

## Орнитофауна приуральской лесотундры Западной Сибири и эффект экотона

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ

*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
E-mail: ryzhanovskiy@ecology.uran.ru*

Статья поступила 14.02.2012

### АННОТАЦИЯ

Обсуждается применимость понятия экотона к орнитофауне Приобской лесотундры. В пределах левобережья Оби, от поймы и Обской губы до Полярного Урала и восточного побережья Байдарацкой губы, от северной тайги до кустарниковых тундр на 2009 г. доказано гнездование 177 видов птиц. Гнездовая авифауна лесотундры на широте Полярного круга насчитывает 140 видов. Для северной оконечности тайги (64–65° с. ш.) известно гнездование 151 вида; для кустарниковых тундр Среднего Ямала (68–69° с. ш.) установлено гнездование 73 видов. Таежные виды проникают в южную лесотундру пойменными лесами и таежными островами плакора, в среднюю и северную лесотундру только пойменными лесами, постепенно теряя часть списочного состава. Обогащение фауны лесотундры птицами тундры происходит на плакоре: на участках тундр, тундроподобных болот и в котловинах лесотундровых озер. Обилие птиц в основных биотопах в лесотундре несколько ниже, чем в северной тайге, и выше, чем в южной тундре. Его создают птицы с большими ареалами. Редколесья плакора, отличающие лесотундру от тайги и тундр, для большинства птиц – тундра, но более богатая беспозвоночными за счет развития яруса кустарников. Собственной авифауны лесотундры в настоящее время нет. Вероятно, она формируется, так как возрастает видовое разнообразие гнездящихся птиц, появились виды, максимумы плотности которых находятся в лесотундре. Но выраженного кумулятивного эффекта “наложения фаун” в настоящее время нет.

**Ключевые слова:** лесотундра, экотон, птицы, обилие.

Лесотундрой называется ландшафтная зона субарктического типа, переходная от тундры к тайге, характеризующаяся присутствием на водоразделах редколесий, редиин, криволесий [Мильков, Гвоздецкий, 1976]. Здесь большие участки поверхности заняты стоящими на удалении 5–20 м и более лиственницами высотой 6–12 м с зарослями карликовой березки, ив, багульника во втором ярусе, кустарничками и злаками в первом. Местами лиственницы сгущаются в подобие леса с подростом, местами редколесье редет и переходит в тундры. Многочисленные

небольшие озера термокарстового происхождения, вытекающие из них ручьи, осоковые болота низин усиливают мозаичность, но доминирующим биотопом является сочетание тундр и редколесий, где “собственно лесотундровым типом растительности являются северные редколесья” [Норин, 1961].

Экотоном называют переходное сообщество между двумя различными экологическими типами. Это приграничная зона или зона “напряжения”, для которой характерно присутствие значительной доли видов каждого из перекрывающихся сообществ. Часто как

число видов, так и плотность популяций некоторых из них в экотоне выше, чем в лежащих по обе стороны сообществах [Одум, 1975]. Эффект повышения видового разнообразия в экотоне называют “пограничным”, “краевым” или “опушечным”, т. е. придают ему локальные черты. Г. Вальтер [1982] предложил называть экотонами природные зоны лесостепи и лесотундры, что, в принципе, правильно, так как это переходные пространства от степи к лесной зоне и от лесной зоны к тундре. Естественным зональным экотонотом считает лесотундру В. В. Неронов [2008].

Специальных исследований по особенностям проявления эффекта экотона в лесотундре орнитологи не проводили, но авифаунистические аспекты обсуждали неоднократно. В. В. Брунов [1982] выделил 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-таежной групп”. А. А. Естафьев [1999] при анализе фауны Европейского северо-востока России пришел к выводу о самостоятельной авифауне предтундровых редколесий, достоверно 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 некоторых представителей лесных и тундровых зон. Ландшафтно-зональную характеристику населения птиц кустарниковых тундр и лесотундры Южного Ямала приводят С. П. Пасхальный и М. Г. Головатин [2004], подчеркивая, что фауна лесотундры имеет вполне самостоятельную комбинацию видов. Е. С. и Ю. С. Равкины [2005] для птиц Западно-Сибирской равнины выделяют лесотундровый тип населения и лесотундровый тип предпочтения (предпочтения лесотундровых биотопов) для некоторого числа видов. Они же показали, что видовой состав лесотундровых редколесий беднее не только северной тайги, но и кустарниковых тундр, а плотность птиц в лесотундре в первой половине лета не выше, чем в тундре, и ниже, чем в северной тайге, т. е. эффекта экотона здесь не прослеживается, но он и не обсуждается. Применимость понятия эко-

тона к орнитофауне Приобской лесотундры, рассматривается в настоящей работе.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Географы [Раковская, Давыдова, 2003] к лесотундровой зоне Западной Сибири относят полосу лиственничных редколесий к востоку от подножий Урала до Енисея вблизи Полярного круга. В настоящей работе анализируется видовой состав и обилие (гнездовая плотность) птиц части этого пространства: территории, расположенной на левобережье Нижней Оби, от берега Оби до Уральских гор; на юге – от впадения в Обь р. Сыня (северная тайга, 65° с. ш.), на севере – до среднего течения рек Юрибей и Нурмаяха (68°20' с. ш.). Южная граница лесотундровых редколесий проходит по междуречью рек Сыня и Войкар, северная по среднему течению р. Ядаяходаяха и верхнему течению р. Байдарата на восточном склоне Полярного Урала (рис. 1). Удаленность северной границы лиственничных редколесий от северной тайги здесь превышает 200 км. Горы Поляр-

