

ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ОСВОЕНИЯ СЕВЕРА
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ПРИРОДНАЯ СРЕДА ЯМАЛА

ТОМ ТРЕТИЙ

БИОЦЕНОЗЫ ЯМАЛА В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ОСВОЕНИЯ

Ответственный редактор
кандидат биологических наук
С. П. Арефьев

Тюмень
Издательство
Института проблем освоения Севера СО РАН
2000

ББК 26.820.4

П 77

Авторы:

С. П. Арефьев, С. Н. Гашев, В. Б. Степанова,
Р. Г. Фаттахов, Т. А. Шарапова, С. И. Степанов

Природная среда Ямала. Том 3. Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения / С. П. Арефьев, С. Н. Гашев, В. Б. Степанова и др. Тюмень: Изд-во Института проблем освоения Севера СО РАН, 2000. 136 с.

ISBN 5-89181-017-4

Книга написана по материалам исследований, проведенных в 1995–1998 гг. в рамках раздела программы РАО «Газпром» «Разработка природоохранных мероприятий, экологически безвредных технологий и оборудования для освоения газовых и газоконденсатных месторождений полуострова Ямал», руководимого директором ИПОС СО РАН профессором В. Р. Цибульским. Представлены новые данные по биологическому разнообразию наземных и водных экосистем Ямала, по структуре и устойчивости биологических сообществ и влиянию на них факторов современного промышленного освоения полуострова. В плане характеристики природной среды Ямала рассмотрены древесно-кольцевые хронологии тундровых кустарников, методика и результаты микоиндикации состояния экосистем лесного ряда, данные исследований радиационной обстановки.

Книга адресована экологам, краеведам, работникам газодобывающего комплекса и администрации Ямало-Ненецкого автономного округа, а также всем, кто интересуется вопросами состояния природной среды Крайнего Севера.

Environmental nature of Yamal. Volume III. The Yamal biocoenosis in conditions of industrial assimilation / S. P. Arefjev, S. N. Gashev, V. B. Stepanova, R. G. Fattahov, T. A. Sharapova, S. I. Stepanov. Tyumen: Institute of Northern Development Siberian Division RAS, 2000. 136 p.

The book is based on investigations conducted in 1995–1998 in the frames of the joint-stock company «Gazprom» program «Working out environment-friendly measures, ecologically-friendly technologies and equipment for the development of gas and gas-condensate fields of the Yamal peninsula» headed by Director of the Institute of Northern Development professor V. R. Tsibulsky. New data on biological diversity of terrestrial and water ecological systems of Yamal are being published. Structure and stability of biological communities are presented and the influence of factors of present-day industrial assimilation on them are revealed. To characterize the Yamal nature there are considered wood-ring chronology of tundra bushes, methods and results of micoindication of wood ecosystems state and data on radiation condition.

The book is addressed to specialists in ecology, to students of the local lore, history and economy, specialists whose activity is connected with exploration of gas and to Administration of Yamal-Nenets autonomous okrug and to those interested in the problems of the Extreme North nature.

Рецензенты

доктор биологических наук Н. В. Солопов
доктор биологических наук П. П. Попов

Утверждено к печати

Ученым советом Института проблем освоения Севера СО РАН

ISBN 5-89181-017-4

© С. П. Арефьев, С. Н. Гашев,
В. Б. Степанова и др., 2000
© Изд-во ИПОС СО РАН, 2000

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящее издание продолжает серию «Природная среда Ямала», два первых тома которой вышли в свет в 1995 году. Его основу составляют новые и дополненные материалы, собранные в рамках программы «Ямал» РАО «Газпром» в 1995–1998 годах и представленные в отчетах по темам «Биологическое разнообразие водных и наземных животных Ямала. Сравнительный анализ биоразнообразия в зонах освоения и на контроле» (1995), «Исследование влияния факторов промышленного освоения Ямала на биологическое разнообразие в условиях многолетней адаптации экосистем и похолодания климата» (1998). Это главным образом результаты экспедиционных исследований ИПОС СО РАН на территории Бованенковского и Харасавэйского ГКМ (1995), на юго-западе Ямала в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково (1996; 1998) и исследований водоемов юго-востока Ямала (1995; 1998). Используются также некоторые данные экспедиций в смежные с Ямалом регионы и материалы сотрудников СибрыбНИИпроекта по Обской губе.

Центральной темой работы является всестороннее изучение биологического разнообразия п-ова Ямал, базирующееся на требованиях Конвенции ООН о биологическом разнообразии (1992). Она тесно связана с изучением реакций уязвимых субарктических биогеоценозов на промышленное освоение и климатические подвижки, в частности на похолодание последних лет.

В плане инвентаризации биологического разнообразия по итогам проведенных исследований и новейшим источникам существенно дополнен список позвоночных животных полуострова, приводится 221 вид птиц, 53 вида млекопитающих, отмеченных на его территории и акватории. Для рыб, птиц и млекопитающих Ямала приводится 72 вида эндопаразитов, среди которых есть опасные для человека. Для водной фауны Обской губы и дельты Оби, примыкающих к полуострову, определено 130 видов зообентоса и 80 видов зооперифитона (обрастателей), впервые исследованного в этом регионе. Среди них ряд интересных фаунистических находок, реликтовые виды. Биоразнообразие гидробионтов рассмотрено также на ценотическом уровне, приводятся количественные показатели водных сообществ.

Особое место в работе отводится анализу влияния факторов промышленного освоения Ямала на биоразнообразие и устойчивость его биологических сообществ. В ряде случаев этому вопросу посвящены отдельные главы. В частности, впервые приводятся результаты исследования фауны и сообществ позвоночных животных в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково от г. Лабытнанги до головной в 1998 году точки в районе оз. Хэто (269 км). Проведенный на большом количестве материалов анализ показал ряд закономерностей антропогенной трансформации сообществ птиц и млекопитающих и их неоднозначность. Аналогичный анализ проведен для территории Бованенковского и Харасавэйского ГКМ, где исследовано также влияние основных факторов техногенной трансформации почв на таксономический состав и структуру почвенной мезофауны. Рассмотрено влияние нефтяного загрязнения и животноводческих стоков на состав и структуру водных сообществ дельты Оби и Обской губы. Полученные на этот счет объективные данные, очевидно, небыли интересны для широкого круга экологов и за пределами Ямала.

Изучение грибов Ямала продолжено в рамках оригинальной методики микоиндикации состояния экосистем лесного ряда. Дана характеристика индикаторных видов дереворазрушающих грибов юга Ямала, на ее основе проанализировано разнообразие естественных и антропогенных сообществ грибов, показатели структуры и устойчивости вмещающих их экосистем.

Древесно-кольцевые хронологии тундровых кустарников характеризуют климатозависимые базовые параметры экосистем Ямала (продуктивность, устойчивость), определяющие, в частности, и параметры биоразнообразия. Приводятся новые и обновленные хронологии из района Бованенковского ГКМ, озер Ярато, лесотундры Ямала и смежных территорий, иллюстрирующие современные климатогенные изменения и формирование мезоклимата в импактных зонах объектов освоения.

Приведены также результаты исследования радиационной обстановки в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково и на прилегающих территориях.

Книга написана коллективом авторов, авторы конкретных разделов указаны в содержании. Определение таксонов почвенных беспозвоночных к главе 7 любезно выполнено кандидатом биологических наук Андреем Владимировичем Соромотиным.

Авторы глубоко признательны всем оказавшим помощь в проведении работ на Ямале: Николаю Григорьевичу Долгушину — начальнику отдела «Надымгазпрома» по связям с коренным населением, Аркадию Хананьевичу Дацковскому — главному инженеру УКСа по обустройству месторождений п-ова Ямал, Николаю Николаевичу Либенко — начальнику Дирекции по строительству железных дорог на Ямале, Владимиру Валерьевичу Тибайкину — начальнику Ямало-Ненецкой окружной инспекции рыбоохраны и другим неравнодушным людям, без которых написание этой книги было бы невозможным.

Особую признательность хотелось бы выразить руководству ВНИИгаза, главному научному руководителю программы исследований на Ямале Гурами Эрастовичу Одишария за постоянную поддержку даже в это нелегкое для всех время.

Обращаем внимание читателей на погрешность, допущенную в первом томе книги «Природная среда Ямала», вышедшем в 1995 году. Там было указано, что глава IV части второй подготовлена по материалам отчета ИЭРиЖ УрО РАН, выполненного под руководством кандидата биологических наук О. Ф. Садыкова, но не были названы ее авторы. Действительными авторами этой главы следует считать сотрудников ИЭРиЖ доктора биологических наук Владимира Димитриевича Богданова и кандидата биологических наук Николая Сергеевича Корытина.

1. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ ЯМАЛА ПО КУСТАРНИКОВЫМ ХРОНОЛОГИЯМ

1.1. Природно-историческая детерминация биоразнообразия

Биологическое разнообразие регионов, в частности Ямала, формируется в результате взаимодействия длительных исторических и современных факторов. Основу биоразнообразия, его самобытность определяет, как правило, комплекс исторических факторов [Мальшев, 1973]. Их продуктом, в частности, являются наиболее уязвимые реликтовые и эндемичные виды, сохранение которых рассматривается как приоритетная задача Конвенции ООН о биологическом разнообразии (1992) и главный ее методологический критерий [Methodology..., 1996]. Современные факторы отличаются прежде всего значительно меньшей длительностью своего действия, как правило недостаточной для формирования глубоких популяционно-генетических и биогеоценотических коадаптаций. Обычно они вызывают характерные циклические изменения структуры доминирования в ценозах по региону в целом или временные изменения видового состава отдельных локальных ценозов. В последнем случае флюктуации могут достигать критического уровня, сопровождаемого природными катастрофами (пожары, затопления и пр.). Тотальные природные катастрофы регионального уровня случаются редко, но приводят к необратимым изменениям биоразнообразия на региональном, а иногда и на глобальном уровне. Еще реже происходят глобальные катастрофы, знаменующие смену геологических времен.

Обычно критические изменения в биогеоценозах бывают не столь явными, будучи растянуты во времени и селективно затрагивая только отдельные компоненты биоразнообразия. Так, сравнительно небольшие, но регулярно проявлявшиеся в 1980-х годах аномалии погодно-климатических условий на юге Западной Сибири (аридизация) существенно снизили устойчивость бореальных компонентов биоразнообразия и усилили его температурные компоненты [Ситников, 1992; Арефьев, 1997]. Длительное сохранение подобных тенденций приводит к стойкому и, возможно, необратимому изменению биоразнообразия с утратой реликтовых и эндемичных видов, что прогнозируется для ряда регионов России [Коломыц, 1996].

В случае умеренной трансформации биогеоценоза или по ходу его восстановления после природной катастрофы (в прежних или новых условиях) формальные показатели биоразнообразия могут даже увеличиться за счет притока неспецифичных видов (широко распространенных, эксплерентных), что отнюдь не означает восстановления своеобразия [Boll et al., 1994]. Появление реликтовых и эндемичных элементов, определяющих ценность регионального биоразнообразия [Brooks et al., 1992; Methodology..., 1996], всегда требовало исторического времени на фоне сложной биогеографической мозаики. Спонтанные ряды депрессий и следующих за ними автохтонных и аллохтонных восстановлений биоразнообразия до некоторого равновесного состояния, собственно, и составляют суть исторического процесса, определяющего состав флоры и фауны региона [Cornell, Lawton, 1992].

Однако развитие цивилизации вносит все большие принципиальные коррективы в обрисованные выше естественные процессы формирования биоразнообразия. В последние годы им присуща антропогенная специфика, подразумевающая ранее неизвестные стихийные и целенаправленные техногенные факторы, культурную биоту, интродукцию и прочие. Конечно, и ее можно рассматривать в едином ряду по-своему новых этапов исторического процесса, не раз изменявших биоразнообразие в разных направлениях, в том числе и на Ямале [Западная Сибирь, 1963]. Вместе с тем допущение таких изменений с позиций современного субъекта истории было бы крайне не-

осмотнительным. В лучшем случае он рискует не стать свидетелем возрождения утраченного.

Подобно кризисам природным, антропогенные кризисы могут нарастать медленно и селективно влиять на различные элементы биоты. Они могут существенно трансформироваться биосферой или ее отдельными компонентами и приобретать облик обычного природного явления или накладываться на естественные процессы, в той или иной мере модифицируя их. К таким явлениям относится, в частности, современное «глобальное потепление климата». Хотя данные на этот счет противоречивы [Кондратьев, 1992], а проведенные в последние годы дендрохронологические реконструкции климата российской Субарктики [Ваганов и др., 1996] скорее опровергают оное, климатические подвижки современности, вероятнее всего, уже могут иметь двойственную — естественную и антропогенную — природу. На локальном уровне это уже очевидно [Прогноз..., 1988].

Соединение климата и ландшафта на нашей планете рождает биоту. Хотя в настоящее время «роды» уже редко обходятся без полуграмотной антропогенной «повитухи», исследования погодно-климатической детерминанты биоразнообразия принципиально важны, но часто игнорируются региональными экологами.

Первые признаки угрозы существующему биоразнообразию проявляются на эколого-физиологическом и ценотическом уровне. Это, прежде всего, аномальное изменение обилия и статуса видов, в основе которого может быть изменение типологической и стадийной структуры вмещающих биогеоценозов, их продуктивности и состояния средообразователей. Справедливости ради надо сказать, что ретивые экологи склонны видеть антропогенную катастрофу во всем, иногда и в безобидных чисто естественных процессах. Энергично навязываемое ими апокалиптическое мышление, как показывает практика ряда стран, ведет к экзистенциальному кризису общества и социально-психологическим катастрофам (пока локальным). В условиях современной России результатом их деятельности является скорее профанация экологии как науки.

Необходим взвешенный, продуманный подход к проблемам сохранения биологического разнообразия. Исследование динамики основных параметров вмещающих биогеоценозов позволяет оценить наблюдаемые ныне изменения на историческом фоне, принципиально разделить локальные, региональные и глобальные, естественно-климатогенные и антропогенные их составляющие. Весьма показательным в этом плане исследование хронологий годичного прироста деревьев и кустарников — широко распространенных средообразователей, находящихся в основании экологической пирамиды.

1.2. Особенности древесно-кольцевых хронологий кустарников

Параметры годичного прироста древесины используются в реконструкции абиотических условий среды, в датировке различных экологических и исторических событий, при оценке биологической продуктивности и устойчивости экосистем [Ловелиус, 1979; Шиятов 1980; Несветайло, 1990; Methods..., 1990; Арефьев, 1997]. Обращение к кустарникам существенно расширяет сферу приложения дендрохронологических методов, оставляя за ее рамками только пустынные территории в Арктике, высокогорьях и аридных областях. Однако на практике к исследованию годичных колец кустарников прибегают редко. Это связано с их относительно небольшим, обычно, возрастом, трудностями измерения мелких годичных колец, с некоторыми особенностями радиального роста; немалое значение имеет и отсутствие научной традиции.

Ранее не практиковавшиеся исследования годичных колец тундровых кустарников показали возможность расширения области современных древесно-кольцевых хронологий на сотни километров севернее границы распространения деревьев [Природа

Ямала, 1995; Арефьев, 1998]. За прошедшие годы объем исследований был существенно увеличен. Построенные ныне хронологии могут служить базой для дендрохронологического анализа состояния тундр Ямала и ближайшей к нему Субарктики.

В настоящей работе приводятся новые или обновленные дополнительными образцами кустарниковые хронологии по территории Бованенковского ГКМ и району озер Ярато на Ямале, а также из прилегающих к нему пунктов (Полярный Урал, окрестности городов Лабытнанги, Надыма, п. Тазовский). Исследованы следующие виды кустарников: березка карликовая (*Betula nana*); ольха кустарниковая (*Duschekia fruticosa*) (в данной работе не рассматривается); ивы кустарниковые, прежде всего шерстистая (*Salix lanata*), реже сизая (*S. glauca*), южнее лапландская (*S. lapponum*), а также древовидная: пятитычинковая (*S. pentandra*). Хронологии по ивам рассматриваются в рамках одной группы. Из каждой точки использовано от 7 до 39 образцов (спилов) по каждому роду кустарников. Образцы отобраны в основании наиболее крупных стволиков разного возраста. Спилы шлифовали, контрастировали кольца меловой пудрой, затем измеряли, обычно по двум намеченным противоположным радиусам. Наличие выпавших колец, выявленных процедурой перекрестной датировки, подтверждали их поиском по всей зоне спила. Дополнительно для датировки использовали древесно-кольцевые хронологии из Ямальской лесотундры [Ваганов и др., 1996]. Всего обработано 206 образцов (425 радиусов), в том числе березки карликовой — 117 (238), ив — 89 (187 радиусов).

В силу специфической биологии стелющихся кустарников и крайне пессимальных условий произрастания «кривая большого роста» в исследованных кольцевых хронологиях практически отсутствует, что дает возможность использовать для характеристики условий роста натуральные значения ширины колец. Однако отмечается характерное для стелющихся форм полное или почти полное затухание радиального прироста к основанию ствола по достижении им определенного возраста [Methods..., 1990]. Такое затухание обычно начинается в экстремальные по климату годы и может продолжаться неопределенное время, вплоть до естественного отмирания стволика. Иногда, по прошествии нескольких лет или десятилетий, отмечается полное или частичное восстановление радиального прироста, инициируемое в годы с особо благоприятными климатическими условиями. На молодых образцах длительного затухания прироста по всему периметру не наблюдается.

Указанные особенности радиального роста тундровых кустарников, а также неоднородность рядов, возникающая вследствие неодинакового числа образцов, представленных на разных временных отрезках, дают основания для рассмотрения не усредненных, а статистически рассчитанных максимальных показателей прироста ($X_{\max} = \bar{X} + 3 S_{\bar{X}}$; $P = 0,99$) [Лакин, 1990]. Для оценки устойчивости роста кустарников использован коэффициент чувствительности [Douglass, 1936], показывающий нарушение нормальной гомеостатической связи прироста с величиной прироста предыдущего года, вызываемое неблагоприятными внешними условиями. Коэффициент чувствительности по сути аналогичен использовавшемуся нами ранее индексу стресса [Природная среда Ямала, 1995; Арефьев, 1997, 1998], но изменяется в пределах от 0 до 2. При $K \rightarrow 0$ внешние факторы не нарушают нормальных ростовых процессов (растение устойчиво). При $K \rightarrow 2$ ростовые процессы нарушаются вплоть до полного прекращения прироста, что может повлечь за собой гибель кустарника (растение неустойчиво). Этот показатель также рассчитан из значений максимального прироста, что исключает влияние специфических ростовых явлений у стелющихся кустарниковых форм. Об устойчивости роста кустарников можно судить и по изменчивости радиального прироста на различных образцах на данном временном промежутке. На хронограммах она характеризуется относительным расхождением кривых среднего и максимального прироста.

