорока *Haematopus ostralegus*, черныш *Tringa ochropus*, большой улит *Tringa nebularia*, большой кроншнеп *Numenius arquata*, большой веретенник *Limosa limosa*, вяхирь *Columba palumbus*, глухая кукушка *Cuculus saturatus*, большой пёстрый дятел *Dendrocopos major*, деревенская ласточка *Hirundo rustica*, грач *Corvus frugilegus*, скворец *Sturnus vulgaris*, мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, серая мухоловка *Muscicapa striata*, ополовник *Aegithalos caudatus*, пухляк *Parus montanus*, большая синица *Parus major*, поползень *Sitta europaea*, клёст-

еловик *Loxia curvirostra*, обыкновенная овсянка *Emberiza citrinella*, овсянка-ремез *Emberiza rustica*, дубровник *Emberiza aureola*. Островными пойменными лесами Щучьей и Хадытаяхи (северная лесотундра) ограничено продвижение на север красношейной поганки *Podiceps auritus*, трескунка *Anas querquedula*, гоголя *Vulpes clangula*, лутка *Mergus albellus*, большого крохалея *Mergus merganser*, перепелятника *Accipiter nisus*, беркута *Aquila chrysaetos*, орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla*, чеглока *Falco subbuteo*, глухаря *Tetrao urogallus*, погоньша *Porzana porzana*, малого зуйка *Charadrius dubius*, вальдшнепа *Scolopax rusticola*, речной крачки *Sterna hirundo*, мохноногого сыча *Aegolius funereus*, малого пёстрого дятла *Dendrocopos minor*, зелёного конька *Anthus hodgsoni*, горной трясогузки *Motacilla cinerea*, кукушки *Perisoreus infaustus*, свиристея *Bombycilla garrulus*, малой мухоловки *Ficedula parva*, обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus*, синехвостки *Tarsiger cyanurus*, тёмнозобого дрозда *Turdus atrogularis*, певчего дрозда *Turdus philomelos*, снегиря *Pyrrhula pyrrhula*. Редколесьем долин Ядаяходаяхи и Байдараты (южная граница кустарниковых тундр) ограничено распространение хохлатой чернети *Aythya fuligula*, пустельги *Falco tinnunculus*, серого журавля *Grus grus*, перевозчика *Actitis hypoleucos*, мородунки *Xenus cinereus*, дупеля *Gallinago media*, среднего кроншнепа *Numenius phaeopus*, сизой *Larus canus*, озёрной *L. ridibundus* и малой *L. minutus* чаек, обыкновенной кукушки *Cuculus canorus*, болотной совы *Asio flammeus*, ястребиной совы *Surnia ulula*, трёхпалого дятла *Picoides tridactylus*, полевого жаворонка *Alauda arvensis*, жёлтой трясогузки *Motacilla flava*, серого сорокопута *Lanius excubitor*, сороки *Pica pica*, вóрона *Corvus corax*, сибирской завирушки *Prunella montanella*, славки-мельничка *Sylvia curruca*, таловки *Phylloscopus borealis*, зелёной пеночки *Phylloscopus trochiloides*, зарнички *Phylloscopus inornatus*, черноголового чекана *Saxicola torquata*, сибирской гаички *Parus cinctus*, юрка *Fringilla montifringilla*, щура *Pinicola enucleator*, обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus*, белокрылого клеста *Loxia leucoptera*. Обеднение фауны происходит за счёт лесных и околоводных птиц. Тундровых видов, проникающих в лесотундру пойменными лесами и пойменными водоёмами, нет. Обогащение фауны лесотундры птицами тундры происходит на плакоре: на участках тундр, тундроподобных болот и в котловинах лесотундровых озёр. Это белолобый гусь *Anser albifrons*, морская чернеть *Aythya marila*, морянка *Clangula hyemalis*, тундряная куропатка *Lagopus mutus*, золотистая ржанка *Pluvialis apricaria*, хрустан *Eudromias morinellus*, галстучник *Charadrius hiaticula*, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*, кулик-воробей *Calidris minuta*, белохвостый песочник *Calidris temminckii*, чернозобик *Calidris alpina*, средний *Stercorarius pomarinus*, короткохвостый *S. parasiticus* и длиннохвостый *S.*

*longicaudus* поморники, полярная крачка *Sterna paradisaea*, рогатый жаворонок *Eremophila alpestris*, краснозобый конёк *Anthus cervinus*, лапландский подорожник *Calcarius lapponicus*, пуночка *Plectrophenax nivalis*. Все они гнездятся в северной лесотундре; в средней лесотундре гнездится 12 видов; в южной – 8-10 видов, проникающих также в северную тайгу, на участки тундроподобных болот. Разумеется, это не полные списки. Обследование наиболее северного редколесья в долине Ядаяходаяхи проводилось в начале 1980-х годов. К настоящему времени, несомненно, фауна несколько изменилась. Некоторые виды расширяют ареал к северу (например, серая ворона *Corvus cornix* в последние годы из лесотундры расселилась до типичных тундр Ямала – Головатин, Соколов 2008), другие исчезают.

### *Население птиц основных типов местообитаний лесотундры*

В.М.Сдобников (1937), опубликовавший специальную работу о распределении птиц и млекопитающих по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале, для северной лесотундры выделил два главных комплекса местообитаний: долинные и водораздельные, или, в соответствии с принципом зональности, пойменные (интразональные) и плакорные (зональные). Для долинного комплекса характерны: долинные леса, ивовые рощи, долинные кустарники, суходольные луга склонов и надпойменных террас, осоковые болота, сырые луга пойм и ряд более мелких местообитаний. В комплексе междуречных пространств выделены группа «озёрных» местообитаний, открытая тундра, кустарниковые заросли и водораздельные леса. Автор привёл только списки доминирующих видов указанных местообитаний без указания обилия, поэтому дальше они не рассматриваются. С.П.Пасхальный и М.Г.Головатин (2004) на основе «Карты растительности Ямало-Ненецкого автономного округа» для границы северной лесотундры и тундры выделили следующие типы местообитаний с указанием плотности населения и доминирующих видов: лишайниковые субарктические тундры; моховые субарктические и пушицево-кочкарные моховые тундры; ерниковые тундры; закустаренные долины с лиственничным редколесьем и смешанными лесами; лиственничные редколесья, багульниково-лишайниковые кочковатые и кустарниково-лишайниково-моховые плоскобугристые болота; тундроподобные низины побережий. Для территории, расположенной южнее, на широте Полярного круга, можно выделить: смешанные леса склонов коренного берега Оби и её притоков; пойменно-соровые участки долины Оби с полосами прирусловых ивняков; лиственничные редколесья плакора; озёрно-болотный с ерниковыми зарослями ручьевых долин, соединяющих озёра; кустарничковые кочкарные и бугри-

стые умеренно влажные тундры; сырые ерниковые тундры ручьевых долин. Обобщённые сведения по видам-доминантам и обилию птиц в этих местообитаниях приведены в таблице 2.

