

## Проявление природной зональности при распределении членистоногих, птиц и сосудистых растений на пространстве Нижнего Приобья и полуострова Ямал

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ, А. В. ГИЛЕВ, В. Н. ОЛЬШВАНГ

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

*E-mail: ryzhanovsky@ecology.uran.ru; gilev@ecology.uran.ru; olshw@mail.ru*

Статья поступила 24.12.15

Принята к печати 06.04.16

### АННОТАЦИЯ

Анализируются особенности зонального распределения членистоногих мезофауны, птиц и сосудистых растений на пространстве от северной тайги до арктических тундр в градиенте летних температур. Динамика северных экосистем в градиенте факторов тепла и, соответственно, в широтном градиенте, определяется динамикой числа видов растений, которая непосредственно влияет на число видов и обилие беспозвоночных, и опосредованно, через беспозвоночных – на число видов и обилие птиц. В градиенте видового разнообразия наблюдаются перерывы постепенности, маркирующие естественные рубежи, где компоненты арктических сообществ меняются на бореальные.

**Ключевые слова:** зональность, членистоногие, птицы, сосудистые растения, число видов, обилие, полуостров Ямал.

Широтная природная зональность является общебиосферной закономерностью, связанной с распределением солнечной радиации по земному шару. Корректирующими факторами являются влажность, неровности ландшафтной оболочки, близость Мирового океана. На пространстве Западной Сибири однообразие рельефа и значительная протяженность территории от побережья Северного Ледовитого океана в глубь материка создает идеальные условия для проявления зональности и ее неизбежного следствия – постепенных переходов в виде подзон [Раковская,

Давыдова, 2003]. Характерная для арктических тундр оконечности материка одноярусная растительность постепенно сменяется двухярусной растительностью кустарниковых тундр, многоярусной растительностью лесотундры и северной тайги. Параллельно возрастает и видовое разнообразие флоры [Магомедова и др., 2006].

Зональность видового разнообразия животных вторична по отношению к растительности. В Субарктике и Арктике увеличение видового богатства к югу весьма четко выражено на уровне таксонов высокого ранга

(классы: насекомые, птицы, млекопитающие), но уже на уровне отрядов этот процесс не всегда линеен, например, тундра – страна куликов. По мнению Ю. И. Чернова [1975], зонально-климатическая обстановка далеко не всегда играет решающую роль в формировании ареалов, так как многие видовые ареалы животных не имеют зональной приуроченности. С другой стороны, в Субарктике есть виды, ландшафтно-зональная специализация которых столь глубока, что они находят подходящие условия в сообществах только одной зоны, и даже ее части – северной или южной. Все это отражается на зональности.

Цель настоящей работы – параллельное сопоставление собственных материалов по энтомофауне, авифауне и данных литературных источников по флоре сосудистых растений; обсуждение широтного и ландшафтного распределения некоторых доминирующих видов и систематических групп насекомых и птиц, определяющих единый тренд широтной зональности в Субарктике; выявление ведущих и ведомых факторов в зональном распределении беспозвоночных и птиц.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В статье использованы материалы полевых наблюдений и учетов птиц и беспозвоночных в Нижнем Приобье и на полуострове Ямал (рис. 1) в 1971–2004 гг. Часть сведений по видовому составу и плотности гнездования (обилию) птиц опубликованы в статьях и монографиях авторов и их коллег по лаборатории [Данилов и др., 1984; Рябицев, 1993; Пасхальный, Головатин, 2004]. Почти все величины обилия получены картированием пар или гнезд на учетных площадках в течение одного или нескольких сезонов. Только в арктической тундре дополнительно проводили учеты на маршрутах с фиксированной полосой. На всех широтах учетные площадки закладывались в поймах рек и на плакоре. Последний отражает “зональное лицо местности” [Чернов, 1975]. Для данной работы материалы по обилию птиц на плакоре пересчитаны и объединены для установления среднеширотных показателей. Статистическая