Дополнительная обработка кольцевых хронологий, имеющая целью отделение климатических составляющих прироста, не проводилась. Вместе с тем не ставилась и задача фиксации «шумов», иногда дающая хорошие результаты при экологической интерпретации прироста [Полюшкин, 1986]. На наш взгляд, натуральные кустарниковые хронологии, сохраняющие комплекс климатических, физиологических и экологических составляющих, полнее характеризуют состояние биоты и ландшафта, их реакции на внешние воздействия и экологические последствия различных климатических событий.

Отличия в приросте разных видов кустарников могут быть истолкованы исходя из их биологии. Березка карликовая — стелющийся ксероморфный вид, характерный для дренированных, но не проточных местообитаний верхней части склонов, с бедными торфянистыми почвами и относительно маломощным снежным покровом зимой. Ивы — гигроморфные кустарники, полустелющиеся или прямостоячие, характерные для проточных местообитаний по ложбинам, в нижней части склонов или в долинах рек, с относительно плодородными богатыми органикой почвами, с мощными снежными наносами в зимнее время. Ольха кустарниковая занимает промежуточное положение, ее появление свидетельствует об оптимизации условий и сопутствующей ей дифференциации экологических ниш. Соответственно березка и ивы могут рассматриваться как соотносительные индикаторы тенденций аридизации или гумидизации местообитания, водораздельного или долинного природного комплекса.

1.3. Анализ кустарниковых хронологий по показателям продуктивности и устойчивости

Пригодность кустарников для дендрохронологического анализа во многом определяется продолжительностью их жизни. Для тундровых кустарников, особенно для березки карликовой, характерно произрастание в виде куртин, почкующихся от общего основателя. По мере роста стелющиеся стволы пускают придаточные корни и дают начало новым побегам, при этом стареющие части постепенно отмирают и разлагаются. В результате непосредственная связь между отдельными стволами старых куртин может утрачиваться. Таким образом, по кольцам устанавливается возраст отдельных растущих побегов, а возраст всей куртины может быть существенно большим, чем возраст наиболее старого из них, и, судя по всему, исчисляться многими поколениями.

Максимальный возраст отдельного стволика березки зарегистрирован нами близ северного предела распространения вида на территории Бованенковского ГКМ и составил 123 года (1872–1995 гг.) (табл. 1.1; рис. 1.1, 1.2). На юге Ямала, в лесотундровой зоне близ г. Лабытнанги, зарегистрирован несколько меньший возраст березки — 114 лет (1882–1996 гг.). В обоих случаях образцы отличались низким радиальным приростом. Наименьший абсолютный возраст отмечен для физиологически старых образцов из района озер Ярато — 48 лет (1945–1993 гг.), прирост которых в первые десятилетия жизни был аномально высок.

Возраст ивы по сравнению с березкой обычно существенно меньше (за исключением образцов из района озер Ярато). Наибольший показатель зарегистрирован также близ крайнего северного предела распространения в районе Бованенково — 87 лет (1908–1995 гг.). На верхнем пределе распространения кустарников в горах Полярного Урала он также сравнительно высок — до 76 лет (1920–1996 гг.). В южной части Ямала возраст кустарниковых ив, очевидно, не превышает 60 лет. В окрестностях г. Надыма он достигает только 35 лет (1960–1995 гг.) при той же толщине ствола, как в тундрах. Таким образом, в оптимальных местообитаниях, характерных для ив, широтно-зональные закономерности возраста кустарников проявляются наиболее отчет-

ливо. Для древовидной ивы пятитычинковой на крайнем северном пределе распространения в заполярных лесах долины Оби отмечен возраст до 95 лет, то есть существенно больший, чем в более южных районах (до 40 лет на юге Западной Сибири).

Т а б л и ц а 1.1

Основные характеристики кустарниковых хронологий Ямала

Пункт исследования	Характеристика рядов			Макс. прирост, мм			Коэффициент чувствительности		
	Число образцов/радиусов	Год отбора	Макс. возраст	1961–1991 гг.	Весь период роста		1961–1991 гг.	Весь период роста	
				Сред.	Сред.	Абс. макс.	Сред.	Сред.	Абс. макс.
Березка карликовая									
Бованенково	39/68	1995	123	0,43	0,36	0,77	0,35	0,34	1,33
Ярато	10/36	1993	48	0,63	0,71	1,49	0,26	0,25	0,84
Тазовский	12/24	1994	86	0,85	0,62	1,32	0,22	0,25	0,86
Надым	23/46	1995	76	0,84	0,77	1,51	0,17	0,22	0,84
Лабытнанги	21/40	1996	114	0,53	0,50	0,90	0,21	0,25	0,73
Полярн. Урал	12/24	1996	84	0,87	0,71	1,66	0,33	0,32	1,22
Ивы									
Бованенково	32/64	1995	87	0,84	0,78	1,39	0,32	0,36	1,47
Ярато	7/26	1993	50	0,70	0,73	1,21	0,27	0,30	0,85
Тазовский	14/28	1994	58	0,99	0,96	1,65	0,24	0,24	0,52
Надым	16/31	1995	35	1,95	1,94	2,82	0,20	0,22	0,85
Лабытнанги	8/14	1992	95	2,15	1,44	3,32	0,19	0,24	1,29
Полярн. Урал	12/24	1996	76	0,85	0,79	1,32	0,29	0,32	1,23

Несмотря на меньший возраст, кустарниковые ивы достигают значительно больших размеров по высоте и диаметру ствола, чем березка [Природная среда Ямала, 1995]. Радиальный прирост березки не превышает 1,66 мм, у кустарниковых ив в районе г. Надыма он достигает 2,82 мм (см. табл. 1.1; рис. 1.1, 1.2). На северном пределе распространения в районе Бованенковского ГКМ радиальный прирост ивы примерно в 2 раза больше, чем березки.

В целом у кустарников отмечается уменьшение радиального прироста в направлении с юга на север Ямала, а также в горных тундрах Полярного Урала. Так, у березки абсолютный максимум прироста уменьшается с 1,66 до 0,77 мм. В Финляндии он составляет 2–3 мм, в Германии достигает 8 мм [Schultze-Dewitz, 1992]. Однако существуют отклонения от этой общей тенденции, очевидно обусловленные локальными почвенными и субклиматическими условиями Ямала. Так, за период 1961–1991 гг. среднемаксимальный прирост образцов березки из района г. Лабытнанги (0,53 мм) намного ниже, чем в других пунктах юга Ямала (0,84–0,87 мм) и ближе к показателю по Бованенково (0,43 мм). Сравнительно высокий максимальный прирост березки на Полярном Урале объясняется наличием образцов из низкогорной его части. Среднемаксимальный прирост ивы в районе Бованенково (0,84 мм) выше такового у озер Ярато (0,70 мм), вероятно, из-за небольшого объема материалов по последнему пункту.