Таблица 2. Плотность населения птиц в основных типах местообитаний Южного Ямала и Нижнего Приобья

Тип местообитаний	Число видов	Плотность, ос./км <sup>2</sup>		Доминирующие виды
		Min	Max	
Ю ж н ы й Я м а л (Пасхальный, Головатин 2004; маршрутные учёты)				
Моховые субарктические тундры	47	87	232	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Phalaropus lobatus</i> , <i>Calcarius lapponicus</i>
Лишайниковые субарктические тундры	40	60	95	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Eremophila alpestris</i> , <i>Philomachus pugnax</i>
Ерниковые тундры	46-48	93	363	<i>Calcarius lapponicus</i> , <i>Anthus cervinus</i> , <i>Tringa glareola</i>
Закустаренные долины с лиственничным редколесьем	64-65	228	631	<i>Acanthis flammea</i> , <i>Phylloscopus trochilus</i> , <i>Emberiza pusilla</i>
Лиственничные редколесья пойм и плакора	44	73	395	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Anthus pratensis</i> , <i>Tringa glareola</i>
Кочковатые и плоскобугристые болота	31	94	216	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Motacilla flava</i> , <i>Phalaropus lobatus</i>
Тундроподобные низины побережий	36	91	168	<i>Calcarius lapponicus</i> , <i>Luscinia svecica</i> , <i>Phalaropus lobatus</i>
Н и ж н е е П р и о б ь е ( Мои данные картирования на площадках)				
Смешанный лес склона коренного берега	38	1114	1390	<i>Phylloscopus trochilus</i> , <i>Emberiza pusilla</i> , <i>Phylloscopus borealis</i>
Пойменно-соровые участки долины Оби с полосами прирусловых ивняков	42	Не учтывали	Не учтывали	<i>Emberiza pusilla</i> , <i>Phylloscopus trochilus</i> , <i>Fringilla montifringilla</i>
Лиственничные редколесья плакора	23	137	468	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Motacilla flava</i> , <i>Emberiza pusilla</i>
Озёрно-болотный с ерниковыми зарослями	29	93	334	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Motacilla flava</i> , <i>Emberiza pusilla</i>
Кустарничковые кочкарные и бугристые умеренно влажные тундры	19	50	257	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Anthus pratensis</i> , <i>Phylloscopus trochilus</i>
Сырые закустаренные тундры ручьевых долин	22	620	830	<i>Anthus cervinus</i> , <i>Anthus pratensis</i> , <i>Emberiza pusilla</i>

Прежде всего следует отметить, что различия в числе видов, зарегистрированных на Южном Ямале и в Нижнем Приобье, связаны с разными методами учёта. На маршрутах с не фиксированной полосой учёта (Южный Ямал) регистрируется всегда больше видов, чем при учёте на локальных участках Приобья, где птиц, беспокоившихся за границами контрольных участков в учёт не включали.

Чем сложнее структура растительности ландшафта в лесотундре, тем выше обилие гнездящихся там птиц. Максимальное обилие зарегистрировано в многоярусном лесу южного склона коренного берега Оби (стационар Октябрьский). С плотностью, превышающей в некоторые годы 1.0-1.5 пар/га, здесь гнездились пеночки – весничка *Phylloscopus trochilus* и таловка, овсянка-крошка *Emberiza pusilla*, чечётка *Acanthis flammea*, весьма многочисленны были варакушка *Luscinia svecica*, юрок *Fringilla montifringilla*, рябинник *Turdus pilaris*. На Южном Ямале склоны, надпойменные террасы и поймы долин крупных рек (Ядаяходаяха), занятые лиственничным редколесьем с ерниковым подростом, имеют значительно более низкую плотность птиц при доминировании краснозобого *Anthus cervinus* и лугового *Anthus pratensis* коньков, фифи *Tringa glareola*. Северных птиц – песочников и лапландского подорожника в таких биотопах практически нет. Они появляются в тундрах плакора при повсеместном доминировании подорожника и при относительно низкой плотности. Максимальная для лесотундры Южного Ямала плотность населения птиц обнаружена С.П.Пасхальным и М.Г.Головатинным (2004) в закустаренных долинах с лиственничным редколесьем и смешанными лесами. Данный биотоп можно рассматривать как «переходный интразональный» от смешанного леса коренного берега Нижней Оби и её притоков к лиственничному пойменному редколесью Южного Ямала: общий видовой состав доминантов при постепенно снижающейся плотности гнездования. В Приобской лесотундре имеется ещё один «переходный зональный» биотоп от смешанного леса берега к лиственничному редколесью и кустарничковым тундрам плакора. Это сырые закустаренные тундры ручьевых долин с отдельными лиственницами или без них – верховья многочисленных речек, образующих притоки Оби. Площадь таких биотопов относительно невелика по сравнению с прилегающей более сухой тундрой. В этих биотопах высока численность гнездящихся птиц как открытой тундры (краснозобый и луговой коньки), так и смешанного леса (овсянка-крошка, весничка). В результате образуется пятно высокой плотности населения птиц, составленное небольшим числом видов воробьиных.

Лиственничные редколесья в нашем районе языками вытянуты от коренного берега Оби и притоков вглубь плакора, где они превращаются в острова редколесий. Одновременно происходит изменение ви-

дового состава птиц: фауна редколесья обогащается за счёт лугового и краснозобого коньков, жёлтой трясогузки; исчезают юрок, таловка, сибирская гаичка, рябинник, белобровик *Turdus iliacus*, сорока, серая ворона и другие лесные виды. В островных лесах юрок, таловка, дрозды, серая ворона гнездятся единично. Плотность гнездования овсяннички, входящей в группу доминантов как в лесу, так и в редколесье, во втором биотопе в 5-10 раз (в разные годы) ниже, чем в первом. Подобное соотношение плотности населения в лесу и редколесье наблюдается и у веснички. В итоге лиственничное редколесье плакора несколько богаче видами, чем тундры плакора, и беднее прибрежного леса. По обилию птиц редколесье ближе к тундровым ландшафтам. В отдельные годы в группу доминантов редколесья входил фифи (6-8% по численности), для которого характерно тяготение к древесной растительности. Вероятно, не находят особых различий между редколесьем и кустарниковой тундрой средний кроншнеп и малый веретенник, одинаково малочисленные в обоих биотопах. Золотистая ржанка, не избегая редколесий, более обычна на участках сухой и умеренно влажной тундры.