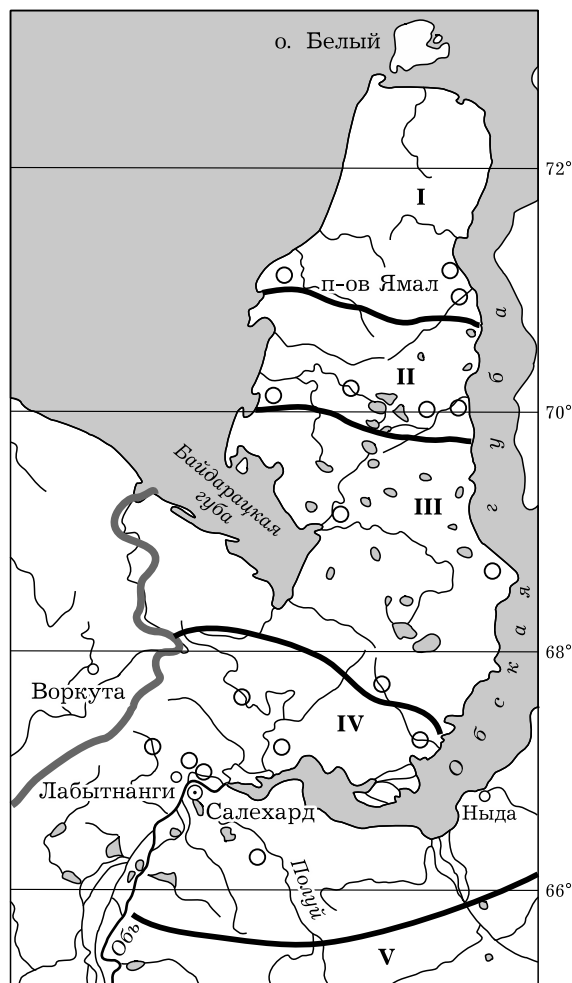


Рис. 1. Зональная структура растительного покрова Нижнего Приобья и п-ова Ямал и районы исследований авторов

ошибка рассчитывалась по всей широтной выборке. Из широтной выборки учетов в поймах использовали сведения по максимальному обилию, рассматривая его как показатель максимальной насыщенности птицами наиболее предпочитаемого биотопа. Наши материалы по птицам северной тайги обрывочны, поэтому используются, преимущественно, литературные данные [Равкин, 1978; Вартапетов, 1998].

Учеты беспозвоночных проводились обычно 2 раза в сезон – в конце и в середине июля, на тех же стационарах, где учитывали птиц. Помимо выяснения видового состава энтомофауны, определялось количество насекомых на единицу площади (экз./м<sup>2</sup>). Ошибка учета не превышала 25%. Обитающие на растениях и активно летающие на-

секомые учитывались при помощи количественного кошения энтомологическим сачком и с помощью ловушки Малеза [Ольшванг, 1992], где определялось число насекомых, пролетающих через пространство сечением 1 м<sup>2</sup> в сутки. Учет бабочек и типулид (imago) проводился с помощью маршрутных учетов. Типулиды и мелкие бабочки учитывались в полосе шириной 2 м, крупные (*Rhopalocera*) – в полосе до 10 м. Длина учетного маршрута – 1 км. При анализе географического распространения насекомых использованы обобщения типов ареалов, предложенные К. Б. Горюновым [1984]. Тундровые и арктомонтанные виды рассматриваются здесь как “арктические”, а широко распространенные лесные виды, заходящие в Субарктику, – как “бореальные”. Основные результаты также опубликованы [Ольшванг, 1992].

Все сведения о флоре сосудистых растений взяты из коллективных монографий “Полуостров Ямал: растительный покров” [Морозова и др., 2006] и “Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала” [Ребристая, 2006]. Часть точек, где работали ботаники и приводили сведения о богатстве локальных флор, совпадают с районами наших исследований. Это Тамбей и Харасавей (арктические тундры), Венуйеуо, Бованен-

ково, Марресале (северные субарктические тундры), Юрибей, Нурмаяха (южные субарктические тундры), Хадытаяха (северная лесотундра). Консультантом этого направления была Л. М. Морозова, за что мы ей благодарны.

Полученные результаты представлены в табл. 1, 2 и на рис. 2–7, отражающих изменения использованных показателей состояния биоты в градиентах широты и теплообеспеченности. Статистическая обработка материала проводилась методами корреляционного и регрессионного анализов для выявления сопряженности данных показателей и характера их взаимосвязи. Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0 (StatSoft, Ink., 1984–2001).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Территория п-ова Ямал находится в тундровой зоне. В пределах ее обычно выделяют подзоны: арктические тундры, северные субарктические тундры, южные субарктические тундры [Ильина и др., 1985]. При этом южная граница арктических тундр (см. рис. 1) близка с 71-м градусом, южная граница северных субарктических тундр – с 70-м градусом, т. е. в табл. 1, 2 широтные и ланд-

Т а б л и ц а 1  
Количественные показатели наземных сообществ зонально/подзональных ландшафтов  
Нижнего Приобья и Ямала

Показатель	Северная тайга	Лесотундра		Субарктические тундры			Арктические тундры	
Широта, град.	65	66	67	68	69	70	71	72
Число видов растений*	<u>500</u>	–	<u>281</u>	–	<u>250</u>	–	–	<u>150</u>
		223	181	192	162	155	125	116
Число видов членистоногих	2748	919	743	648	749	356	120	88
Обилие мезофауны, экз./м <sup>2</sup>	400	250	180	110	50	79	35	20
Число видов птиц	151	141	125	107	66	61	46	34
Обилие птиц, экз./ км <sup>2</sup> ****	<u>474***</u>	<u>343,3</u>	<u>265,2</u>	<u>283,0</u>	<u>236,2</u>	<u>262,6</u>	<u>155,1</u>	<u>145,9</u>
	1250	1390	1292	539,2	388,9	481,7	270,0	137,0
Безморозный период, дни**	100	94	80	68	65	63	56	51
Средняя температура июля, °С**	15	13	12	11	9	7	5	4

\*[Ребристая, 2006]. Числитель – богатство флоры подзоны, богатство локальной флоры широтного участка.