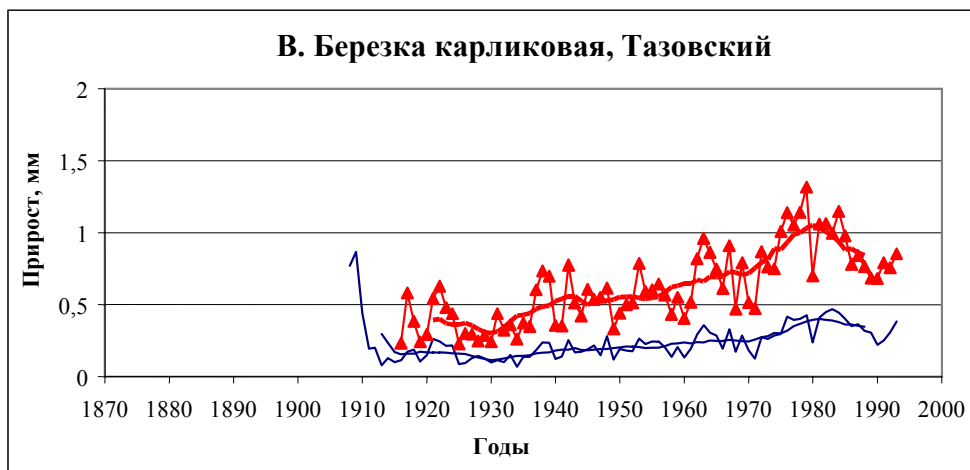
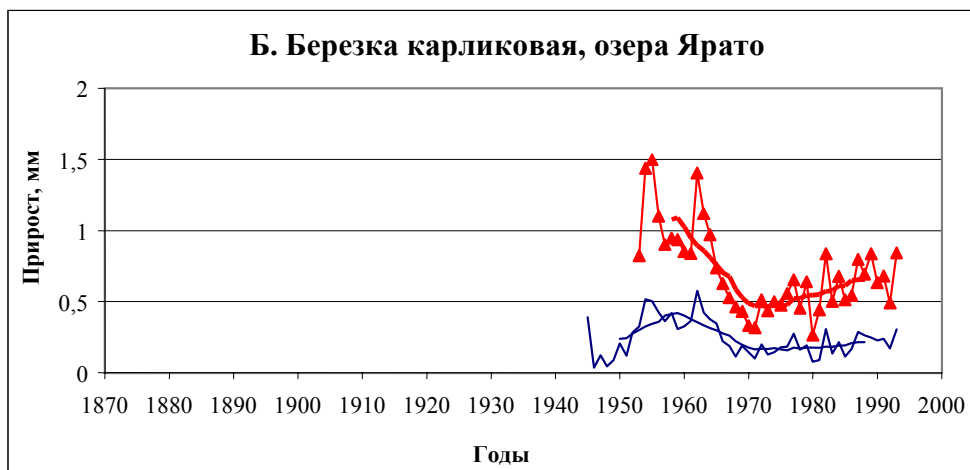
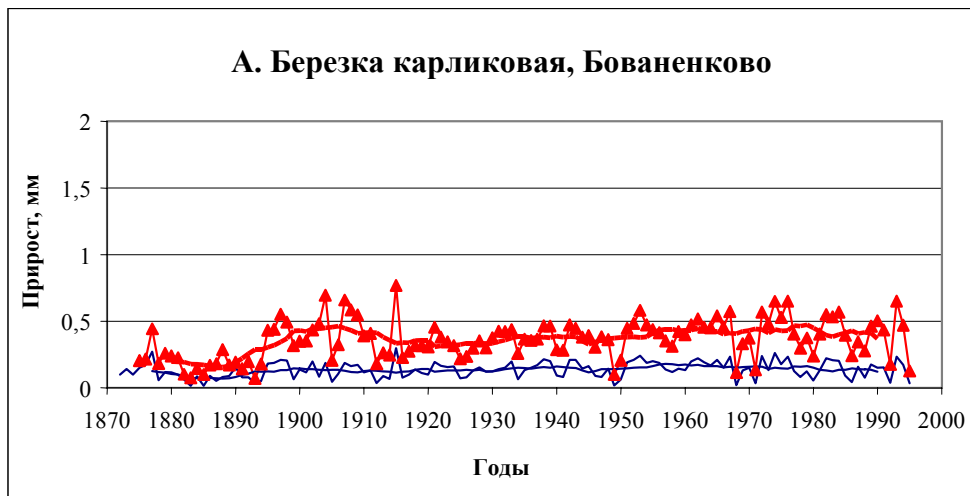
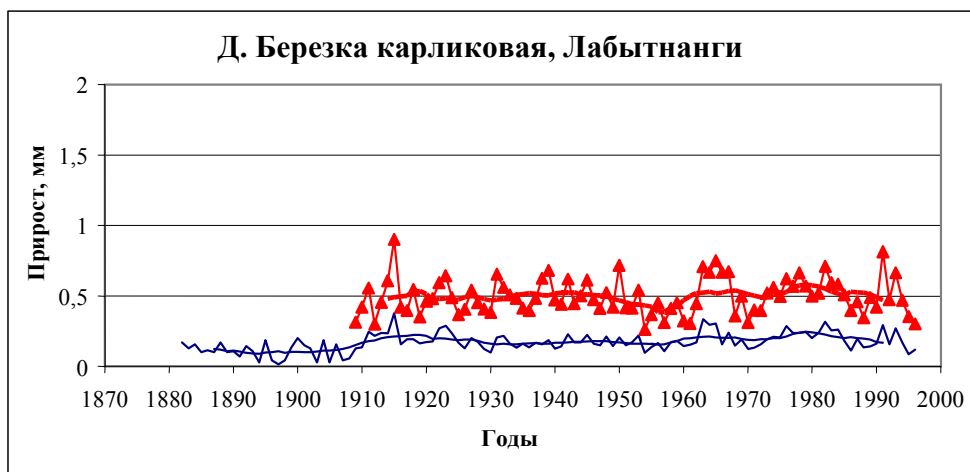
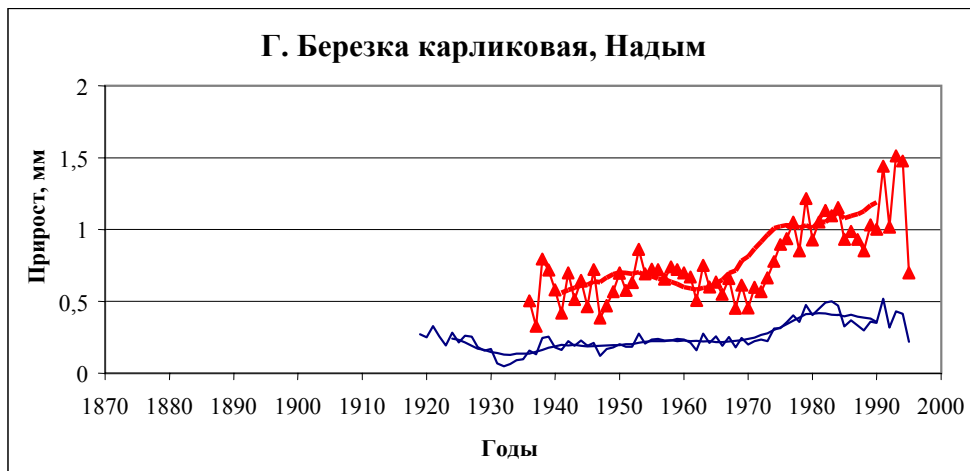


Рис. 1.1. Средний и максимальный радиальный прирост березки карликовой.



Окончание рис. 1.1.