Тундры на плакорах Нижнего Приобья занимают 30-40% территории. Больших участков тундр одного типа практически нет. Вершины холмов заняты сухой, по терминологии В.М.Сдобникова (1937), тундрой. Она наиболее бедна жизнью. Явных доминантов нет, но практически только здесь встречаются хрустан, галстучник, рюм, каменка *Oenanthe oenanthe*. Основная часть тундр – это тундры среднего увлажнения. Здесь доминирует краснозобый конёк, обычны золотистая ржанка и фифи. В середине-конце XX века в число доминантов входил лапландский подорожник, ставший редким в последние годы. Поскольку краснозобые коньки редко гнездятся с плотностью выше 2-3 пар на 10 га, а плотность других птиц на порядок ниже, невелико их обилие в разного типа кочкарных и бугристых тундрах Нижнего Приобья (табл. 2). В северной лесотундре, где в число доминантов, помимо краснозобого конька, входит лапландский подорожник и начинают гнездиться песочники, обилие птиц в тундрах возрастает вдвое. О населении сырых закустаренных долин говорилось выше.

Влажность является важным фактором, определяющим распределение птиц по местообитаниям. При относительно небольшом количестве осадков (менее 500 мм в год) тундры и лесотундра относятся к районам с избыточной влажностью, так как из-за недостатка тепла влага испаряется очень медленно. В лесотундре множество мелких озёр преимущественно термокарстового происхождения и небольших травяных (осоковых, пушицевых) и сфагновых болот, соединённых между собой ручьями, берега которых поросли карликовой берёзкой, багульником, ивами. Всё это формирует своеобразный озёрно-болот-

ный тип местообитания птиц. На озёрах, в зависимости от их величины и кормности, можно встретить большинство видов водных и околоводных видов птиц лесотундры. Птицы предпочитают озёра с низкими, поросшими ерником берегами и большими участками заросших осокой мелководий. Доминируют шилохвость *Anas acuta*, свистунок *Anas crecca*, морянка, хохлатая чернеть, круглоносый плавунчик. Травяно-моховые болота привлекательны для турухтана *Philomachus rugosus*, частично затопленные болота – для круглоногого плавунчика. Совместно с краснозобым коньком и жёлтой трясогузкой, эти кулики формируют население птиц таких участков. Прибрежные ерники и ерники ручьевых долин населяют с относительно низкой общей плотностью кустарниковые виды, среди которых в некоторые годы доминирует камышевка-барсучок *Acrocephalus schoenobaenus*, но чаще – варакушка, весничка и овсянка-крошка. На Южном Ямале свыше 8% территории занимают мохово-лишайниковые кочковатые и плоскобугристые болота (Пасхальный, Головатин 2004), где в число доминантов входит жёлтая трясогузка и турухтан. Тундроподобные низины побережий Обской и Байдарацкой губ затапливаются водой в дни нагонных ветров и обсыхают при отгонных ветрах. При низкой численности гнездящихся на возвышенных участках птиц доминируют водно-болотные виды.

### *Ярусная структура населения птиц лесотундры*

В лесотундре при продвижении от южной её границы к северной наблюдается переход от 4-ярусного растительного сообщества долинных лесов (высокорослые кедр, ель, лиственница; среднерослые берёза, осина, рябина, ольха; кустарники и подрост; кустарнички и травы) к 2-ярусному растительному сообществу пойм (высокорослые ивы; кустарничково-травяно-моховой ярус) и 1-2-ярусному сообществу кустарниковых тундр плакора (мозаичный кустарниковый ярус, сплошной кустарничково-травяно-мохово-лишайниковый ярус). При этом не происходит никаких биотопических изменений только для птиц, гнездящихся на земле и собирающих корм в первом ярусе или на водоёмах. Общее число таких видов на южной границе лесотундры – 69, на северной границе – 60; их доля в фауне возрастает с продвижением к северу от 51 до 64%. Ярус высокорослых ив в поймах на границе лесотундры и тундр принимает в себя рябинника и серую ворону, южнее предпочитающих гнездиться в 3-4-м ярусе. Корм дрозды собирают на земле, вороны – преимущественно на земле. Древесная растительность пойменных лесов, редколесий плакора и пойм южноямальских рек представляет возможности для гнездования относительно большой группе птиц, гнездящихся в дуплах и полудуплах (луток, большой и средний *Mergus serrator* крохали, большое и малый пестрые дятлы,

малая мухоловка, сибирская гаичка). Северный предел распространения крупных одиночных деревьев, необходимых для устройства гнезда, ограничивает продвижение к северу орлана-белохвоста; исчезновение лесных островов в речных долинах ограничивает распространение беркута. Поскольку дербник *Falco columbarius* и пустельга занимают старые гнёзда серой вороны, которая начинает осваивать южную тундру, возможно освоение южной тундры и этими мелкими соколами, тем более, что корма там достаточно, особенно для орнитофага дербника.

Северная граница обитателей 2-3-го яруса (серый сорокопут, свистель, сибирская завирушка, славка-мельничек, юрок, чечевица, щур, обыкновенный снегирь, белокрылый клёт), строящих гнёзда на деревьях и высоких кустах, пролегает по северной границе пойменных островных изреженных лесов. Только чечевицы и клесты выкармливают птенцов растительной пищей, остальные летом потребляют животную пищу, собираемую на кустах и деревьях. В кустарниковой тундре нет корма для клестов, продвижение в тундру других видов ограничено, видимо, выпадением из состава растительных сообществ древесных пород. Экологическая ёмкость сплошного 2-ярусного ивнякового сообщества существенно меньше разреженного 3-ярусного сообщества.