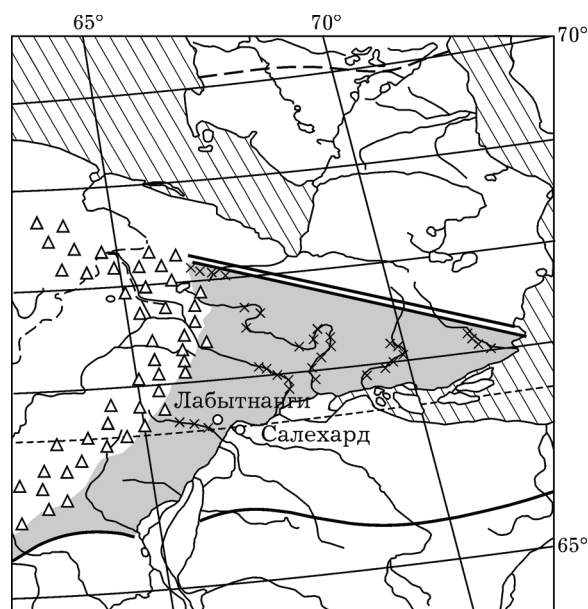


Рис. 1. Схема района Приобской лесотундры (серый цвет), кустарниковых тундр Ямала (к северу от двойной линии до прерывистой линии типичных тундр), северной тайги Западной Сибири (к югу от одинарной линии). Крестиками обозначены лесные и редколесные острова Южного Ямала

ного Урала защищают район от северных ветров, Обь в период открытой воды приносит значительное количество тепла, существенно смягчая климат весной и осенью. Тепловой сток, 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). В верховьях реки Байдаратаяха, близ северо-восточной оконечности Полярного Урала, и в нижнем течении впадающей в Обскую губу реки Ядаяходьяха находятся самые северные участки лиственничного редколесья (не островные леса), подобные редколесьям плакора на широте Полярного круга и южнее. Условно зону Приобской лесотундры можно разделить на южную и северную. В южной лесотундре на плакорах междуречий встречаются таежные кедровые и еловые острова среди тундр, тундроподобных болот и лиственничных редколесий. В северной лесотундре плакоры заняты тундрами, поймы – островами лиственничных редколесий.

В статье использованы материалы учетов, наблюдений автора и коллег по институту в лесотундре, в районе г. Лабытнанги (66°50' с. ш. 66°30' в. д.); на Южном Ямале: в среднем течении рек Хадытаяха и Щучья (67° с. ш. 67°30' в. д.), в нижнем течении р. Ядаяходьяха (67°30' с. ш. 71°30' в. д.); в кустарниковых тундрах п-ова Ямал: бассейн р. Нурмаяха (68°20' с. ш. 73° в. д.), собранные в 1970–2006 гг. В тундрах Ямала учеты проводили методом картирования пар на пробных площадках в пойме и на водоразделе, как правило, в течение одного-двух сезонов. В лесотундре основной район учетов – окрестности г. Лабытнанги, где находятся полевые стационары “Харп” и “Октябрьский”. На первом стационаре наблюдения и учеты на территории от 180 до 300 га в разные годы проводятся с 1970 г., на втором, на площади 25–80 га, – с 1978 г. Треть территории стационара “Харп” занимают кустарниковые мелкопочкарные тундры, треть – лиственничное редколесье, треть – система озер разной величины, соединенная ручьями и речкой с заросшими ивняком берегами и небольшими осоковыми болотами. Для Приобской лесотундры это достаточно типичный ландшафт плакора. Ста-

ционар “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, береза извилистая, рябина, отличающиеся мощностью стволов, высотой, сомкнутостью крон. В подлеске обычны ольха кустарниковая, карликовая березка, красная смородина, жимолость, шиповник, разные виды ив. Островной елово-березово-лиственничный лес в среднем течении Хадытаяхи в течение ряда лет был районом учетов и наблюдений В. К. Рябицева [1993].

Наши материалы по птицам северной тайги отрывочны, поэтому используются литературные данные. Это фаунистические сводки по птицам Двубья, левобережья Оби и предгорий Приполярного Урала [Данилов, 1965; Головатин, 2000]. Для настоящей статьи использованы также опубликованные результаты учетов в северной тайге Западно-Сибирской равнины [Равкин, 1978; Вартапетов, 1998].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Население птиц лесотундры.** На территории севера Западной Сибири, от Полярного и Приполярного Урала до долины р. Енисей, от северной тайги до арктических тундр зарегистрированы свыше 250 видов птиц, из них на 2000 г. было доказано гнездование 210 видов. В последующие годы список гнездового населения несколько увеличился в результате более тщательного обследования таежных районов, перевода птиц из категории “возможно гнездящихся” в “доказано гнездящихся”, но общее число зарегистрированных видов нашего региона почти не возросло, возможно, в связи сокращением научных программ.