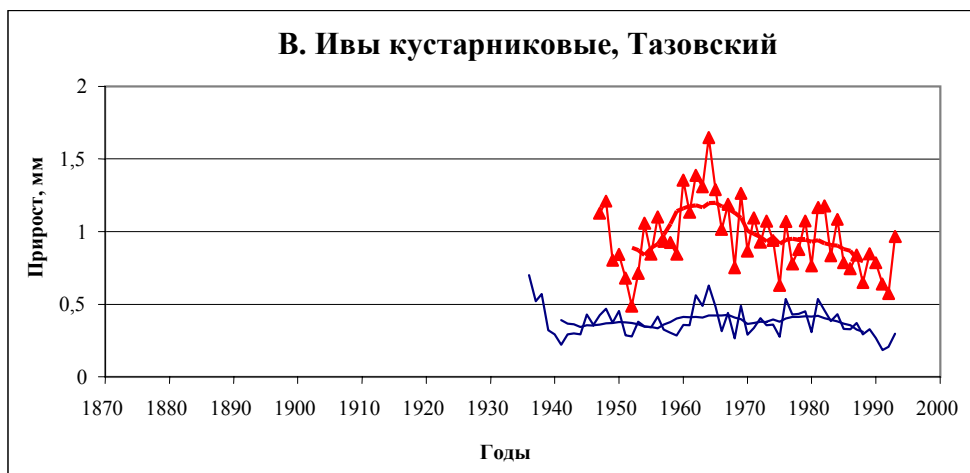
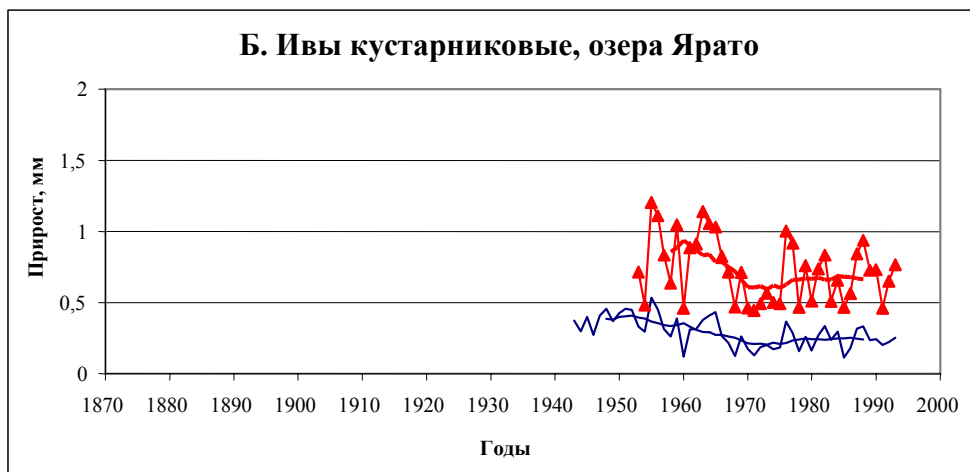
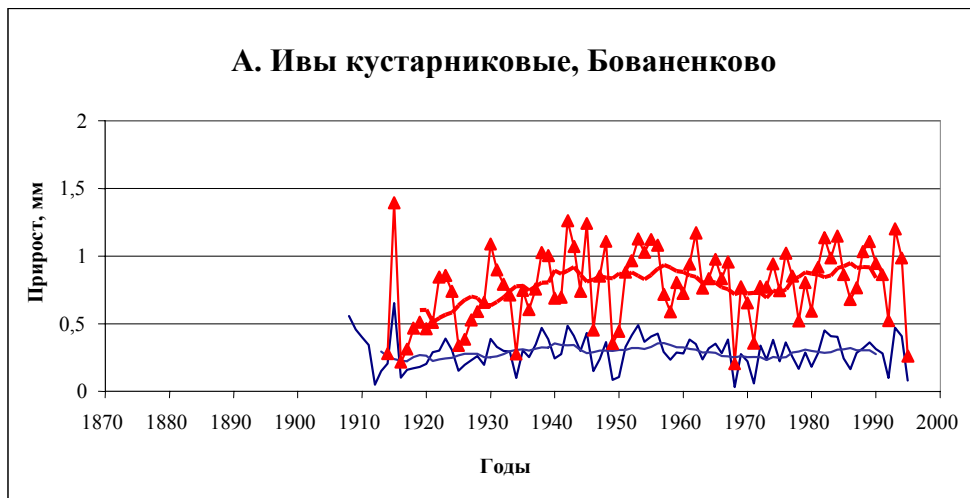
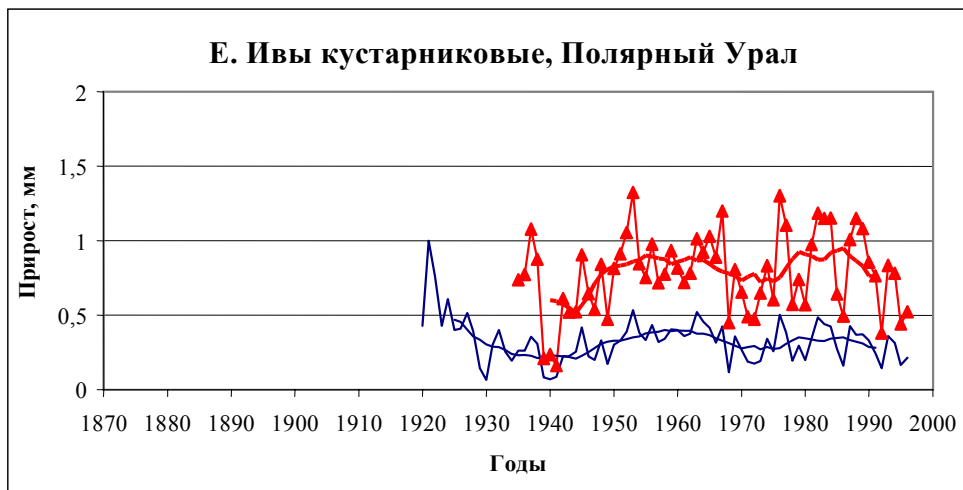
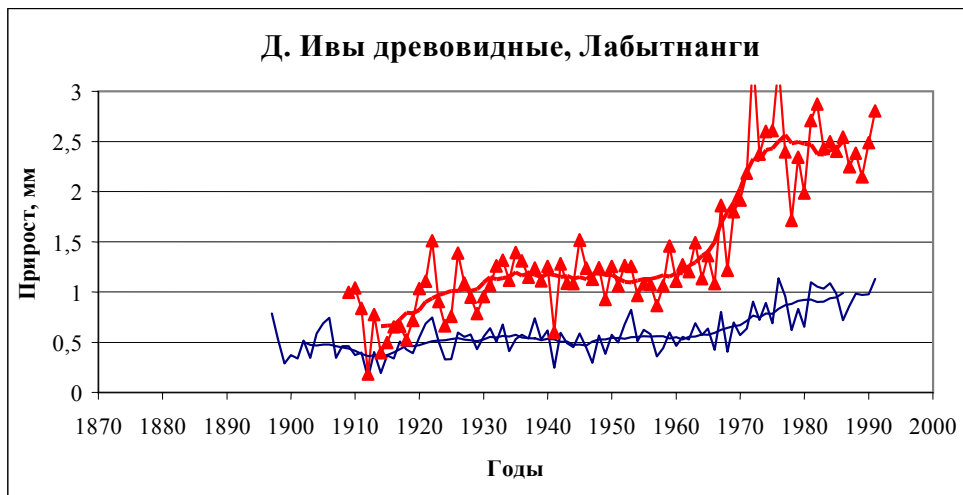
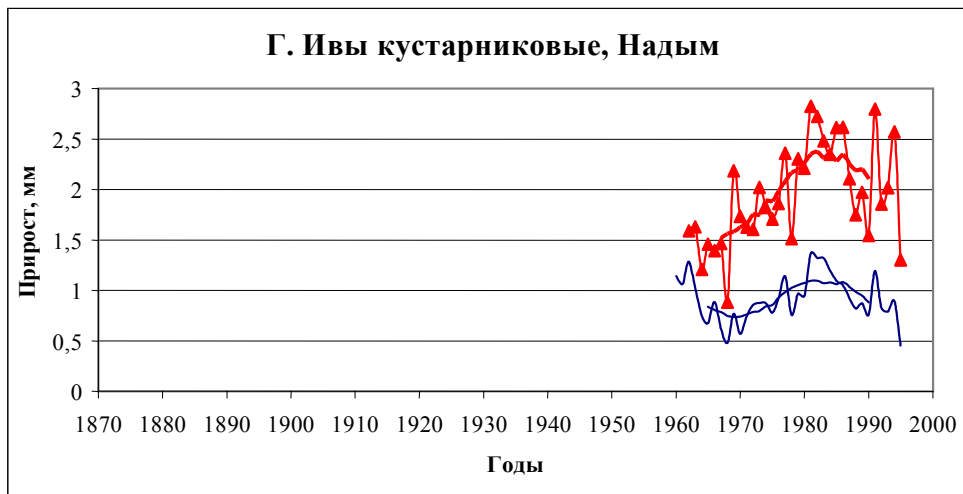


Рис. 1.2. Средний и максимальный радиальный прирост кустарниковых ив.



Окончание рис. 1.2.

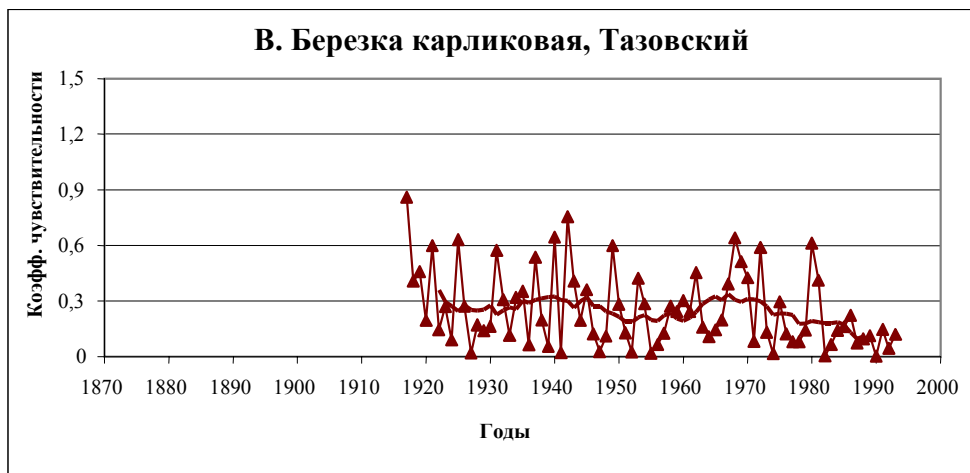
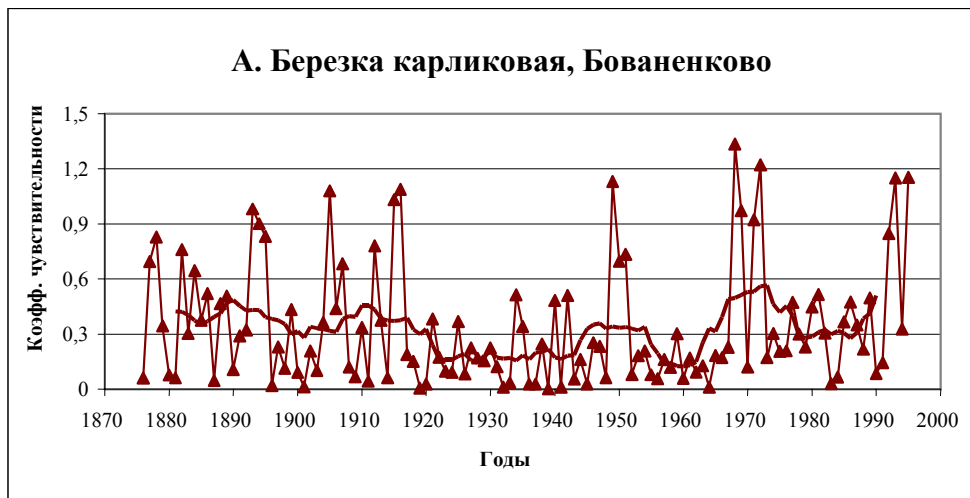
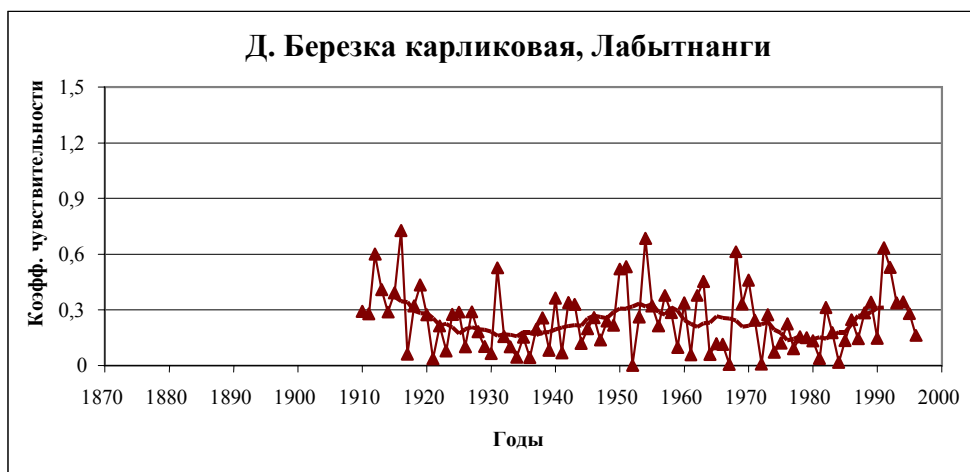


Рис. 1.3. Устойчивость радиального роста березки карликовой.