\*\*[Шиятов, Мазепа, 1995], с дополнениями.

\*\*\*[Равкин, 1978].

\*\*\*\*Числитель – средняя плотность в гнездовой период на плакоре; знаменатель – максимальная зарегистрированная плотность в поймах рек.

Корреляционные связи переменных. Коэффициент корреляции Пирсона и его достоверность

Номер	Показатель	1	2	3	4	5	6	7	8
1	Ширина								
2	Число видов растений локальных флор	-0,78 $p = 0,024$							
3	Число видов членистоногих	-0,81 $p = 0,01$	0,99 $p < 0,000$						
4	Обилие мезофауны	-0,92 $p = 0,001$	0,92 $p = 0,001$	0,91 $p = 0,002$					
5	Число видов птиц	-0,99 $p = 0,000$	0,74 $p = 0,037$	0,754 $p = 0,031$	0,91 0				
6	Обилие птиц	-0,92 $p < 0,000$	0,92 $p < 0,000$	0,94 $p = 0,001$	0,95 $p < 0,000$	0,88 $p = 0,004$			
7	Максимальное обилие птиц	-0,93 $p < 0,000$	0,65 $p = 0,082$	0,66 $p = 0,078$	0,89 $p = 0,003$	0,95 $p < 0,000$	0,81 $p = 0,016$		
8	Безморозный период	-0,97 $p < 0,00$	0,82 $p = 0,014$	0,82 $p = 0,013$	0,96 $p < 0,000$	0,96 $p < 0,000$	0,93 $p < 0,000$	0,96 $p < 0,000$	
9	Средняя температура июля	-0,995 $p < 0,000$	0,77 $p = 0,027$	0,80 $p < 0,000$	0,89 $p < 0,000$	0,98 $p < 0,000$	0,91 $p = 0,002$	0,90 $p = 0,002$	0,95 $p < 0,000$

шафтные части Ямала совпадают. Южную границу подзоны субарктических тундр обычно проводят в районе 67 параллели, по долине р. Хадытаяха. Но севернее, в верховьях р. Байдарата (67°55' с. ш.) и в нижнем течении р. Ядаяходаяха (67°20' с. ш.), есть лиственничные острова. Мы считаем, что эта территория также входит в лесотундру, и границу следует проводить ближе к 68 параллели.

Лесотундру мы рассматриваем в качестве самостоятельной природной зоны, обладающей свойствами зонального экотона [Неронов, 2008]. Южную границу лесотундры четко провести также сложно, так как долиной Оби и крупных притоков таежные леса проникают до широты Полярного круга, на плакоре левого берега Оби редкостойная тайга и смешанные леса проникают за 65 параллель, образуя Лесной Урал [Головатин, Пасхальный, 2005], но ближе к склону Урала тайга отступает на юг. Соответственно, лесотундра рассматривается как полоса между 66 и 68 параллелями (два широтных градуса), а данные по ави- и энтомофауне приводятся по стационарам, расположенным в этой полосе; субарктические тундры – полоса от 68 до 71 параллели (три широтных градуса) с данными по стационарам в южных субарктических и северных субарктических тундрах.

**Видовое богатство территории.** Для п-ова Ямал, от северной лесотундры до о-ва Белый, описано 426 видов сосудистых растений: для о-ва Белый 75 видов, для юга арктических тундр – 150 видов, для южных субарктических тундр – 250 видов, для северной лесотундры – 281 вид [Ребристая, 2006]. В табл. 1 приведены данные и о локальных флорах для широт, на которых проводили учеты членистоногих и птиц. Обобщенных сведений о видовом богатстве границы тайга/лесотундра Нижнего Приобья не найдено, но для восточного склона Полярного Урала установлено произрастание 544 аборигенных видов, из которых 24 отнесены к горным эндемикам и субэндемикам [Морозова и др., 2006]. Вероятно, флора 65 параллели, от левого берега Оби до восточного склона и уральских долин притоков, насчитывает около 500 аборигенных видов. Это сумма локальных флор склонов, предгорий, тундр, редколесий и долинных лесов. В связи с дли-