В пределах левобережья Оби, от поймы и Обской губы до Полярного Урала и восточного побережья Байдарацкой губы, от северной тайги до кустарниковых тундр на 2009 г. доказано гнездование 177 видов птиц. Гнездовая авифауна лесотундры насчитывает 141 вид (табл. 1). Для северной оконечности таежной зоны (64–65° с. ш.) известно гнездо-

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

| Отряд, семейство | Северная тайга | Лесотундра | Кустарниковые тундры | Отряд, семейство | Северная тайга | Лесотундра | Кустарниковые тундры |
|------------------|----------------|------------|----------------------|------------------|----------------|------------|----------------------|
| Gaviiformes      | 2              | 2          | 2                    | Strigiformes     | 5              | 4          | 2                    |
| Podicipediformes | 1              | 1          | 0                    | Caprimulgiformes | 1              | 0          | 0                    |
| Anseriformes     | 19             | 20         | 15                   | Piciformes       | 5              | 4          | 0                    |
| Anserinae        | 3              | 5          | 6                    | Passeriformes    | 71             | 57         | 25                   |
| Anatinae         | 7              | 6          | 3                    | Hirundinidae     | 3              | 1          | 1                    |
| Aythiinae        | 6              | 6          | 4                    | Alaudidae        | 2              | 2          | 1                    |
| Somaterini       | 0              | 0          | 1                    | Motacillidae     | 7              | 8          | 6                    |
| Merginae         | 3              | 3          | 1                    | Laniidae         | 1              | 1          | 0                    |
| Falconiformes    | 13             | 12         | 2                    | Sturnidae        | 1              | 1          | 0                    |
| Pandionidae      | 1              | 1          | 0                    | Corvidae         | 6              | 6          | 1                    |
| Accipitridae     | 7              | 6          | 1                    | Prunellidae      | 2              | 2          | 1                    |
| Falconidae       | 5              | 5          | 1                    | Bombycillidae    | 1              | 1          | 0                    |
| Galliformes      | 4              | 5          | 2                    | Sylviidae        | 11             | 7          | 4                    |
| Gruiformes       | 3              | 1          | 0                    | Regulidae        | 1              | 0          | 0                    |
| Charadriiformes  | 25             | 32         | 25                   | Muscicapidae     | 3              | 1          | 0                    |
| Charadriidae     | 3              | 4          | 6                    | Turdidae         | 9              | 9          | 4                    |
| Haematopodidae   | 1              | 1          | 0                    | Aegithalidae     | 1              | 0          | 0                    |
| Scolopacidae     | 15             | 18         | 13                   | Paridae          | 4              | 3          | 0                    |
| Stercorariidae   | 0              | 3          | 3                    | Sittidae         | 1              | 0          | 0                    |
| Laridae          | 6              | 6          | 3                    | Passeridae       | 2              | 2          | 1                    |
| Columbiformes    | 2              | 1          | 0                    | Fringillidae     | 10             | 7          | 1                    |
| Cuculiformes     | 2              | 2          | 0                    | Emberizidae      | 6              | 6          | 5                    |
| Итого            |                |            |                      |                  | 151            | 141        | 73                   |

вание 151 вида; для кустарниковых тундр Среднего Ямала (68–69° с. ш.) установлено гнездование 73 видов. Распространение 28 видов выходит за пределы рассматриваемой территории как на юг (в среднюю и южную тайгу), так и на север (в типичные и арктические тундры). Список таежных птиц, освоивших всю лесотундру или ее часть и не проникающих в кустарниковые тундры, включает 82 вида. Среди них много птиц, строящих гнезда на деревьях, и дуплогнезников. Всю лесотундру или ее северную часть освоили 22 тундровых вида. Практически все они входят в группу субарктов [Данилов, 1966]. По сравнению с северной тайгой в фауне лесотундры возросло число видов *Anseriformes* (от 19 до 20 видов) и *Charadriiformes* (от 25 до 32 видов) с последующим снижением в тундровой зоне до 15 и 25 видов соответственно, что можно рассматривать как проявление краевого эффекта в пределах лесотундры, так как наблюдается взаимопроникновение таежной и тундровой фауны.

В пределах самого богатого отряда, *Passeriformes*, видовое разнообразие снижается от 71 вида северной тайги до 57 видов лесотундры и 25 видов кустарниковых тундр. Индекс общности Жаккара фауны северной тайги и лесотундры существенно выше, чем лесотундры и кустарниковых тундр: 0,86 и 0,41 соответственно при 1,0 в случае максимальной общности.

Птиц, гнездящихся только в лесотундре, нет. В группу видов, гнездящихся преимущественно в Приобской лесотундре, можно включить кречета *Falco rusticolus* L. и щеголя *Tringa erythropus* Pall. Соколу для гнездования необходимы одиночные деревья со старыми крупными гнездами или скалы. Все это есть в лесотундре нашего района, но в других частях Субарктики кречет – вид морских побережий. Щеголь предпочитает гнездиться в поймах лесотундровых и северотаежных озер с богатой околородной растительностью