Окончание рис. 1.3.



Рис. 1.4. Устойчивость радиального прироста кустарниковых ив.



Окончание рис. 1.4.

Более определенную картину изменения условий произрастания кустарников на Ямале демонстрируют показатели устойчивости радиального роста (табл. 1.1; рис. 1.3, 1.4). Коэффициент чувствительности обратно пропорционален устойчивости и имеет примерно одинаковый уровень для березки и ивы. На северном пределе распространения кустарников в районе Бованенково его среднемаксимальная величина за период 1961–1991 гг. достигает наибольших значений — для березки 0,35. К югу она закономерно уменьшается: до 0,26 — у Ярато, 0,22 — в Тазовском, 0,17 — в Надыме; в горных тундрах Полярного Урала она вновь возрастает до 0,33, что близко к уровню северного предела распространения кустарников. Абсолютные максимумы чувствительности также наиболее высоки на севере и в горах, они уменьшаются до зоны кустарниковых тундр, но в лесотундре дальнейшего уменьшения обычно не происходит, а у ив они даже увеличиваются. Последнее обстоятельство, очевидно, связано с еще редкими, но уже проявляющимися в лесотундре биотическими, а также антропогенными факторами стресса, такими как дефолиация ив листоедом *Goniostena pallidus* L. на южном Ямале в 1989–1990 годах [Богачева, 1994].

В целом и прирост, и устойчивость кустарников с продвижением на север Ямала и в горы Полярного Урала на участке Надым — Бованенково закономерно снижаются приблизительно в 2 раза. Для ив отмечается заметно большее снижение прироста и меньшее — устойчивости, для березки эти показатели уменьшаются почти в одинаковой пропорции. Очевидно, это свидетельствует о большей приспособленности ив к экстремальным природно-климатическим условиям Крайнего Севера, а также о большей устойчивости их интразональной экологической ниши.

Временная динамика показателей прироста (продуктивности) и устойчивости одного вида кустарников в различных пунктах достаточно разнообразна (см. рис. 1.1, 1.2). Гораздо большее и весьма близкое сходство обнаруживается между разными видами кустарников в пределах одного пункта, что отмечалось нами ранее [Природная среда Ямала, 1995]. Это свидетельствует о существенном влиянии конкретных локальных условий на развитие тундровой растительности и экосистем Ямала в целом. Вместе с тем направление кривых роста кустарников по всем пунктам, как правило, одинаковое, отличается только величина реакции, что показывает существенную климатическую детерминацию роста, сходную для всей исследованной территории.

По самым продолжительным хронологиям хорошо прослеживается сильная депрессия роста кустарников в конце прошлого века. Крупнейшие аномалии роста, особенно в северных пунктах, имели место в 1912 (отрицательная) и в 1915 (положительная) годах; хронологически они связаны с крупнейшим мором оленей на Ямале. Почти повсеместно отмечаются депрессии роста на рубеже 1930–1940-х, в конце 1940-х и 1950-х годов, особенно сильная депрессия на рубеже 1960–1970-х годов, депрессии рубежа 1970–1980-х и начала 1990-х годов. На севере Ямала, в районе Бованенковского ГКМ (см. рис. 1.1-А, 1.2-А), особенно сильные аномалии прироста, сопровождавшиеся всплесками его неустойчивости, имели место в 1949–1951, 1968–1972 годах и с 1992 года. Все они были связаны с поздно наступившим и холодным летним сезоном. Последняя депрессия прослеживалась уже на образцах, взятых в 1992 году [Природная среда Ямала, 1995], данный тогда прогноз на ее большую продолжительность и сильное влияние на состояние кустарников ныне оправдывается. Вероятно, аналогичная депрессия имела место только в конце прошлого века. По показателям устойчивости кустарников современная депрессия достигает критического для столетия уровня, но до 1995 года не превысила его.

Пики прироста кустарников приходятся на годы с благоприятными условиями вегетации и по продолжительности примерно соответствуют депрессиям. В ряде случаев наблюдается стойкое повышение прироста, не отмечаемое на других хронологиях. Очевидно, что это связано с локальными почвенно-гидрологическими или субклиматическими условиями. Так, пик прироста кустарников с побережья озер Ярато

(см. рис. 1.1-Б, 1.2-Б) в 1950–1960-х годах хотя и накладывается на аналогичные увеличения прироста в других пунктах, по величине значительно превосходит их. Ранее мы связывали это только с изменением гидрологического режима и льдистости озер. Однако, вероятнее всего, высокий прирост кустарников наблюдался вскоре после их поселения на новообразованном смещающемся озером участке побережья, глубоко протаивающем и богатым биогенными веществами. В дальнейшем, по мере образования термоизолирующего растительного покрова и развития мерзлотных процессов, прирост уменьшился до характерного для этой зоны уровня. Существенное усиление роста древовидных ив в заполярных лесах долины Оби, начавшееся после повсеместно аномального на Ямале 1968 года, возможно, обусловлено гибелью других, менее устойчивых элементов древостоя, т. е. ценотическими причинами.

Обращает на себя внимание увеличение прироста кустарников в импактных зонах приямальских городов и поселков (табл. 1.2; рис. 1.1-В, Г; 1.2-В, Г). Так, с начала 1970-х годов на более высокий уровень вышел прирост березки карликовой в окрестностях г. Надыма. По срокам это совпадает с основанием и бурным ростом города. Очевидно, что в его импактной зоне сложился особый, более теплый и сухой мезоклимат; вероятно также обогащение пригородного торфяника биогенными элементами, заносимыми с городской и дорожной пылью. Усиление роста березки карликовой отмечается и в окрестностях райцентра Тазовский. Оно также приурочено ко времени основания поселка в 1930-х годах и прогрессирует по мере расширения и развития поселка. Увеличению прироста обычно сопутствует увеличение устойчивости кустарников, хотя и не такое значительное, видимо из-за нарастания биотических и антропогенных факторов стресса. Очевидно, что хронологии по данным населенным пунктам могут служить моделью формирования импактного мезоклимата и при освоении более северных территорий Ямала.

Т а б л и ц а 1.2

Линейные тренды (b) изменения роста и устойчивости кустарников Ямала

Период и объект исследования		Бованенково	Ярато	Тазовский	Надым	Лабытнанги	Полярн. Урал
Тренд изменения прироста, мм/100 лет							
1961–1991 гг.	Березка	0,15	-1,29	0,86	1,10	0,04	0,77
	Ива	0,31	-0,56	-0,42	2,47	2,38	0,24
Весь период	Березка	-0,15	-0,60	0,63	2,18	-0,02	1,19
	Ива	0,45	-0,72	-1,77	3,64	4,41	0,42
Тренд изменения чувствительности, К/100 лет							
1961–1991 гг.	Березка	0,02	0,44	-0,27	-0,35	-0,05	0,00
	Ива	-0,10	-0,29	0,02	0,27	2,43	-0,06
Весь период	Березка	-0,30	0,39	-0,77	-0,35	0,08	0,07
	Ива	-0,83	0,22	-0,13	-0,05	-0,56	0,05

Прослеживается тенденция к увеличению прироста березки карликовой по сравнению с приростом кустарниковых ив в дренированных местообитаниях на юге Ямала (Тазовский, Полярный Урал) (см. табл. 1.2; рис. 1.1-В, Е; 1.2-В, Е). Исходя из особенностей биологии кустарников, это может свидетельствовать о некоторой аридизации, точнее, континентализации климата. На Полярном Урале с его каменистыми почвами разница в тенденциях прироста березки и ив видна весьма отчетливо. Нарастание аридизации климата к югу Западной Сибири в текущем столетии весьма закономерно [Арефьев, 1997], и симптоматично, что его косвенные признаки отмечены у кустарников во влагоизбыточной в целом ее тундровой зоне.

Таким образом, судя по кустарниковым хронологиям, климатические условия формирования биоразнообразия на севере Ямала в районе Бованенковского и Харасановского

вэйского ГКМ в целом пока типичны для текущего столетия. Наступившее в 1990-х годах похолодание климата (а также «замораживание» работ по освоению ГКМ) может в определенной мере стабилизировать показатели биоразнообразия, ослабив позиции неадаптированных к условиям Ямала видов, проникших в относительно теплый предшествовавший период, совпавший с освоением. Это может положительно сказаться на местных, определяющих своеобразие Ямала видах, поскольку ослабит биотический пресс (конкуренты, паразиты и пр.), а также стабилизирует их исторически сложившиеся криогенные биотопы.