тельным и интенсивным освоением севера и деградацией части ландшафтов в лесотундру проникают вселенцы с юга и запада – адвентивные виды: на Полярном Урале таких насчитывается 144 [Морозова и др., 2006]. При этом видовое богатство только аборигенной части флоры южной лесотундры при переходе к северной лесотундре сокращается на треть – от 70 семейств восточного склона южной лесотундры остаются 47 семейств сосудистых растений северной лесотундры [Ребристая, 2006]. Таким образом, в районе широты Полярного круга имеется выраженный рубеж изменения и обеднения флоры. На пространстве ямальской тундры отмечают еще один рубеж изменения состава семейств – переход к арктическим тундрам (71° с. ш.), когда из 40 семейств выпадает 18, а с севера проникает два семейства [Ребристая, 2006]. Для локальных флор выделяется дополнительная ступень сокращения видового богатства – переход от южных к северным тундрам (69° с. ш.). При расчетах корреляций и построении графиков в тундровой зоне и лесотундре мы использовали локальные флоры как более полный ряд.

Энтомофауна северной оконечности Ямала, т. е. северных арктических тундр, насчитывает 70–100 видов мезофауны; для южной части арктических тундр в пределах одноярусной растительности установлено обитание 120 видов мезофауны (см. табл. 1). Появление второго яруса растительности, ерников и ив в северной части субарктических (мохово-лишайниковых) тундр привело к увеличению видового разнообразия мезофауны в 4,76 раза, до 572 видов. Второй подобный уровень возрастания, от 819 до 2748 видов (в 3,35 раза), наблюдается при переходе от южной лесотундры к северной тайге. В пределах южных субарктических тундр и лесотундры увеличение видового богатства к югу происходит постепенно, 115 видов на пять широтных градусов (23 вида на широтный градус). По характеру географического распространения (для тех видов, чей таксономический статус и ареал достоверно известны) около 40 % всех видов исследуемого региона составляют северные тундровые виды, в основном гипо- и гемиаркты, остальные – бореальные и аркто-горно-бореальные голаркты и транспалеаркты.

От северной тайги левобережья Оби до арктических тундр северной оконечности Ямала на 2010 г. доказано гнездование 177 видов птиц. Для северной оконечности таежной зоны (64–65° с. ш.) известно гнездование 151 вида. В пределах лесотундры [Рыжановский, 2013] видовой состав к северу сокращается незначительно (от 141 до 137 видов), т. е. два вида на градус широты; в субарктических тундрах видовой состав сокращается от 130 в южной части кустарниковых тундр до 73 на границе с арктическими тундрами, т. е. почти в два раза. В пределах арктических тундр обеднение видového состава также двукратное – до 30–32 видов на северной оконечности Ямала.

Процесс обеднения видového состава отдельных отрядов фауны к северу нелинейный, что связано с ландшафтно-зональной специализацией птиц. Переход от тайги к лесотундровым редколесьям сопровождается выпадением небольшого числа средне- и южно-таежных видов, проникающих в северную тайгу, и появлением в лесотундре небольшого числа субарктических видов птиц. На южной границе тундровой зоны из авифауны выпадают практически все гнездящиеся на деревьях и связанные с хвойными трофические (клесты) виды. Одновременно возрастает видовое разнообразие водоплавающих и ржанкообразных (кулики, поморники, чайки), характерных для тундровой зоны [Рыжановский, 2013]. Резкое обеднение фауны арктических тундр, наблюдаемое на границе с северными субарктическими тундрами, происходит на фоне перехода к одноярусному растительному покрову. Исчезают кустарниковые виды воробьиных и ряд куликов, больше адаптированных к умеренным широтам.

**Обилие животных.** Увеличение встречаемости беспозвоночных и птиц на пробных площадках при продвижении от арктических тундр к северной тайге происходит разными темпами (см. табл. 1). Обилие беспозвоночных мезофауны возрастает от 35 экз./м<sup>2</sup> на 71 параллели до 400 экз./м<sup>2</sup> на 65 параллели. Основу численности макрофауны составляют фоновые виды. В пробах, взятых в тундрах Северного Ямала, доминировали личинки типулид (до 22 экз./м<sup>2</sup>) и стафилиниды (до 16 экз./м<sup>2</sup>). На Среднем Ямале доминировали

пауки (до 32 экз./м<sup>2</sup>), стафилиниды (до 18 экз./м<sup>2</sup>), личинки типулид (до 16 экз./м<sup>2</sup>). На Южном Ямале доминировали червецы *Arc-torthezia cataphracta* (до 409 экз./м<sup>2</sup>), пауки (до 86 экз./м<sup>2</sup>), стафилиниды (до 11 экз./м<sup>2</sup>).