### *Трофические связи птиц лесотундры*

Следует рассмотреть два вопроса: особенности пищевой специализации и степень напряжённости трофических связей. Среди птиц лесотундры мало потребителей растительности. Это гуси (гуменник *Anser fabalis*, белолобый пискулька), лебедь-кликун *Cygnus cygnus*, белая куропатка *Lagopus lagopus*, некоторые воробьиные. Гуси в лесотундре весной и в первой половине лета питаются преимущественно злаковыми травами; по мере созревания ягод переходят на этот вид пищи. Негнездящиеся лебеди весьма обычны на водоёмах, где питаются водной растительностью. Численность этих птиц в лесотундре минимальна, столь же мало их воздействие на растительный покров. Белая куропатка, являясь основной растительноядной птицей лесотундры, весной до появления зелени питается почками ив и карликовой берёзки, затем переходят на зелёные части растений и, наконец, на Ягоды, которые становятся основной пищей птиц до выпадения снега. В лесотундре куропатки гнездятся с плотностью, редко превышающей 3-5 пар/км<sup>2</sup>. При очень успешном размножении в конце июля – августе в лесотундре на 1 км<sup>2</sup> может находиться 50-70 куропаток, питающихся преимущественно ягодами, биомасса которых велика (свыше 7 т/га в кустарниковых тундрах – Воронин 1978). Основное воздействие на растительность лесотундры белые куропатки оказывают с наступле-

нием зимы, когда они переходят на питание почками. К этому времени в лесотундре прикочёвывают куропатки из более северных районов, причём не только белые, но и тундряные. Сначала они питаются почками карликовой берёзки и ив на плакоре, затем, по мере занесения низких кустарников снегом, перемещаются в поймы, где кусты выше. К весне на некоторых участках ручьевых долин выступающие из-под снега верхушки карликовых берёзок оказываются лишёнными большинства почек. Однако применительно к большой территории площадь таких «пятен выедания» не превышает долей процента. Р.Н.Воронин (1978) рассчитал летнее изъятие ягод белыми куропатками в Большеземельской тундре. При плотности 200-250 особей на 1 км<sup>2</sup> птицы съедают 1-2% урожая. В нашем районе куропаток меньше, биомасса ягод, возможно, выше за счёт брусники, которую Воронин не упоминает. Ягодами во второй половине лета питаются также дрозды: белобровик, рябинник, певчий, тёмнозобый. В качестве дополнительной пищи ягоды используют кулики, поморники, овсянковые, вьюрковые. Поскольку лесотундра в это время представляет собой сплошную «ягодную плантацию» голубики, брусники, морошки, толокнянки, водяники, птицы изымают ничтожную долю урожая. Перезимовавшие под снегом ягоды брусники служат кормом для птиц и в период весеннего прилёта.

Основные потребители семян хвойных – белокрылые клесты – в лесотундре редки, все встречи этих птиц относятся к лиственничникам в годы урожая семян. Немного в лесотундре и потребителей семян трав. В гнездовое время семена, преимущественно пушицы, в значительном количестве присутствуют в корме птенцов чечётки. Весной и в конце лета семенами питаются не только вьюрковые и овсянковые. Семена трав встречаются в желудках лугового и краснозобого коньков, золотистой ржанки (Данилов и др. 1984).

Главными потребителями растительности в лесотундре являются мелкие грызуны: полёвки – красная *Clethrionomys rutilus*, экономка *Microtus oeconomus*, тёмная *Microtus agrestis*, узкочерепная *Microtus gregalis*, полёвка Миддендорфа *Microtus middendorffi*; лемминги – копытный *Myopus schisticolor* и сибирский *Lemmus sibiricus*. Численность их в лесотундре обычно достаточно высока даже весной, и тем более возрастает к середине-концу лета. Для окрестностей стационара Харп В.Н.Бойков (1974) приводит данные сплошного отлова на участке в 7-8 га заболоченной тундры в окружении редколесий. В апреле 1967 года поймано 32 перезимовавших полёвки (доминировала полёвка Миддендорфа). В сентябре-октябре, по окончании массового размножения и расселения здесь же пойманы 114 полёвок (доминировали полёвка Миддендорфа и экономка). С учётом не менее 20% не пойманных грызунов, весной на 1 га обитали 4-5 полёвок, осенью – 15-

20 полёвок. По обилию полёвок это был «средний» год, леммингов не было. Для северной границы лесотундры В.С.Балахонов (Балахонов и др. 1997) приводит значительно более высокие величины максимальной численности: сибирский лемминг – 180, экономка – 150, красная полёвка – 90 экз./га при средней плотности 3-8 экз./га. Потребителями мелких грызунов являются ястребиная и болотная совы, полевой лунь *Circus cyaneus*, зимняк *Buteo lagopus*, но все они в лесотундре редки, случаи находок гнёзд единичны. Другие виды птиц-миофагов (белая сова *Nyctea scandiaca*, все три вида поморников, восточная клуша *Larus heuglini*) начинают чаще встречаться на плакоре в годы массового размножения полёвок и леммингов или только леммингов (1973, 1976 гг.). В Приобской лесотундре мы не наблюдали такой высокой концентрации миофагов, какую неоднократно регистрировали в тундровой зоне. В окрестностях стационара Харп на участке площадью 25-30 км<sup>2</sup> в 1973 году найдено гнездо болотной совы, а за пределами участка гнездились 1-2 пары зимняков в условиях очень высокой численности грызунов начиная с ранней весны как следствие подснежного размножения. На Южном Ямале в год высокой численности грызунов (1999 г.) А.А.Соколов (2002) насчитал 16 пар зимняков на участке в 100 км<sup>2</sup>. Возможно, низкая численность птиц-миофагов в лесотундре объясняется наличием редколесий с высоким кустарниковым подростом и густых ерников в понижениях рельефа и долинах ручьёв, где ловить грызунов значительно труднее, чем в тундре, но не недостатком последних.

Мелководные, быстро прогреваемые озёра лесотундры обеспечивают кормом водоплавающих птиц. Утки предпочитают озёра с низкими берегами, заросшими прибрежно-водной растительностью, с высокой концентрацией в бентосе личинок хирономид. Птиц на таких озёрах существенно больше, чем на озёрах без прибрежной растительности и тем более на глубоких озёрах с торфяными обрывистыми берегами. Последние медленно прогреваются, бентосные животные, из-за большой глубины, доступны только для нырковых уток, только они и встречаются на таких озёрах. Следует отметить, что биомасса беспозвоночных бентоса лесотундровых озёр в первой половине лета сопоставима с биомассой наземных беспозвоночных. Л.Н.Степанов (2006) для одного из озёр нашего района (оз. Возейты) приводит биомассу гидробионтов – 1.67 г/м<sup>2</sup> (16.7 кг/га), а Н.Н.Данилов (1974) для плакорной тундры стационара Харп указывает, что на 1 га приходится 5.6 кг членистоногих и 11.9 кг дождевых червей, в сумме – 17.5 кг/га. К середине лета хирономиды, на долю которых приходится до 40% массы гидробионтов (Степанов 2006), покидают водную среду и рассеиваются по суше, но число уток на водоёмах не уменьшается. Появляются птенцы, а также утки, прилетевшие на линьку с севера. На мелких

озёрах линников, как правило, не бывает; на озёрах диаметром в несколько сотен метров могут линять десятки уток, но вряд ли их количество ограничивается количеством корма. В кустарниковых тундрах, где биомасса гидробионтов не выше, даже на относительно небольших озёрах линяют десятки и сотни птиц. Помимо беспозвоночных, озёра населяет озёрный гольян *Phoxinus phoxinus*, служащий пищей чернозобой гагаре *Gavia arctica*, весьма обычной на озёрах, а также полярной крачке. В малоснежные холодные зимы озёра, не имеющие глубоких ям, промерзают до дна, численность гольянов снижается, вокруг озёр перестают гнездиться крачки. После тёплых зим на озёрах стационара Харп число гнездящихся крачек возросло. Гагары же могут иметь гнездо на озере, бедном рыбой, и летать кормиться на богатые рыбой озёра.