В южных частях Ямала при сравнении кустарниковых хронологий отмечаются признаки континентализации климата. Это сближает условия Ямала с условиями более восточных областей Субарктики, что может повлечь за собой активизацию восточносибирских элементов биоразнообразия. В пунктах многолетнего освоения Ямальского региона и их импактных зонах отмечается формирование более теплого и сухого мезоклимата, что благоприятствует внедрению широко распространенных, эксплерентных и антропофильных элементов биоразнообразия.

2. ФАУНА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЯМАЛА

Фауна наземных позвоночных п-ова Ямал исследуется с XVIII века (В. Селифонтов — 1736–1737 гг., В. Зуев — 1771–1772 гг.), но наибольший объем фаунистических работ пришелся на конец XIX — начало XX столетия (А. Брем — 1876–1879 гг.; Б. Житков — 1908 г.; В. Бианки — 1909 г.) и на вторую половину последнего [Кучерук, 1940; Тюлин, 1938, 1940; Дунаева и др., 1948; Рахманин, 1959; Млекопитающие Ямала..., 1971; Численность и распределение..., 1981; и др.]. Были выпущены как монографии, посвященные отдельным группам наземных позвоночных Ямала [Данилов и др., 1984], так и коллективные монографии, рассматривающие растительность и животный мир п-ова Ямал в целом в связи с началом интенсивного освоения газоконденсатных месторождений [Природа Тюменского Севера, 1991; Природа Ямала, 1995; Природная среда Ямала, 1995; и др.]. Однако за годы, прошедшие после их выхода, авторами настоящей книги и другими исследователями собраны новые материалы, нашедшие отражение в целом ряде публикаций [Материалы к распространению..., 1995, 1997, 1998; Современное состояние..., 1995; Гашев, 1998; Материалы по истории..., 1997; и др.]. Это позволяет дополнить картину распространения амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих на п-ове Ямал и прилегающих территориях Тюменского Севера. При этом мы считаем нужным включить в рассмотрение также фаунистические находки в соответствующих природных зонах Гыданского п-ова и на западном побережье Байдарацкой губы. Они дают основания предположить возможность заходов или залетов этих видов на Ямал и в целом, учитывая увеличение циркулярных закономерностей при продвижении на север Западной Сибири, дают достаточно репрезентативное представление о фауне региона. Добавим, что увеличение списка видов наземных позвоночных или изменение картины распространения ряда видов может быть связано не только с дальнейшим углублением фаунистических исследований, но и, возможно, с какими-то вполне определенными процессами. Они могут быть как естественными (например, распространение красной полевки в северном направлении), так и вызванными антропогенными факторами (акклиматизация овцебыка на Южном Ямале, распространение в северном направлении домового воробья, красно-серой полевки вслед за освоением полуострова и др.), действующими на Ямале в последнее десятилетие.

2.1. Герпетофауна

Герпетофауна Ямала (табл. 2.1) представлена двумя видами амфибий и одним видом рептилий, которые не заходят в своем распространении на Север далее подзоны южных тундр [Гашев, 1998a]. Самые северные находки из всех представителей

Т а б л и ц а 2.1

Герпетофауна п-ова Ямал

Название вида	Южная тундра	Лесотундра
Класс Амфибии (Amphibia)		
Отряд Хвостатые (Caudata)		
Углозуб сибирский (<i>Hynobius keyserlingi</i> Dyb., 1870)	+	+
Отряд Бесхвостые (Anura)		
Лягушка остромордая (<i>Rana arvalis</i> Nilsson, 1842)	+	++
Класс Рептилии (Reptilia)		
Отряд Чешуйчатые (Squamata)		
Ящерица живородящая (<i>Lacerta vivipara</i> Jacq., 1787)	+	++

герпетофауны известны для сибирского углозуба (северная граница ареала проходит от юга Байдарацкой губы к Мысу Каменному). Северная граница распространения рептилий лишь незначительно выходит к северу за пределы лесотундры.

2.2. Орнитофауна

Орнитофауна исследуемого региона насчитывает 221 вид птиц (табл. 2.2), относящихся к 15 отрядам, в том числе 155 видов гнездящихся или оседлых хотя бы в одной из природных подзон. В то же время 64 вида являются исключительно залетными или их пребывание на описываемой территории вообще находится под вопросом (сизый голубь, грезовик и др.). В отдельных же случаях сообщения о встрече вида мы считаем просто ошибочными (например, сообщение В. И. Азарова [1996] со ссылкой на К. И. Копеина и В. Г. Оленева [1959] о встречах в районе Байдарацкой губы топорков), но вынуждены включить его в фаунистический список, так как эти данные являются опубликованными.

Число видов птиц закономерно увеличивается от акватории Карского моря к зоне лесотундры (рис. 2.1).

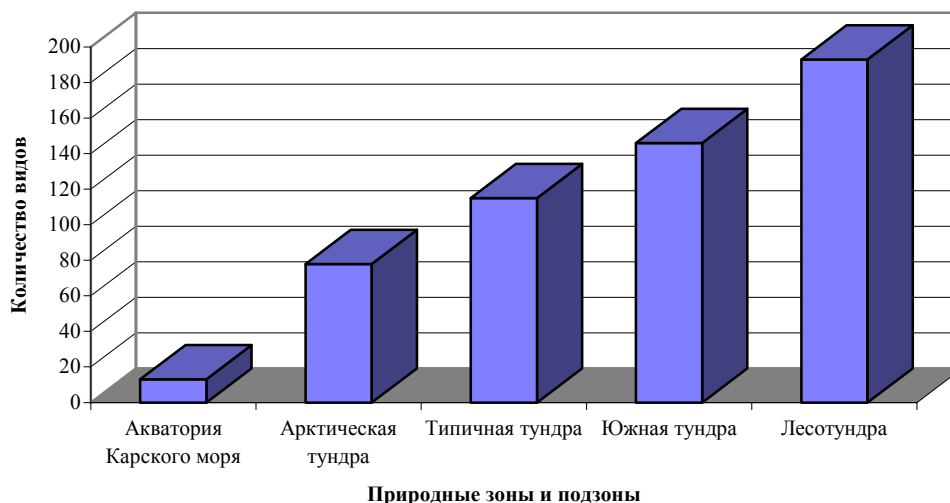


Рис. 2.1. Распределение видов птиц по природным зонам и подзонам п-ова Ямал.

37,6 % всех видов птиц региона относится к отряду Воробьинообразных, 25,3 % — к отряду Ржанкообразных и 15,8 % — к отряду Гусеобразных, на все остальные отряды приходится лишь 21,3 %.

Лицо тундровых орнитоценозов определяют настоящие субарктические виды, которые находят здесь оптимальные условия существования [Мониторинг биоты..., 1997]: краснозобая гагара, малый лебедь, белолобый гусь, морская чернеть, морянка, зимняк, белая куропатка, ржанки, тулес, зук-галстучник, кулик-воробей и белохвостый песочник, чернозобик, круглоносый плавунчик, поморники, полярная крачка, белая сова, рогатый жаворонок, краснозобый конек, чечетка, лапландский подорожник, пуночка. В лесотундровых биоценозах обычны и многочисленны чирок-виستунок, турпан, фифи, обыкновенный бекас, гаршнеп, овсянки — камышевая, полярная и крошка, варакушка, весничка, камышевка-барсучок, желтоголовая трясогузка, луговой конек [Там же].

Видовой состав и распространение птиц полуостровов Ямал и Гыданский

Вид птицы	Арктическая акватория	Арктическая тундра	Типичная тундра	Южная тундра	Лесотундра
1. Краснозобая гагара (<i>Gavia stellata</i> Pantop., 1763)	–	г	г	г	г
2. Чернозобая гагара (<i>Gavia stellata</i> Pantop., 1763)	–	г	г	г	г
3. Белоклювая гагара (<i>Gavia adamsi</i> Gray, 1859)	–	г?	г?	г?	г?
4. Красношейная поганка (<i>Podiceps auritus</i> L., 1758)	–	–	–	–	г
5. Серошекая поганка (<i>Podiceps grisegena</i> Boddaert, 1783)	–	–	–	–	з
6. Большая поганка (<i>Podiceps cristatus</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
7. Глупыш (<i>Fulmarus glaciaeus</i> L., 1761)	з	–	–	–	–
8. Северная олуша (<i>Sula bassana</i> L., 1758)	з?	–	–	–	–
9. Серая цапля (<i>Ardea cinerea</i> L., 1758)	–	–	–	з	г?
10. Белошекая казарка (<i>Branta leucopsis</i> Bechs., 1803)	–	г?	з?	–	з
11. Черная казарка (<i>Branta bernicla</i> L., 1758)	–	г	г	п?	п
12. Канадская казарка (<i>Branta canadensis</i> L.)	–	з?	–	–	–
13. Краснозобая казарка (<i>Rufibrenta ruficollis</i> Pall., 1769)	–	з?	г	г	г
14. Серый гусь (<i>Anser anser</i> L., 1758)	–	–	з	з	з
15. Белолобый гусь (<i>Anser albifrons</i> Scopoli, 1769)	–	г	г	г	г
16. Пискулька (<i>Anser erythropus</i> L., 1758)	–	з	г	г	г
17. Гуменник (<i>Anser fabalis</i> Latham, 1787)	–	г	г	г	г
18. Белый гусь (<i>Chen hyperboreus</i> Pallas, 1769)	–	–	–	(г)з	(г)з
19. Лебедь-шипун (<i>Cygnus olor</i> Gmelin, 1789)	–	–	–	з	–
20. Лебедь-кликун (<i>Cygnus cygnus</i> L., 1758)	–	–	з	г	г
21. Малый лебедь (<i>Cygnus bewickii</i> Yarrell, 1830)	–	з	г	г	г
22. Пеганка (<i>Tadorna tadorna</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
23. Кряква (<i>Anas platyrhynchos</i> L., 1758)	–	–	–	з	з
24. Чирок-свистунок (<i>Anas crecca</i> L., 1758)	–	з	г	г	г
25. Клоктун (<i>Anas formosa</i> Georgi, 1775)	–	–	г?	г?	з
26. Серая утка (<i>Anas strepera</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
27. Свизь (<i>Anas penelope</i> L., 1758)	–	з?	з	г	г
28. Шилохвость (<i>Anas acuta</i> L., 1758)	–	з	г	г	г
29. Чирок-трескунок (<i>Anas querquedula</i> L., 1758)	–	–	з	з	г
30. Широконоска (<i>Anas clypeata</i> L., 1758)	–	–	з	–	г
31. Красноголовая чернеть (<i>Aythya ferina</i> L., 1758)	–	–	–	–	г
32. Хохлатая чернеть (<i>Aythya fuligula</i> L., 1758)	–	–	г	з	г