Обилие птиц на плакоре, по сравнению с арктическими тундрами, удваивается только в южной лесотундре; в северных и южных субарктических тундрах обилие и плотность гнездования промежуточные, достоверных отличий в пределах субарктических тундр не выявлено. В северной лесотундре плакоры заняты тундровой растительностью, поэтому птиц там не больше, чем в тундрах Южного и Среднего Ямала (см. табл. 1). Отметим, что Е. С. и Ю. С. Равкины [2005] для Западно-Сибирской равнины на основании учетов на Гыданском полуострове приводят данные по плотности населения, близкие ямальским: арктические тундры – 260 шт./км<sup>2</sup>, субарктические тундры – 271 шт./км<sup>2</sup>, лесотундровые редколесья – 362 шт./км<sup>2</sup>, для северной тайги Обь-Енисейского междуречья – 431 шт./км<sup>2</sup>. Отличие в обилии относится только к арктическим тундрам – во влажных приморских тундрах Гыдана птиц оказалось больше, чем на сухом плакоре Северного Ямала.

В пойменных местообитаниях, для которых указаны максимальные за ряд лет величины, в арктических тундрах 72 параллели и, вероятно, севернее, обилие в пойме равно обилию на плакоре в связи с одноярусностью растительности. В субарктических тундрах в пойменных ивняках гнездится на 60–80 % больше птиц, чем на плакоре, в лесотундре различия достигают 40 %. В северной тайге различия между плакором и поймой сглаживаются в связи с повсеместной многоярусностью растительности. Приведенное в табл. 1 максимальное обилие в таежной пойме (1250 шт./км<sup>2</sup> для низинных залесенных пойменных болот) [Равкин, 1978] в значительной мере локально. Для других пойменных ландшафтов указано максимальное обилие – 799 шт./км<sup>2</sup> против 342–817 шт./км<sup>2</sup> надпойменных ландшафтов. Еще меньшие различия обилия в гнездовой период между пойменными и плакорными ландшафтами для Обь-Пуровского междуречья приводит Л. Г. Вартапетов [1998]. Для Приобской лесотундры высокая плотность гнездования в пойменных

лесах неединична. При максимальном обилии 1390 шт./км<sup>2</sup>, средняя за 5 лет учетов на стационаре Октябрьский (окрестности г. Лабытнанги) составила  $1026,4 \pm 31,9$  шт./км<sup>2</sup>; на лесном участке долины р. Хадытаяха максимально учтено 1292 шт./км<sup>2</sup>, в среднем за три года – 979,3 шт./км<sup>2</sup>.

**Ведущие и ведомые факторы зональности.** Как следует из табл. 2, между всеми переменными из табл. 1 существуют тесные корреляционные связи высокой достоверности, что и следовало ожидать, исходя из фундаментальности основного показателя – географической широты, отражающей количество солнечного тепла, поступающего на земную поверхность. Поскольку трофическая цепь по аккумуляции и передаче солнечной энергии растения → беспозвоночные → птицы в Субарктике функционирует преимущественно в летний период, проанализированы зависимости видового богатства и обилия от факторов тепла – длительности безморозного периода и средней температуры июля.

Число видов, как растений, так и беспозвоночных, демонстрируют в высшей степени сходную динамику в градиенте средней температуры июля и длительности безморозного периода (рис. 2, 3). На всем диапазоне изученных факторов наблюдается плавный рост числа видов с выходом на плато (по типу S-образной кривой с насыщением). За исключением одной точки: при переходе через 100 дней безморозного периода, или при достижении средней температуры 15 °С, наблюдается резкий скачок числа видов. Данный скачок отчетливо маркирует какой-то качественный рубеж в действии факторов тепло-

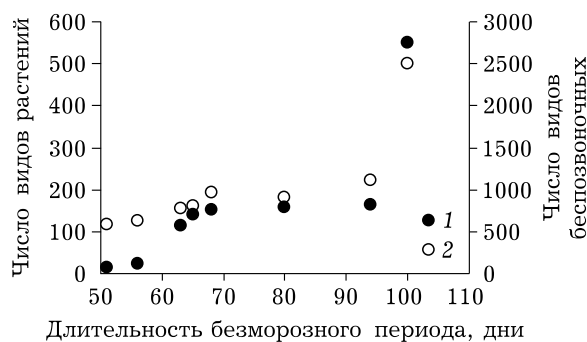


Рис. 2. Динамика видового богатства членистоногих мезофауны (1) и растений (2) в градиенте длительности безморозного периода