Все кулики и практически все воробьиные лесотундры до середины лета питаются наземными и почвенными беспозвоночными. В поймах и на плакоре велика биомасса дождевых червей (Данилов 1974), присутствующих и, возможно, доминирующих в корме «зондирующих» видов: обыкновенного *Gallinago gallinago* и азиатского *G. stenura* бекасов, дупеля, гаршнепа *Lymnocyptes minimus*. Круглоносые плавунчики склёвывают с поверхности воды и водных растений мелких жуков (хищняков и плавунцов), личинок комаров-долгоножек, ручейников, личинок и имаго хирономид, кровососущих комаров. Сходный спектр питания имеют и фифи, щёголь, турухтан. Все они тяготеют к поиску корма в сырых, частично заболоченных местах лесотундры. В рационе обитателей более сухой тундры – золотистой ржанки, галстучника, малого веретенника – присутствуют личинки и имаго комаров-долгоножек, хирономид, ручейников, мух, жуков, бабочек, пауки, – т.е. всё, что можно собрать с поверхности и в мохово-лишайниковом ярусе. О специализированном питании можно говорить только применительно к бекасовым, другие кулики питаются в соответствии с биотопическими предпочтениями и размерами тела. Излюбленным кормом для всех видов куликов являются личинки долгоножек *Tipulidae*, в середине лета присутствующие в желудках большинства добытых птиц (Данилов и др. 1984).

Что касается воробьиных, то среди этих птиц дождевыми червями питаются и приносят их птенцам дрозды – рябинник и белобровик, а также малочисленные в долинных лесах тёмнозобый и певчий. Разумеется, черви – не единственный корм дроздов, в их пище присутствуют все достаточно крупные наземные и почвенные беспозвоночные, включая моллюсков. Луговой и краснозобый коньки, жёлтая трясогузка, варакушка и лапландский подорожник собирают членистоногих, в основном имаго, с поверхности мха и лишайников, с травы и кустарничков. Кустарники используют для поиска корма веснички,

теньковки *Phylloscopus collybita*, барсучки, овсянки-крошки, тростниковые овсянки *Emberiza schoeniclus*. Наиболее обычный объект питания в июле – личинки пилильщиков, на втором месте стоят пауки и двукрылые. Заметных различий в составе пищи у разных видов воробьиных, несмотря на различия в способах её добывания, не обнаружено (Данилов 1974; Рыжановский, Ольшванг 1974). По расчётам Н.Н.Данилова (1974), во второй половине июля (в период максимальной потребности выводков в корме) воробьиные птицы потребляют за сутки от 1.5 до 3% доступного на гнездовом участке корма, без учёта насекомых, вылетающих в это время из водоёмов. Иными словами, в лесотундре насекомоядные птицы в период гнездования имеют корм в избыточном количестве, и воздействие птиц на членистоногих незначительно. Однако мы, наблюдая во второй половине лета переселение воробьиных из кустарниковых тундр в ивняки по берегам озёр и ручьёв, где биомасса беспозвоночных в этот период выше, пришли к выводу, что в послегнездовое время насекомоядные птицы могут сталкиваться и с недостатком корма (Новоженков, Рыжановский 1970).

### *Сезонный аспект жизни птиц в лесотундре*

Северный предел распространения редколесий является не только северной границей лесотундры, но и границей проникновения в Субарктику зимующих видов птиц. В западносибирской лесотундре это кречет, глухарь, белая и тундряная куропатки, белая сова, большой и малый пёстрые дятлы, трёхпалый дятел, ворон, сорока, кукушка, сибирская гаичка, пухляк, большая синица, московка, поползень, домовый *Passer domesticus* и полевой *P. montanus* воробьи, обыкновенная чечётка, шур, белокрылый клёт, снегирь. Часть этих видов встречается только в поселениях человека, но все они были зарегистрированы в нашем регионе в зимние месяцы. В кустарниковых тундрах в первой половине зимы могут быть встречены белая и тундряная куропатки и белая сова, но в декабре все они откочёвывают в лесотундру и северную тайгу.

Весенняя миграция начинается с прилёта в первой половине апреля серой вороны и пуночки. Во второй половине апреля прилетают орлан-белохвост, лебедь-кликун, восточная клуша (халей). В мае – первой декаде июня прилетает основная масса птиц. Таловка, Камышевка-барсучок и обыкновенная чечевица заканчивают весеннюю миграцию в конце первой – середине второй декады июня. В годы с поздней весной сроки прилёта сдвигаются на более позднее время в основном у ранних мигрантов; поздно прилетающие птицы меньше реагируют на фенологическую ситуацию. Общая продолжительность весенней миграции в Нижнем Приобье составляет 65-78 дней (Пасхальный, Головатин 2007). У воробьиных и куликов от встречи первой

прилетевшей особи до завершения пролёта (у гнездящихся севернее видов) или окончания формирования местного населения в лесотундре проходит 1-3 недели. В годы с поздней весной пролёт северных птиц и формирование местного населения проходит в более сжатые сроки. Незначительная группа видов – кречет, орлан-белохвост, ворон, белокрылый клёст – начинают откладку яиц ещё до начала интенсивного таяния снега, в конце апреля. Сорока, серая ворона, лебедь-кликун, зимняк начинают кладку с наступлением весенних условий, когда днём снег тает, но периодически возвращаются холода и снегопады. Период откладки яиц у основной части видов птиц лесотундры приходится на вторую и третью декады июня, после перехода среднесуточных температур воздуха через 0°C. Общая продолжительность сезона откладки яиц у разных видов птиц превышает 2 месяца. У уток, куликов и воробьиных он длится от 20 до 40 дней в разные годы и заканчивается не позднее середины июля.