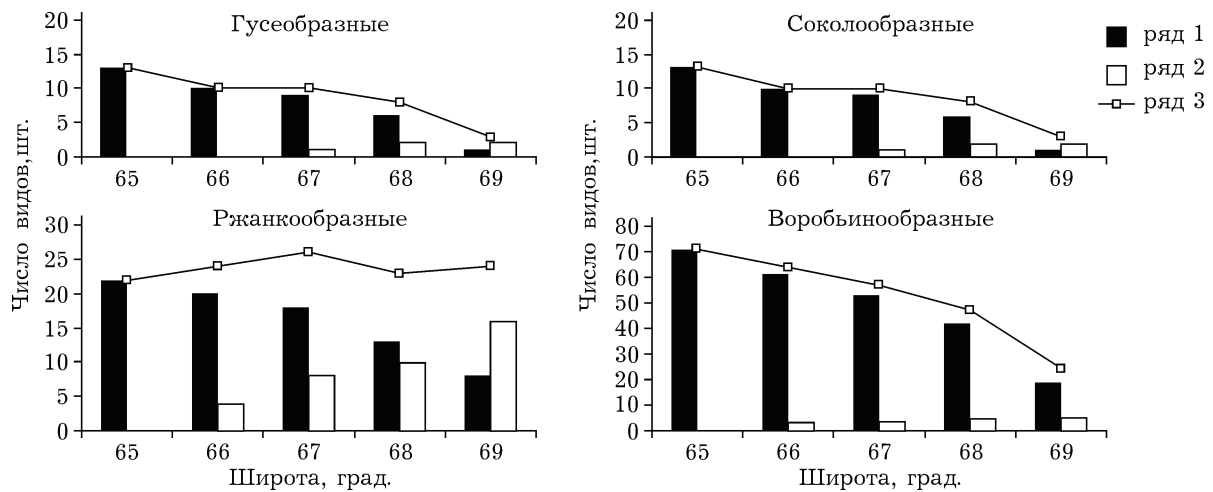


Рис. 2. Динамика числа гнездящихся видов наиболее крупных отрядов в Нижнем Приобье и на Ямале. 1 – широко распространенные и проникающие в лесотундру виды таежной зоны, 2 – субарктические и арктические виды, 3 – суммарное число видов

и осоковыми болотами. Преимущественно в полосе Приобской лесотундры находится гнездовой ареал малого веретенника *Limosa lapponica* L., занимающего возвышенные участки тундр, но гнездится он и в таежной зоне. Пискульку *Anser erythropus* L., сибирского конька *Anthus gustavi* Swinh. [Соколов, 2006] следует включить в группу обитателей полосы: северная лесотундра – подзона кустарниковых тундр. Но в последние годы конек найден редким в типичных тундрах Среднего Ямала [Соколов, 2006] а пискулька – в арктических тундрах Северного Ямала [Локтионов, Савин, 2006]. Сибирские коньки, вероятно, гнездились в небольшом числе в типичных тундрах и раньше; гнездование пискульки в бассейне р. Хардьяха с учетом отсутствия вида на пространстве типичных тундр Ямала необъяснимо или ошибочно.

Взаимопроникновение фаун тайги и тундры в лесотундру не означает их механическое смешивание. Таежные виды проникают в южную лесотундру пойменными лесами и таежными островами плакора, в северную лесотундру только пойменными лесами, постепенно теряя часть списочного состава. На широте г. Лабытнанги по сравнению с широтой пос. Мужы (южная лесотундра) прекращают встречаться 22 вида; островными лесами Щучьей и Хадытаяхи (северная лесотундра) ограничено продвижение на север 26 видов, а редколесьем долин Ядаяходаяхи и Байдараты (граница кустарниковых тундр) – 24 ви-

дов. Обеднение фауны происходит за счет лесных и околородных птиц. Тундровых видов, проникающих в лесотундру пойменными лесами и пойменными водоемами, нет. Обогащение фауны лесотундры птицами тундры (22 вида) происходит на плакоре: на участках тундр, тундроподобных болот и в котловинах лесотундровых озер. Все они гнездятся в северной лесотундре, а в южной – 8–10 видов, проникающих также в северную тайгу, на участки тундроподобных болот Западной Сибири [Виноградов и др., 1991]. На рис. 2 представлена динамика изменения видового состава наиболее крупных, в лесотундре, отрядов по мере продвижения от северной тайги (65° с. ш.) через южную (66° с. ш.) и северную (68° с. ш.) лесотундру в кустарниковые (69° с. ш.) тундры Ямала. Отчетливо снижается видовое разнообразие дневных хищников и воробьиных, незначительно гусеобразных, а число видов ржанкообразных в лесотундре увеличивается благодаря замещению видов умеренных широт тундровыми видами.

**Обилие птиц в лесотундре и приграничных территориях.** Сопоставление обилия птиц (плотности гнездового населения) северной тайги, лесотундры и южной тундры проведено по данным литературы и собственных учетов в лесотундре и кустарниковой тундре (табл. 2). В первом случае это результаты маршрутных учетов, во втором – результаты картирования на пробных площад-