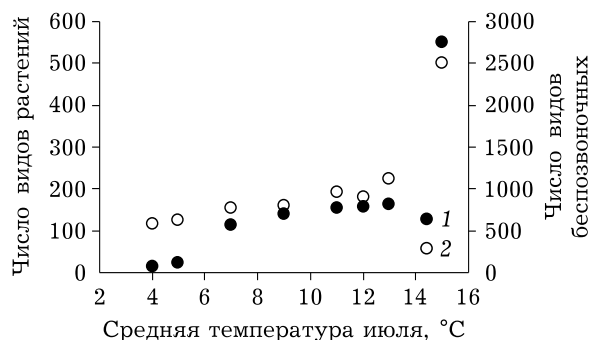


Рис. 3. Динамика видового богатства членистоногих мезофауны (1) и растений (2) в градиенте средней температуры июля

обеспечения, по достижении которого достаточно резко и существенно меняются условия существования, а именно начинается таежная зона. Сходство динамики числа видов растений и беспозвоночных – фактически одного трофического звена – позволяет нам предположить, что динамика числа видов беспозвоночных в значительной степени определяется растениями. Действительно, выявляется очень тесная нелинейная связь числа видов (и обилия) беспозвоночных с числом видов растений (рис. 4). Число видов и обилие беспозвоночных мезофауны пропорциональны примерно квадрату числа видов растений.

Поскольку можно предполагать, что растения и беспозвоночные, несмотря на все их физиологические и экологические различия, проявляют сходные реакции в градиенте климатических факторов, представляется необходимым исключить действие этих факторов при рассмотрении их взаимосвязи. Рассчитаны частные коэффициенты корреляции при

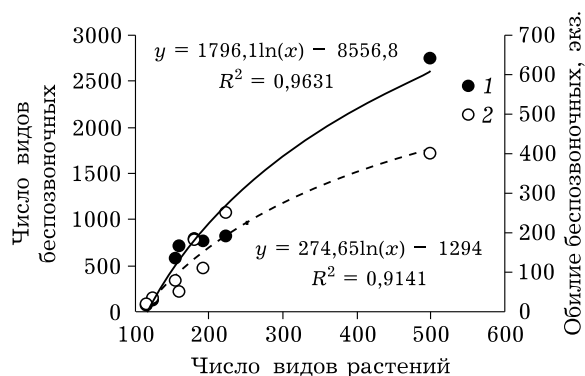


Рис. 4. Связь числа видов (1) и обилия (2) беспозвоночных с числом видов растений

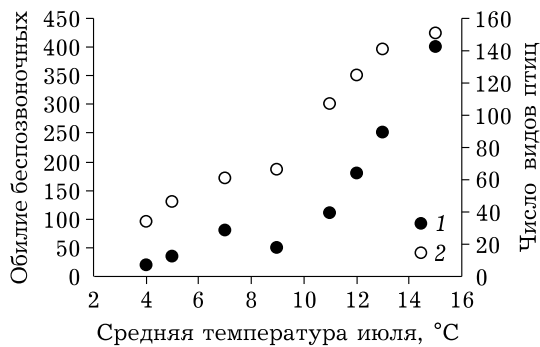


Рис. 5. Динамика обилия беспозвоночных и числа видов птиц в градиенте средней температуры июля: 1 – беспозвоночные, 2 – птицы

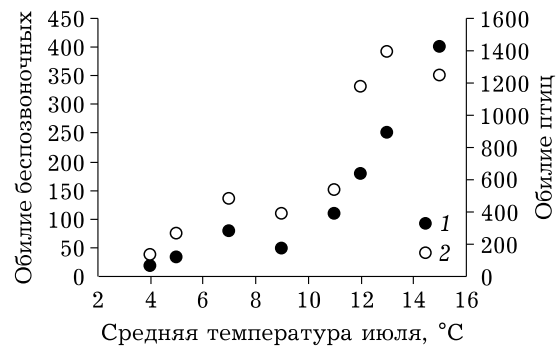


Рис. 6. Динамика обилия беспозвоночных и максимального обилия птиц в градиенте тепла: 1 – беспозвоночные, 2 – птицы

исключении влияния температуры, которые составили для числа видов растений и видов беспозвоночных  $r = 0,977$ , для числа видов растений и обилия беспозвоночных  $r = 0,807$ , что свидетельствует о наличии непосредственной связи между этими показателями.

Вместе с тем отметим, что при рассмотрении изменения обилия беспозвоночных в градиенте факторов тепла выявляются новые закономерности. На фоне общего увеличения обилия беспозвоночных наблюдается отчетливый провал, лучше заметный на графике связи с температурой июля, в области  $9\text{ }^{\circ}\text{C}$  (“средние” субарктические тундры). Этот провал не является случайным, об этом свидетельствует то, что его дублируют графики и числа видов, и максимального обилия птиц (рис. 5).