Отлёт начинается со второй декады августа и продолжается до конца октября. Насекомоядные воробьиные и кулики перестают встречаться в лесотундре во второй половине сентября. Водоплавающие птицы в пойме Оби встречаются до замерзания протоков и соровых озёр в начале-середине октября. Завершают отлёт пуночки, имеющие максимальный среди северных птиц период пребывания в гнездовом районе – 7 месяцев. Минимальная продолжительность этого периода наблюдается у пеночки-таловки – 2.5 месяца.

### *Лесотундра как экотон*

Г.Вальтер (1982) предложил рассматривать лесотундру, наравне с лесостепью, в качестве экотона – переходного сообщества между двумя относительно чётко различающимися сообществами, к которым он относит тайгу и тундры. Это пограничная зона, или «зона напряжения», для которой характерно присутствие значительной доли видов каждого из перекрывающихся здесь сообществ. Принято считать (Одум 1975), что в такой зоне как число видов, так и плотность населения некоторых из них выше, чем в лежащих по обе стороны сообществах. Г.А.Новиков (1960) при анализе закономерностей распространения птиц европейской части СССР подчёркивал, что главные черты орнитофауны лесостепи обусловлены «пограничным эффектом». Это определяет высокую плотность гнездования и разнообразие «опушечных» видов. Несколько примеров повышения плотности гнездования на границе между речной поймой и смешанным лесом (или тайгой) приводит в своей книге Д.В.Владышевский (1980). Для птиц северной лесостепи эффект повышения видового богатства и численности в приопушечной полосе в негнездовое время показал В.А.Коровин (2007). Возникает вопрос о применимости понятия «экотон» к лесотундре.

На нашей территории можно выделить несколько переходных сообществ: 1) вся полоса лесотундры как переходное сообщество между таёжной и тундровыми природными зонами; 2) пограничная полоса между лентой долинного леса и тундрой на водоразделе, проходящая по бровке коренного берега; 3) непосредственно острова лиственничных редиин среди тундр и болот плакора. Переходной зоной может быть как само редколесье, так и граница между ним и тундрой.

Изменение видового состава и обилия доминирующих видов в пределах всей Приобской лесотундры уже рассматривалось: орнитофауна лесотундры беднее таёжной и богаче тундровой. По сравнению с северной тайгой в лесотундре возросло число видов Anseriformes (от 18 до 20 видов) и Charadriiformes (от 24 до 32 видов) с последующим снижением в тундровой зоне до 15 и 24 видов, соответственно. В пределах самого богатого отряда, Passeriformes, видовое разнообразие также снижается к северу, но из семейства Motacillidae в лесотундре гнездятся 8 видов против 7 видов тайги и 6 видов кустарниковых тундр Ямала. Всё это можно рассматривать как проявление краевого эффекта в пределах лесотундры, т.к. наблюдается взаимопроникновение видов таёжной и тундровой фаун.

Таблица 3. Плотность гнездования доминирующих видов птиц на плакоре и в пойме, особей на 1 км<sup>2</sup>

Вид	Северная тайга*		Лесотундра		Кустарниковые тундры	
	Плакор	Пойма	Плакор	Пойма	Плакор	Пойма
<i>Lagopus lagopus</i>	14.0	0	13.6	0	22.0	27.2
<i>Tringa glareola</i>	82.0	20.0	36.0	46.0	3.2	6.0
<i>Philomachus pugnax</i>	6.0	109.0	5.8	23.1	0.9	7.5
<i>Phalaropus lobatus</i>	15.0	4.0	55.0	0	11.0	34.0
<i>Anthus pratensis</i>	10.0	2.0	80.0	8.0	7.2	0.5
<i>Anthus cervinus</i>	2.0	0	210.0	0	40.0	94.0
<i>Motacilla flava</i>	167.0	36.0	88.4	46.0	0	0
<i>Phylloscopus trochilus</i>	55.0	46.0	47.0	402.0	1.8	18.0
<i>Phylloscopus borealis</i>	60.0	7.0	0.6	376.0	0	0
<i>Luscinia svecica</i>	5.0	8.0	46.2	136.0	15.0	3.2
<i>Fringilla montifringilla</i>	113.0	73.0	1.2	154.0	0	0
<i>Acanthis flammea</i>	60.0	13.0	7.6	372.0	32.0	1.8
<i>Emberiza pusilla</i>	197.0	250.0	96.2	300.0	0	21.1
<i>Calcarius lapponicus</i>	0	0	18.2**	0	134.0	221.2

Примечания: \* – из: Равкин 1978; Вартапетов 1998. \*\* – плотность гнездования в 1978 году.

Сопоставление среднезонального обилия птиц в лесотундре по сравнению с тундрами и тайгой проведено по литературным данным. Е.С.Равкин и Ю.С.Равкин (2005) сообщают следующие суммарные

данные о плотности населения для первой половины лета в Западной Сибири: субарктическая тундра – 271 ос./км<sup>2</sup>, лесотундра – 362, северная тайга – 431, т.е. повышения обилия в лесотундре, по сравнению с тайгой, не наблюдается. Число фоновых видов, по данным тех же авторов, возрастает от 34 в тундре до 38 в лесотундре и 55 в тайге. В материалах учётов С.П.Пасхального и М.Г.Головатина (2004) приводятся близкие величины плотности населения птиц: в тундре 276, в лесотундре – 341 ос./км<sup>2</sup>. В тундре, в местообитаниях с максимальной высокой плотностью, встречено 50 видов, в лесотундре – 65 видов птиц.

Поскольку видов, характерных только для лесотундры, практически нет и их гнездовая плотность минимальна, обилие создают птицы с большими ареалами. Возникает вопрос: есть ли в лесотундре виды, у которых плотность гнездования максимальна именно в лесотундре? В таблице 3 приведены данные по плотности населения видов-доминантов в пределах пространства от северной тайги до кустарниковых тундр. Выбраны максимальные значения рассматриваемого показателя для ландшафтов пойм и плакора (без более дробного подразделения) из собственных материалов автора и литературных данных за ряд лет или из серии близких биотопов, т.е. приводится максимальная насыщенность ландшафта видом.