Плотность гнездового населения (особи на 1 км<sup>2</sup>) и число видов (в скобках) в основных типах ландшафтов северной тайги, лесотундры и кустарниковых тундр

| Тип ландшафта                       | Ландшафтная зона |            |                      | Источник данных             |
|-------------------------------------|------------------|------------|----------------------|-----------------------------|
|                                     | северная тайга   | лесотундра | кустарниковые тундры |                             |
| Тайга междуречий                    | 404 (65)         | –          | –                    | Вартапетов, 1998            |
| Озерно-лесоболотный междуречий      | 490 (65)         | –          | –                    | Вартапетов, 1998            |
| Лиственничные редколесья междуречий | –                | 334 (29)** | –                    | Рыжановский                 |
|                                     |                  | 395 (44)   | –                    | Пасхальный, Головатин, 2004 |
| Ерниковые тундры междуречий         | –                | 468 (23)*  | –                    | Рыжановский                 |
|                                     |                  | 363 (48)   | 264 (43)             | Пасхальный, Головатин, 2004 |
| Пойменный лугово-соровый            | 735 (52)         | 257 (19)** | 236 (17)**           | Рыжановский                 |
|                                     |                  | 267 (18) * | –                    | Равкин, 1978                |
| Пойменный лесной                    | –                | 1390 (26)* | –                    | Рыжановский                 |
| Пойменный тундровый                 | –                | –          | 445 (50)             | Пасхальный, Головатин, 2004 |
|                                     |                  | –          | 612 (23) **          | Рыжановский                 |

\* Средние, за ряд лет, данные картирования.

\*\* Данные картирования в 1974 г.

ках. И те, и другие данные желательно сопоставлять только между собой, так как на маршрутах всегда встречается больше видов, чем регистрируется гнездящимися на площадках. Обычно это редкие виды, несколько увеличивающие обилие и удваивающие список авифауны; общие зональные изменения видового разнообразия и плотности гнездового населения на маршрутах и площадках параллельны.

Как следует из табл. 2, обилие птиц в основных биотопах плакора (междуречий), отражающее зональное лицо местности, в лесотундре несколько ниже, чем в северной тайге, и выше, чем в южной тундре. Список пяти лидирующих видов тайги междуречий [Равкин, 1978] включает овсянку-крошку *Emberiza pusilla* Pall. (25,2 % численности населения), юрка *Fringilla montifringilla* L. (13,9 %), чечетку *Acanthis flammea* L. (8,8 %), таловку *Phylloscopus borealis* Blas. (8,4 %), зеленого конька *Anthus hodgsoni* Richm. (6,6 %). В лиственничных редколесьях плакора лесотундры из таежных видов в списке лидеров сохраняется только овсянка-крошка (14,8 %) и пополняется за счет субаркта – краснозобого конька *A. cervinus* Pall. (33,4 %), видов открытых пространств: желтой трясогузки

*Motacilla flava* L. (14,0 %) и лугового конька *A. pratensis* L. (11,1 %) и достаточно многочисленной в тайге веснички *Ph. trochilus* L. (7,5 %).

Обилие птиц в озерно-болотном ландшафте лесотундры (территория стационара “Харп”) по сравнению с тайгой снижается параллельно снижению видового разнообразия. Однако пять лидирующих видов имеют в озерно-лесоболотном ландшафте тайги суммарное обилие 298 ос./км<sup>2</sup>, а пять видов в лесотундре – 324 ос./км<sup>2</sup>. Список лидеров в тайге включает овсянку-крошку (33,5 %), желтую трясогузку (11,2 %), весничку (5,7 %), юрка (4,9 %) и фифи *Tringa glareola* L. (3,6 %). В лесотундре этот список включает краснозобого конька (36,8 %), желтую трясогузку (13,7 %), овсянку-крошку (13,2 %), варакушку *Luscinia svecica* L. (9,8 %) и весничку (7,7 %), т. е. видовой состав близкий, и пополняется только одним видом – краснозобым коньком. Фифи из группы лидеров выпадает, занимая 7-е место по обилию, но, например, в 1977 г. эти кулики были на третьем месте.

Для ерниковых тундр междуречий, как в лесотундре, так и в южных тундрах, характерно равное суммарное обилие при лидировании разных видов. Приведенные в табл. 2

материалы автора получены в 1974 г. одним методом и в близкие сроки. В лесотундре лидировали краснозобый (52,7 %) и луговой (12,7 %) коньки, подорожник *Calcarius lapponicus* L. (16,4 %) и золотистая ржанка *Pluvialis apricaria* L. (5,4 %), причем в последующие годы подорожник выпал из числа лидеров и в настоящее время является редким видом. Но в подзоне кустарниковых тундр подорожник повсеместно находится на первом месте по числу гнездящихся пар (43,5 %), на втором – краснозобый конек (15,4 %). В группу лидеров кустарниковых тундр как правило входят кулик-воробей *Calidris minuta* Leis. (5,9 %), чернозобик *C. alpina* L. (3,1 %), в сухих тундрах в этот список входит рюм *Eremophila alpestris* L.; во влажных – круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* L. Материалы С. П. Пасхального и М. Г. Головатина (см. табл. 2) свидетельствуют, что в некоторых районах лесотундры плотность населения птиц участков ерниковых тундр выше, чем в кустарниковых тундрах.