Этот провал четко маркирует некие существенные изменения условий существования данных групп и соответствующие изменения структуры сообществ. В данном случае речь идет о замене, постепенном вытеснении арктических групп бореальными. У птиц число субарктов в фауне начинает сокращаться к югу от 69 параллели; у беспозвоночных максимальное число субарктических и арктических видов сокращается южнее 68 параллели (бабочки, жуки), а у типулид – южнее 67. Практически полное совпадение кривых изменения обилия беспозвоночных с числом видов и обилием птиц на рис. 6 также позволяет предположить, что динамика птиц определяется динамикой предыдущего трофического уровня. Действительно, выявляется тесная нелинейная связь этих показателей, которая хорошо описыва-

ется логарифмической кривой (рис. 7). Частные коэффициенты корреляции при исключении влияния температуры для обилия беспозвоночных и числа видов птиц составляют  $r = 0,417$ , для обилия беспозвоночных и обилия птиц –  $r = 0,741$ , что также свидетельствует о наличии непосредственной связи между этими показателями.

На рис. 4 заметна еще одна интересная закономерность. Начиная с  $12\text{ }^{\circ}\text{C}$  средней температуры июля, кривая изменения максимального обилия птиц выходит на плато. С этого момента обилие птиц на пойменных площадках лесотундры достигает насыщения и, вероятно, более не изменяется. Для пойм рек северной и средней тайги Западной Сибири плотность, превышающую  $1390\text{ шт./км}^2$ , как на нашем участке, никто не приводит. Это локальная плотность для небольшого участка, но и средняя по двум разным участкам также оказалась велика. Можно пред-

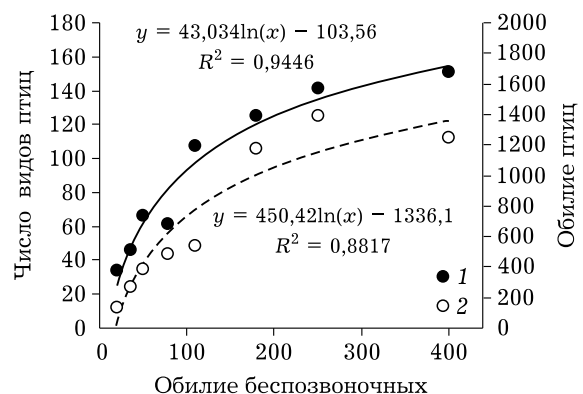


Рис. 7. Связь числа видов (1) и максимального обилия (2) птиц и числа видов беспозвоночных



положить, что в данном случае рост максимального обилия птиц ограничивается не климатическими факторами и не обилием доступных жертв, которое продолжает экспоненциально расти, а третьей причиной, в качестве которой может выступать достижение максимально возможной плотности поселения на территории. Возможно, сообщество птиц достигает емкости среды, которая в этом случае определяется не пищевыми, а пространственными факторами, т. е. территориальным поведением, ограничивающая роль которого для Субарктики показана В. К. Рябицевым [1993].

Исходя из представленных материалов, получается, что распределение птиц в лесотундре и тундрах определяется главным образом беспозвоночными (кормом) и растениями (биотопом). Наличие (видовое богатство) последних определяется теплообеспеченностью. Влияние температуры (длительности периода температур, обеспечивающих активность насекомых) непосредственно на энтомофауну также значительно. Птицы, будучи теплокровными животными, непосредственно от летних положительных температур не должны зависеть, если этот период не короче гнездового (от насиживания до распадаения выводков). Однако, как показали исследования В. С. Жукова [2013], у 80 % видов Северо-Западной Сибири границы ареалов близки или совпадают изотермами приземного слоя воздуха одного из летних месяцев, т. е. количество тепловой солнечной энергии, формирующей природную зону, определяет и авифауну.

Корректирующий фактор влажности в высоких широтах определяется не количеством осадков (в тундровой зоне они уменьшаются к северу), а их качеством – большую часть года они выпадают в виде снега, а летом вода имеет низкую температуру, так как контактирует с мерзлотой. Известно, что тундровая растительность испытывает “физиологическую” сухость. Почвенные растворы эффективнее используются растениями с ростом температуры воды, т. е. с продвижением с севера на юг. Низкая испаряемость обеспечивает Ямалу [Григорьев, Будыко, 1959] избыточную влажность, площадь водоемов больше площади суши. Подобное отно-

сится и к другим равнинным тундрам. Наличие постоянных озер разной величины формирует водно-болотную авифауну, доминирующую в тундровой зоне по видовому разнообразию и обилию. Близость Мирового океана в виде Байдарацкой и Обской губ Карского моря отражается на границах подзон: на удалении от побережий границы субарктических тундр несколько смещаются к северу, так как длительный ледовый период губ охлаждает побережья.