В лесотундре на плакоре максимальную численность имеют круглоносый плавунчик, луговой и краснозобый коньки, варакушка. Плавунчики многочисленны только в озёрно-болотном ландшафте и практически не встречаются за его пределами; луговые коньки доминируют преимущественно в редколесьях; варакушки многочисленны в закустаренных долинах ручьёв и озёр. В отличие от них, краснозобые коньки доминируют во всех основных ландшафтах плакора. Это единственный вид воробьиных плакора, численность которого снижается как к югу, так и к северу, т.е. оптимум ареала находится в лесотундре. Луговой конёк также преимущественно лесотундровый вид, но доминирует он не повсеместно и не во все годы. В пойменных смешанных лесах лесотундровой зоны, по сравнению с тайгой и тундрой, максимальная численность выявлена у фифи, веснички, таловки, варакушки, юрка, чечётки, овсянки-крошки. Высокая численность фифи зарегистрирована в долине Хадытаяхи (Рябицев 1993), на стационаре Октябрьский она существенно ниже. Распространение таловки и юрка на север ограничено пойменными лесами; в долине Ядаяходаяхи, где островные леса замещены лиственничным редколесьем, эти птицы переходят в категорию редких. Чечётки образуют скопления гнездящихся пар вокруг колоний рябинников (Рыжановский 1999), т.е. распределены по пойме очень неравномерно, и высокая их численность локальна. Столь же локальна высокая численность варакушек, но определяется она наличием оврагов, обочин зарастающих дорог и пеше-

ходных троп, что существуют вокруг небольших населённых пунктов, каким был соседний посёлок Октябрьский. Действительно лесотундровым видом пойм можно считать только овсянку-крошку, т.к. её численность в оптимальном биотопе (пойменный лиственнично-елово-берёзовый разреженный лес с кустарниковым ярусом) выше, чем в подобных биотопах северной тайги, как в пойме, так и на плакоре.

Приграничная полоса по левому коренному берегу нижнего течения Оби в пределах лесотундры в зависимости от крутизны склона имеет разную растительность. Пологие склоны заняты лиственничным лесом, переходящим в редколесье по мере перехода в плакор, где лиственницы постепенно редкуют. В южной лесотундре нижняя часть склона может быть занята угнетённым кедровником. Бровки коренного берега, как границы плакора и долины реки, в данном случае нет.

В случае достаточно крутого, но не обрывистого склона наблюдается быстрый переход от тундр плакора к смешанному лесу долины. Подобные, но небольшие по протяжённости участки есть в долинах рек и речек, впадающих в Обь. В некоторых случаях для того, чтобы попасть из леса в тундру через редколесье, достаточно пройти несколько десятком метров вверх по склону. Краевой эффект распределения гнездящихся птиц, если в лесотундре он имеет место, здесь должен проявляться в максимальной мере. Анализ распределения воробьиных птиц в полосе леса надпойменной террасы до кустарниковых тундр плакора на стационаре Октябрьский в 1978 году показал, что в полосе перехода от леса к тундре плотность птиц значительно ниже (150 ос./км<sup>2</sup>), чем в лесу (538) или тундре (500), т.е. о краевом эффекте можно говорить со знаком «минус». Большое влияние здесь оказывает снег, который ветром сносится с плакора и образует снежки большой толщины, сохраняющиеся до середины лета. Соответственно, птицы здесь не выбирают гнездовых участков. Однако в отдельные периоды весенне-летне-осеннего сезона встречаемость воробьиных на границе тундры и леса возрастает. Особенно много птиц в дни весенней миграции в многоснежные годы. Вдоль бровки коренного берега в северном направлении движутся не только стаи луговых и краснозобых коньков, жёлтых трясогузок, подорожников, но и варакушки, белобровики, рябинники, веснички, сибирские завирушки, овсянки-крошки. Если к моменту пролёта снег в лесу растаял, кустарниковые птицы движутся лесом. В конце июля – августе, с началом послегнездовых кочёвок, тундровые птицы вдоль бровки начинают встречаться чаще, чем в тундре. Связано это, вероятно, с распределением беспозвоночных, которые в гнездовое время выедались здесь менее интенсивно, чем в тундре.

Редколесья плакора отличают лесотундру от северной тайги и кустарниковых тундр. В нашем регионе они образованы сибирской лист-

венницей *Larix sibirica*. С.П.Пасхальный и М.Г.Головатин (2004) в список птиц редколесий включили 44 вида, но значительная часть этих птиц (гагары, поганки, гусеобразные, кроме крохалей и гоголя, чайки, крачки) являются обитателями озёр независимо от типа растительности по берегам. Фауна редколесий, не граничащих с озёрами, всегда включает лугового и краснозобого коньков, жёлтую трясогузку, весничку, варакушку, овсянку-крошку, фифи, золотистую ржанку, турухтана, среднего кроншнепа, обыкновенного и азиатского бекасов, полевого луня и белую куропатку. В разные годы и в несколько разных биотопах обычно доминирует один из первых шести видов. Все эти птицы для гнездования не нуждаются в древесной растительности, т.е. редколесье воспринимается ими как продолжение безлесного пространства: осокового болота, луга, тундры. Но поскольку в редколесье кустарниковый ярус (ивы, ольха, карликовая берёзка) выражен сильнее, чем на участках ерниковой тундры, выше там и обилие кустарниковых воробьиных – веснички, варакушки и овсянки-крошки. Дендрофильные птицы пойм (дуплогнездники и гнездящиеся на ветвях лиственниц) в редколесье малочисленны. На территории стационара Харп только чечётка регулярно гнездилась в лиственничном редколесье; раз в 5-10 лет там регистрировали по паре серых ворон, юрков и рябинников; за пределами стационара иногда гнездились Луток, дербник, белокрылый клёст. Таким образом, для большинства видов редколесье – это тундра, но более богатая беспозвоночными за счёт развития яруса кустарников. Однако типично тундровые птицы – лапландские подорожники – занимали гнездовые территории при наличии одиночных лиственниц, избегая участков, где деревья росли ближе 15-20 м друг от друга.

### Заключение

Н.Н.Данилов (1966) указывал, что в орнитогеографическом отношении лесотундра принадлежит бореальной подобласти. В Западной Сибири в современных границах лесотундра существует 6-8 тыс. лет, со времени окончания бореального ксеротермального максимума. Собственно авифауны лесотундры нет, при существовании фаун таёжной и тундровой природных зон. Таёжная фауна, видимо, сформировалась в третичный период, широтные границы её колебались вместе с таёжной зоной. Орнитофауна тундр образована эврибионтами из тайги, горными видами, водяными видами степей и субарктами Нового Света при выраженном эндемизме (14 родов, 51 вид – Данилов 1966). Поскольку эндемизм указывает на давность фауны, тундры имеют значительный возраст, как минимум – плейстоценовый. Лесотундры в отдельные периоды плейстоцена в современном виде, как сплошной переходной полосы между тайгой и тундрой, вероятно, не было. По-

этому не сформировалась фауна лесотундры. В настоящее время она формируется: возрастает видовое разнообразие гнездящихся птиц, появились виды, максимумы плотности которых находятся в лесотундре. Однако эффекта «наложения фаун» как на пространстве Западной Сибири, так и на локальной территории редколесий практически нет. Не выявлено адаптаций птиц к условиям жизни в лесотундре при наличии приспособлений к жизни и в тайге, и в тундре.