Для междуречий пространства лесотундра / южная тундра (Приобская лесотундра и тундры Южного Ямала) характерны периодические значительные колебания плотности населения в связи со сменой мест гнездования большого числа особей в зависимости от температурных условий весны – начала лета. На стационаре “Харп” различия между минимальной и максимальной плотностью гнездящихся птиц за 1971–1979, 2002–2004 гг. превышали двукратные (60–150 пар/км<sup>2</sup>, без уток), различия в максимальной и минимальной плотности лидирующих видов достигали порядка: круглоносый плавунчик – 0,6–8,0; фифи – 2–12; краснозобый конек – 3–38; луговой конек – 1–14; варакушка – 3–18; овсянка-крошка – 2–15 пар (гнезд)/км<sup>2</sup>. В тундрах Среднего Ямала [Рябицев, 1993], колебания плотности за 12-летний период у этих видов не превышали трехкратных при двукратных колебаниях общей плотности гнездования. Резкие колебания плотности в тундрах имеют место только при катастрофических изменениях климатических условий [Леонович, Успенский, 1965]; для лесотундры достаточно запаздывания сроков начала активного потепления на неделю, чтобы возросло число гнездящихся пар одних

видов и снизилось других. В обоих случаях наблюдается это у видов с северной или южной границ ареала в лесотундре.

Поймы северных рек относятся к интразональным частям ландшафта, где существенно сглаживаются градиенты климатических факторов, поэтому обилие птиц, прежде всего воробьиных, в пойменных лесах зоны лесотундры значительно выше, чем в закустаренных поймах тундровой зоны (см. табл. 2) и, возможно, не ниже, чем в подобных биотопах северной тайги. Пойменные леса в лесотундре являются, как правило, смешанными с относительно богатым кустарниковым ярусом, что привлекательно для воробьиных птиц. На учетной площадке стационара “Октябрьский” в 1978–1982 гг. всегда лидировали овсянка-крошка (20,3 % в среднем за 1978–1982 гг.), весничка (25,6 %), таловка (19,8 %), юрок (9,3 %) и варакушка (7,1 %), т. е. виды, лидирующие на плакоре в таежной зоне. В некоторые годы в число лидеров попадала чечетка и выпадала варакушка. В поймах тундровых рек Южного Ямала при более низкой общей численности птиц лидируют: подорожник (26,9 % в 1974 г.), краснозобый конек (13,0 %), кулик-воробей (13,8 %), белохвостый песочник *Calidris temminckii* Leis. (7,9 %) и белая куропатка *Lagopus lagopus* L. (6,5 %), т. е. список видов, на долю которых приходится до 70 % численности авифауны ландшафта, изменился полностью. Численность лидеров лесотундровых пойм: овсянки-крошки, веснички, варакушки, чечетки, в тундровой зоне низкая, роль лидирующих они утрачивают полностью.

Поскольку видов, гнездящихся только в лесотундре, нет, возникает вопрос: есть ли виды, у которых плотность гнездования максимальна именно в лесотундре. В табл. 3 приведены данные по плотности гнездования лидеров в пределах нашего района.

Выбраны максимальные величины для ландшафтов пойм и плакора (без более дробного выделения биотопов) из собственных материалов и литературных данных за ряд лет или из серии близких биотопов, т. е. приводится максимальная насыщенность ландшафта видом.

В лесотундре на плакоре максимальную плотность имеют круглоносый плавунчик,

Максимальная плотность лидирующих видов птиц в гнездовое время на плакоре (числитель) и в пойме (знаменатель), особи на 1 км<sup>2</sup>

| Вид                   | Северная тайга       | Лесотундра          | Кустарниковые тундры | Вид            | Северная тайга        | Лесотундра           | Кустарниковые тундры  |
|-----------------------|----------------------|---------------------|----------------------|----------------|-----------------------|----------------------|-----------------------|
| Белая куропатка       | $\frac{14,0}{0}$     | $\frac{14,0}{0}$    | $\frac{22,0}{27,0}$  | Весничка       | $\frac{55,0}{46,0}$   | $\frac{47,0}{402,0}$ | $\frac{2,0}{18}$      |
| Фиф                   | $\frac{82,0}{20,0}$  | $\frac{36,0}{46,0}$ | $\frac{3,0}{6,0}$    | Таловка        | $\frac{60,0}{7}$      | $\frac{0,6}{376,0}$  | $\frac{0}{0}$         |
| Турухтан              | $\frac{6,0}{109,0}$  | $\frac{6,0}{23,0}$  | $\frac{0,9}{7,5}$    | Варакушка      | $\frac{5,0}{8,0}$     | $\frac{46,0}{136,0}$ | $\frac{15,0}{3,0}$    |
| Круглоносый плавунчик | $\frac{15}{4,0}$     | $\frac{55,0}{0}$    | $\frac{11,0}{34,0}$  | Юрок           | $\frac{113,0}{73,0}$  | $\frac{1,0}{154,0}$  | $\frac{0}{0}$         |
| Луговой конек         | $\frac{10,0}{2,0}$   | $\frac{80,0}{8,0}$  | $\frac{7,0}{0,5}$    | Чечетка        | $\frac{60,0}{13,0}$   | $\frac{8,0}{372,0}$  | $\frac{32,0}{2,0}$    |
| Краснозобый конек     | $\frac{2,0}{0}$      | $\frac{210,0}{0}$   | $\frac{40,0}{94,0}$  | Овсянка-крошка | $\frac{197,0}{250,0}$ | $\frac{96,0}{300,0}$ | $\frac{0}{21,1}$      |
| Желтая трясогузка     | $\frac{167,0}{36,0}$ | $\frac{88,0}{46,0}$ | $\frac{0}{0}$        | Подорожник     | $\frac{0}{0}$         | $\frac{18,0}{0}$     | $\frac{134,0}{221,0}$ |