При рассмотрении природной зональности обычно не обращают внимания на световой режим зон и подзон. На широте Полярного круга непрерывный световой день (с учетом рефракции) длится 30 сут, на 70° с. ш. – 71 сут, на 74° с. ш. – 102 сут [Мячникова, 1983]. Это не только круглосуточное обеспечение территории солнечной радиацией, расходуемой на прогрев воздуха и поверхности, но и фактор контроля сезонных явлений птиц [Wolfson, 1965; Рыжановский, 2008], и, возможно, некоторых других животных. Многие субарктические виды птиц за пределами зоны полярного дня не гнездятся, так как для окончательного созревания гонад требуется стимулирование длиннодневным фотопериодом. Не случайно южные границы ареалов видов субарктического происхождения проходят параллельно широте Полярного круга.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика северных экосистем в градиенте факторов тепла и, соответственно, в широтном градиенте определяется динамикой числа видов растений, которая непосредственно влияет на число видов и обилие беспозвоночных, и опосредованно, через беспозвоночных – на число видов и обилие птиц.

В широтном градиенте видового разнообразия наблюдаются перерывы постепенности между 68–69° с. ш., маркирующие естественные рубежи, где компоненты арктических сообществ меняются на бореальные.

Обеднение к северу видового состава сосудистых растений в пределах лесотундрово-тундровой полосы происходит со средней скоростью 30 видов на 1° широты, для энтомофауны обеднение происходит со скоростью 125 видов, для орнитофауны – 18 видов

на 1° широты, что можно назвать широтными флористическим и фаунистическим градиентами для нашего района Субарктики.

Статья выполнена в рамках проекта № 15-12-4-28 Президиума УрО РАН

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вартапетов Л. С. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.
- Головатин М. Г., Пасхальный С. П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2005. 564 с.
- Городков К. Б. Ареалы насекомых Европейской части СССР. Карты 179-221. Л.: Наука, 1984. 60 с.
- Григорьев А. А., Будыко М. И. Классификация климатов СССР // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1959. № 3. С. 3-13.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
- Жуков В. С. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжск. экол. журн. 2013. № 1. С. 16-28.
- Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 248 с.
- Магомедова М. А., Морозова Л. М., Эктова С. Н. и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс, 2006. 360 с.
- Морозова Л. М., Магомедова М. А., Эктова С. Н. Структура растительного покрова и фитоценоотическое разнообразие // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. С. 148-204.
- Мячникова Н. А. Климат СССР. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1983. 192 с.
- Неронов В. В. Зональные экотоны Северной Евразии: история изучения и структурно-функциональная организация // Успехи совр. биологии. 2008. Т. 128, № 1. С. 35-51.
- 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. Сиб. отд-ние, 1978. С. 1-290.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск: Наука, 2005. 302 с.
- Раковская Э. М., Давыдова М. И. Физическая география России. М.: Владос, 2003. Ч. 2: Азиатская часть, Кавказ, Урал. 304 с.
- Рябицев В. К. Сосудистые растения // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс, 2006. С. 16-71.
- Рыжановский В. Н. Роль фотопериодических условий в жизни воробьиных птиц высоких широт // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 6. С. 732-747.
- Рыжановский В. Н. Орнитофауна приуральской лесотундры Западной Сибири и эффект экотона // Сиб. экол. журн. 2013. № 6. С. 823-832.
- Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. 296 с.
- Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Климат // Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 32-67.
- Wolfson A. Light and endocrine events in birds: role of the dark period and circadian rhythms in the regulation of the gonadal cycle // Arch. Anat. Microscop. Exp. 1965. N 1. P. 579-600.

## Natural Zonality in the Distribution of Arthropods, Birds and Vascular Plants in Lower Circum-Ob Area and on the Yamal Peninsula

V. N. RYZHANOVSKY, A. V. GILEV, V. N. OLSHVANG

*Institute of Plant and Animal Ecology UrB RAS  
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202*

*E-mail: ryzhanovskiy@ecology.uran.ru; gilev@ecology.uran.ru; olshw@mail.ru*

The present paper is devoted to the analysis of the pattern of zonal distribution of mesofauna arthropods, birds, and vascular plants in the area from the northern boreal forest to arctic tundra of the Yamal Peninsula by the gradient of summer temperatures. Dynamics of northern ecosystems in latitude determines distinctions in plant species number which directly affects abundance of species and that of invertebrates, and indirectly, through the invertebrates – the same indices of birds. Breaks in continuity marking natural boundaries, where the components of arctic communities are changed to the boreal ones are followed with variations in species diversity.

**Key words:** zonal distribution, arthropods, birds, vascular plants, number of species, abundance, the Yamal Peninsula.