### Литература

- Балахонов В.С., Данилов А.Н., Лобанова Н.А., Чибряк М.В. 1997. Изучение динамики численности мелких млекопитающих на юге Ямала // *Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири*. Челябинск; Рифей: 43-58.
- Бойков В.Н. 1974. К вопросу о методике учёта численности грызунов при долговременных исследованиях // *Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре*. Свердловск: 167-169.
- Брунов В.В. 1982. О существовании южнотундровой географо-генетической группы птиц // *Современные проблемы биогеографии*. М.: 74-91.
- Вальтер Г. 1982. *Общая геоботаника*. М.: 1-255.
- Вартапетов Л.Г. 1998. *Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск: 1-327.
- Воронин Р.Н. 1978. *Белая куропатка Большеземельской тундры: Экология, морфология, хозяйственное использование*. Л.: 1-168.
- Владышевский Д.В. 1980. *Экология лесных зверей и птиц: Кормодобывание и его биоценотическое значение*. Новосибирск: 1-264.
- Говорухин В.С. 1952. По тундрам Малого Ямала и Полярного Урала (описание редкостойных лесов) // *Бюл. МОИП. Отд. геогр.* 3: 94-95.
- Головатин М.Г. 2000. Птицы бассейна р. Войкар // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 75-82.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. 2000. Орнитофауна поймы Нижней Оби // *Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа*. Салехард: 18-37.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. 2005. *Птицы Полярного Урала*. Екатеринбург: 1-564.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., Замятин Д.О. 2006. Население водоплавающих и околоводных птиц Двубья и левобережного Приобья // *Экология растений и животных севера Западной Сибири*. Салехард: 37-60.
- Головатин М.Г., Соколов В.А. 2008. О распространении серой вороны в тундровой зоне Ямала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 31-32.
- Данилов Н.Н. 1965. Птицы Нижней Оби и изменения в их распространении за последние десятилетия // *Экология позвоночных животных Крайнего Севера*. Свердловск: 103-109.
- Данилов Н.Н. 1966. *Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы*. Свердловск: 1-140.

- Данилов Н.Н. 1974. Птицы и членистоногие в биогеоценозах стационара «Харп» // *Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре*. Свердловск: 158-161.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1984. *Птицы Ямала*. М.: 1-338.
- Естафьев А.А. 1999. Закономерности зонального распределения авифауны европейского северо-востока России // *Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии*. Петрозаводск: 78.
- Емцев А.А. 2007. К фауне птиц южной части Ямало-Ненецкого автономного округа // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 72-92.
- Калякин В.Н. 1998. Птицы Южного Ямала и Полярного Зауралья // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 94-116.
- Коровин В.А. 2007. Опушечный эффект и его роль в формировании пространственной структуры населения птиц агроландшафта // *Сиб. экол. журн.* 4: 577-586.
- Кучерук В.В., Ковалевский Ю.С., Сурбанос А.Г. 1975. Изменения населения и фауны птиц Южного Ямала за последние 100 лет // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 80, 1: 52-64.
- Лавренко Е.М. 1951. Возраст ботанических областей внетропической Евразии // *Изв. АН СССР. Сер. геогр.* 2: 36-42.
- Локтионов Е.Ю., Пилипенко Д.В., Яковлев А.А. 2007. Птицы Приобской северной тайги // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 144-181.
- Новиков Г.А. 1960. Географическая изменчивость плотности населения лесных птиц в Европейской части СССР и сопредельных странах // *Зоол. журн.* 39, 3: 456-465.
- Новожинов Ю.И., Рыжановский В.Н. 1970. О напряжённости трофических связей в биогеоценозах тундры // *Продуктивность биоценозов Субарктики*. Свердловск: 153-155.
- Норин Б.Г. 1961. Что такое лесотундра? // *Бот. журн.* 46, 1: 21-38.
- Одум Ю. 1975. *Основы экологии*. М.: 1-739.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г. 2004. *Ландшафтно-зональная характеристика населения птиц полуострова Ямал*. Екатеринбург: 1-78.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г. 2007. Весенний пролёт птиц в низовьях Оби // *Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны*. Салехард: 23-57.
- Песенко Ю.А. 1982. *Принципы и методы количественного анализа при фаунистических исследованиях*. М.: 1-287.
- Портенко Л.А. 1937. *Фауны птиц, внеполярной части Северного Урала*. М.; Л.: 1-254.
- Равкин Ю.С. 1978. *Птицы лесной зоны Приобья*. Новосибирск: 1-290.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С. 2005. *Птицы равнин Северной Евразии*. Новосибирск: 1-303.

- Рыжановский В.Н. 1999. Взаимоотношения чечёток *Acanthis flammea* и дроздов-рябинников *Turdus pilaris* в Нижнем Приобье // *Рус. орнитол. журн.* 8 (58): 9-14.
- Рыжановский В.Н., Ольшванг В.Н. 1974. Питание птенцов лугового и краснозобого коньков в условиях Субарктики // *Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре*. Свердловск: 162-166.
- Рыжановский В.Н., Пасхальный С.П. 2000. Список птиц Ямало-Ненецкого автономного округа // *Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа*. Салехард: 8-17.
- Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-297.
- Сдобников В.М. 1937. *Распределение млекопитающих и птиц по типам местобитаний в Большеземельской тундре и на Ямале*. Л.: 1-73.
- Соколов А.А. 2002. *Функциональные связи мохноногого канюка *Buteo lagopus* и мелких грызунов южных кустарниковых тундр Ямала*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: 1-22.
- Соколов В.А., Соколов А.А., Фишер С.В., Огарков А.Э. 2001. Новые данные о распространении птиц на юго-западе Ямала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 144-147.
- Степанов Л.Н. 2006. Зообентос водоёмов бассейна реки Харбей // *Биота Ямала и проблемы региональной экологии*. Салехард: 77-84.
- Флинт В.Е., Бёме Р.Л., Костин Ю.В., Кузнецов А.А. 1968. *Птицы СССР*. М.: 1-638.