луговой и краснозобый коньки, варакушка. Плавунчики многочисленны только в озерно-болотном ландшафте, т. е. локально и практически не встречаются за его пределами; луговые коньки лидируют преимущественно в редколесьях, варакушки многочисленны в закустаренных долинах ручьев и озер, а краснозобые коньки численно преобладают во всех основных ландшафтах плакора. Это единственный вид воробьиных плакора, плотность гнездования которого снижается как к югу, так и к северу, т. е. оптимум ареала находится в лесотундре. Луговые коньки также преимущественно лесотундровый вид, но лидируют они не повсеместно и в отдельные годы. В пойменных смешанных лесах лесотундровой зоны по сравнению с тайгой и тундрой максимальная плотность выявлена у фифи, веснички, таловки, варакушки, юрка, чечетки и овсянки-крошки. Высокая гнездовая плотность фифи зарегистрирована в долине Хадытаяхи [Рябцев, 1993], но в долине Оби, в районе стационара “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.

Чечетки образуют скопления гнездящихся пар вокруг колоний рябинников [Рыжановский, 1999], т. е. распределены по пойме неравномерно, и высокая их плотность локальна. Столь же локальна высокая плотность варакушек, но определяется она наличием оврагов, обочин зарастающих дорог и пешеходных троп, что существуют вокруг небольших населенных пунктов, каким был соседний пос. Октябрьский. Действительно, лесотундровым видом пойм по данному критерию можно считать только овсянку-крошку, так как ее обилие в оптимальном биотопе (пойменный лиственнично-елово-березовый с кустарниковым ярусом разреженный лес) выше, чем в подобных биотопах северной тайги, как в пойме, так и на плакоре.

**Лиственничное редколесье плакора как экотон.** Редколесья плакора отличают лесотундру от северной тайги и кустарниковых тундр. В нашем регионе они образованы сибирской лиственницей. По В. М. Сдобникову [1937], в редколесьях “отдельно стоящие деревья или небольшие группы их отставлены друг от друга настолько далеко, что между ними исчезает всякая связь”. Но исследованиями ботаников [Норин, 1961] установлено, что в редколесьях лесотундры даже при сильной разреженности деревьев их корне-



вые системы оказываются сомкнутыми, что объясняется маломощностью почв. Видимо, чем выше качество почв, тем гуще листовничники, ибо внутри сплошного участка редколесья имеются не только пятна, лишенные деревьев, но и пятна сгущений деревьев.

С. П. Пасхальный и М. Г. Головатин [2004] в список птиц редколесий включили 44 вида, но значительная часть (гагары, поганки, гусяобразные, кроме крохалей и гоголя, чайки, крачки) являются обитателями озер независимо от типа растительности по берегам. Список птиц участков сплошных листовничных редколесий всегда включает лугового и краснозобого коньков, желтую трясогузку, весничку, варакушку, овсянку-крошку, фифи, золотистую ржанку, турухтана, среднего кроншнепа, обыкновенного *Gallinago gallinago* L. и азиатского *G. stenura* Bonp. бекасов, полевого луня *Circus cyaneus* L. 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 как продолжение безлесного пространства: осокового болота, луга, тундры. Но поскольку в редколесье кустарниковый ярус (ивы, ольха, карликовая березка) выражен сильнее, чем на участках ерниковой тундры, выше там и обилие кустарниковых воробьиных – весничек, варакушек и овсянок-крошек. Именно эти виды и луговой конек обеспечивают превышение обилия птиц в редколесье по сравнению с ерниковой тундрой, где доминирует краснозобый конек (см. табл. 2). Дендрофильные птицы пойм (дуплогнездники и гнездящиеся на ветвях листовнички) в редколесье малочисленны. Это чечетка, юрок, белокрылый клест *Loxia leucoptera* Gm., рябинник, серая ворона *Corvus cornix* L., а также луток *Mergus albellus* L., дербник *Falco columbarius* L. Таким образом, для большинства птиц редколесье – это тундра, но более богатая беспозвоночными за счет развития яруса кустарников. Типично тундровые подорожники занимали гнездовые территории при наличии одиночных листовнич, избегая участков, где деревья росли ближе 15–20 м друг от друга. Редколесий плакора избегают также галстучники *Charadrius*

*hiaticula* L., рюмы, каменки *Oenanthe oenanthe* L., а редколесий пойм на северной границе лесотундры избегают все песочники (*Calidris*), весьма обычные на плакоре Южного Ямала.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространение принципа экотона на ландшафты Субарктики не вполне приемлемо. Н. Н. Данилов [1966] указывал, что в орнитогеографическом отношении лесотундра принадлежит бореальной подобласти. В Западной Сибири в современных границах она существует 6–8 тыс. лет с момента окончания бореального термального максимума. Собственной авифауны лесотундры Сибири нет, при существовании фаун таежной и тундровой природной зон. Орнитофауна тундр образована эврибионтами из тайги, горными видами, водными видами степей и субарктики Нового Света при выраженном эндемизме (14 родов, 51 вид) [Данилов, 1965]. Поскольку эндемизм указывает на давность фауны, тундры имеют значительный, минимум плейстоценовый возраст. Лесотундры в отдельные периоды плейстоцена в современном виде как сплошной переходной полосы между тайгой и тундрой, вероятно, не было. Поэтому не сформировалась авифауна лесотундры. Вероятно, она формируется, так как возрастает видовое разнообразие гнездящихся птиц, появились виды, максимумы плотности которых находятся в лесотундре. Однако выраженного кумулятивного эффекта “наложения фаун” в настоящее время нет.

## ЛИТЕРАТУРА

- Брунов В. В. О существовании южнотундровой географо-генетической группы птиц // Современные проблемы биогеографии. М.: Наука, 1982. С. 74–91.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
- Вартапетов Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.
- Виноградов В. Г., Кривенко В. Г., Панфилов А. Д. Очаг орнитофауны в верхней части бассейна реки Пур // Мат-лы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Минск, 1991. Ч. 1. С. 52–53.
- Головатин М. Г. Птицы бассейна р. Войкар // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2000. С. 75–82.

- Головатин М. Г., Пасхальный С. П. Орнитофауна поймы Нижней Оби // Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа. Салехард, 2000. С. 18–37.
- Данилов Н. Н. Птицы Нижней Оби и изменения в их распространении за последние десятилетия // Экология позвоночных животных Крайнего Севера: Труды ин-та биологии. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 103–109.
- Данилов Н. Н. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Там же. 1966. Т. 2. Птицы. Вып. 56. 157 с.
- Естафьев А. А. Закономерности зонального распределения авифауны европейского северо-востока России // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1999. С. 78.
- Леонович В. В., Успенский, С. М. Особенности климата и жизнь птиц в Арктике // Экология позвоночных животных крайнего севера: Труды ин-та биологии. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 141–149
- Локтионов Е. Ю., Савин А. С. Редкие и необычные встречи птиц в Ямало-Ненецком автономном округе в 2002–2006 гг. // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. С. 143–153.
- Мильков Ф. М., Гвоздецкий Н. А. Физическая география СССР. М.: Мысль, 1976. 450 с.
- Неронов В. В. Зональные экотоны Северной Евразии: история изучения, структурно-функциональная организация // Успехи соврем. биологии. 2008. Т. 128, № 1. С. 35–51.
- Норин Б. Н. Что такое лесотундра // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 1. С. 21–38.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пасхальный С. П., Головатин М. Г. Ландшафтно-зональная характеристика населения птиц полуострова Ямал. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 78 с.
- Портенко Л. А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 240 с.
- Равкин Ю. С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. 285 с.
- Равкин Е. С., Равкин Ю. С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2005. 303 с.
- Раковская Э. М., Давыдова М. И. Физическая география России. М.: Владос, 2003. Ч. 2. 299 с.
- Рыжановский В. Н. Взаимоотношение чечеток *Acanthis flammea* и дроздов-рябинников *Turdus pilaris* в Нижнем Приобье // Рус. орнитол. журн. 1999. № 58. С. 9–14.
- Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1993. 296 с.
- Сдобников В. М. Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале // Л.: Изд-во Главсеверморпути, 1937. 76 с.
- Соколов В. А. Население птиц на Юго-Западном Ямале и его динамика: дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 185 с.
- Соколов В. А. Распространение сибирского конька на Западном Ямале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. С. 192–193.

## Ornithofauna of the Forest-Tundra and Ecotone Effect in the Regions of West Siberia Adjacent to the Urals

V. N. RYZHANOVSKY

*Institute of Plant and Animal Ecology, UrB RAS  
620144, Ekaterinburg, 8 marta str., 202  
E-mail: ryzhanovskiy@ecology.uran.ru*

The applicability of the notion of ecotone to the ornithofauna of forest-tundra near the Ob river is considered. Within the left-bank territory of the Ob, from the flood-plain and the Ob Bay to the Polar Urals and the eastern coast of the Baydarata Bay, from northern taiga to shrubby tundra, nesting of 177 bird species was proved by 2009. Nested avifauna of forest-tundra at the latitude of the Polar circle includes 140 species. For the northern extreme end of the taiga (64–65° n. l.), nesting of 151 species is known; for the shrubby tundra of Middle Yamal (68–69° n. l.), nesting of 73 species was established. The taiga-related species penetrate into the southern forest-tundra through flood-plain forests and the taiga islands of the placore, into the middle and northern forest-tundra only through flood-plain forests gradually losing a part of the listed composition. Enrichment of the fauna of forest-tundra by the birds of tundra occurs at the placore: in the regions of tundras, tundra-like bogs and in depressions of forest-tundra lakes. The abundance of birds in the main biotopes in forest-tundra is somewhat lower than in northern taiga, and higher than in southern tundra. It is created by birds with large ranges. Open woodlands of the placore that distinguish forest-tundra from taiga and tundras for the majority of birds are the tundra, but richer in invertebrates due to the developed shrub stratum. At present, the forest-tundra does not have its own avifauna. It is likely to be forming because the species diversity of nesting birds increases, and the species having the maximum of population density in forest-tundra have appeared. However, at present there is no pronounced cumulative effect of faunas superposition.

**Key words:** forest-tundra, ecotone, birds, abundance.