Вид птицы	Арктическая акватория	Арктическая тундра	Типичная тундра	Южная тундра	Лесотундра
33. Морская чернеть (<i>Aythya marila</i> L., 1761)	–	г	г	г	г
34. Морянка (<i>Clangula hyemalis</i> L., 1758)	–	г	г	г	г
35. Обыкновенный гоголь (<i>Bucephala clangula</i> L., 1758)	–	–	з	з	г
36. Обыкновенная гага (<i>Somateria mollissima</i> L., 1758)	–	г?	з	з	–
37. Гага-гребенушка (<i>Somateria spectabilis</i> L., 1758)	–	г	г	г	–
38. Сибирская гага (<i>Polysticta stelleri</i> Pallas, 1769)	–	г	г	–	–
39. Очковая гага (<i>Somateria fischeri</i>)	з	–	–	–	–
40. Синьга (<i>Melanitta nigra</i> L., 1758)	–	з	з	г	г
41. Обыкновенный турпан (<i>Melanitta fusca</i> L., 1758)	–	п	з	г	г
42. Луток (<i>Mergus albellus</i> L., 1758)	–	–	з	з	г
43. Длинноносый крохаль (<i>Mergus serrator</i> L., 1758)	–	–	г	г	г
44. Большой крохаль (<i>Mergus merganser</i> L., 1758)	–	–	з	г	г
45. Скопа (<i>Pandion haliaetus</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
46. Черный коршун (<i>Milvus migrans</i> Boddaert, 1783)	–	–	–	–	з
47. Полевой лунь (<i>Circus cyaneus</i> L., 1766)	–	–	г	г	г
48. Тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i> L., 1758)	–	–	з?	з	о
49. Перепелятник (<i>Accipiter nisus</i> L., 1758)	–	–	–	з	г
50. Зимняк (<i>Buteo lagopus</i> Pontoppidan, 1763)	–	г	г	г	г
51. Беркут (<i>Aquila chrysaetos</i> L., 1758)	–	–	з	г	г
52. Орлан-белохвост (<i>Haliaeetus albicilla</i> L., 1758)	–	з	з	г	г
53. Кречет (<i>Falco rusticolus</i> L., 1758)	–	–	з	о	о
54. Сапсан (<i>Falco peregrinus</i> Tunstall, 1771)	–	г	о?	о	о
55. Чеглок (<i>Falco subbuteo</i> L., 1758)	–	–	з	–	г
56. Дербник (<i>Falco columbarius</i> L., 1758)	–	–	з	г?	г
57. Обыкновенная пустельга (<i>Falco tinnunculus</i> L., 1758)	–	–	–	г	г
58. Белая куропатка (<i>Lagopus lagopus</i> L., 1758)	–	–	г	г	ок
59. Тундряная куропатка (<i>Lagopus mutus</i> Montin, 1776)	–	о	о	о	к
60. Тетерев (<i>Lyrurus tetrix</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
61. Глухарь (<i>Tetrao urogallus</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
62. Рябчик (<i>Tetrastes bonasia</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
63. Стерх (<i>Grus leucogeranus</i> Pallas, 1773)	–	–	з	г	з
64. Серый журавль (<i>Grus grus</i> L., 1758)	–	–	–	з(г)	г
65. Погоньш (<i>Porzana porzana</i> L., 1766)	–	–	–	–	з
66. Тулес (<i>Pluvialis squatarola</i> L., 1758)	–	г	г	г	г

Вид птицы	Арктическая акватория	Арктическая тундра	Типичная тундра	Южная тундра	Лесотундра
67. Бурокрылая ржанка (<i>Pluvialis fulva</i> Gmelin, 1776)	–	п	г	г	г
68. Золотистая ржанка (<i>Pluvialis apricaria</i> L., 1758)	–	з	г	г	г
69. Галстучник (<i>Charadrius hiaticula</i> L., 1758)	–	г	г	г	г
70. Малый зуек (<i>Charadrius dubius</i> Scopoli, 1786)	–	–	–	г	–
71. Хрустан (<i>Eudromias morinellus</i> L., 1758)	–	з	г	г	г
72. Чибис (<i>Vanellus vanellus</i> L., 1758)	–	–	–	–	г
73. Камнешарка (<i>Arenaria interpres</i> L., 1758)	–	г	г	п	п
74. Кулик-сорока (<i>Haematopus ostralegus</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
75. Черныш (<i>Tringa ochropus</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
76. Фифи (<i>Tringa glareola</i> L., 1758)	–	г?	г	г	г
77. Большой улит (<i>Tringa nebularia</i> Gunnerus, 1767)	–	–	–	з	г
78. Щеголь (<i>Tringa erythropus</i> Pallas, 1764)	–	–	з	г?	г
79. Перевозчик (<i>Actitis hypoleucos</i> L., 1758)	–	–	–	г	г
80. Мородунка (<i>Xenus cinereus</i> Guldenstadt, 1775)	–	–	г	г	г
81. Плосконосый плавунчик (<i>Phalaropus fulicarius</i> L., 1758)	–	г	г	–	–
82. Круглоносый плавунчик (<i>Phalaropus lobatus</i> L., 1758)	–	г	г	г	г
83. Турухтан (<i>Phylomachus pugnax</i> L., 1758)	–	г?	г	г	г
84. Кулик-воробей (<i>Calidris minuta</i> Leisler, 1812)	–	г	г	г	г?
85. Белохвостый песочник (<i>Calidris temminckii</i> Leisl., 1812)	–	г	г	г	г
86. Краснозобик (<i>Calidris ferruginea</i> Pontoppidan, 1763)	–	г	г	г	з
87. Чернозобик (<i>Calidris alpina</i> L., 1758)	–	г	г	г	г
88. Морской песочник (<i>Calidris maritima</i> Brunnich, 1764)	–	гн?	З	–	–
89. Дутьш (<i>Calidris melanotos</i> Vieillot, 1819)	–	з	г	–	–
90. Исландский песочник (<i>Calidris canutus</i> L., 1758)	–	п	з	з	–
91. Песчанка (<i>Calidris alba</i> Pallas, 1764)	–	п	з	п	п
92. Грязовик (<i>Limicola falcinellus</i> Pontoppidan, 1763)	–	–	–	?	?
93. Гаршнеп (<i>Limnocryptes minimus</i> Brunnich, 1764)	–	з	г	г	г
94. Бекас (<i>Gallinago gallinago</i> L., 1758)	–	–	г	г	г
95. Азиатский бекас (<i>Gallinago stenura</i> Bonaparte, 1830)	–	–	г	г	г
96. Дупель (<i>Gallinago media</i> Latham, 1787)	–	–	з	г	г
97. Вальдшнеп (<i>Scolopax rusticola</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
98. Большой кроншнеп (<i>Numenius arquata</i> L., 1758)	–	–	–	г	г
99. Средний кроншнеп (<i>Numenius phaeopus</i> L., 1758)	–	–	–	г	г
100. Большой веретенник (<i>Limosa limosa</i> L., 1758)	–	–	–	–	з

Вид птицы	Арктическая акватория	Арктическая тундра	Типичная тундра	Южная тундра	Лесотундра
101. Малый веретенник (<i>Limosa lapponica</i> L., 1758)	–	з	з	г	г
102. Средний поморник (<i>Stercorarius pomarinus</i> Temm., 1815)	–	г	г	г	г
103. Короткохвостый поморник (<i>Stercorarius parasiticus</i> L., 1758)	–	г	г	г	г
104. Длиннохвостый поморник (<i>Stercorarius longicaudus</i> Vieill., 1819)	–	г	г	г	г
105. Малая чайка (<i>Larus minutus</i> Pallas, 1776)	–	п	–	–	г
106. Озерная чайка (<i>Larus ridibundus</i> L., 1766)	–	–	–	з	г
107. Восточная клуша (<i>Larus heuglini</i> Bree, 1876)	–	г	г	г	г
108. Полярная чайка (<i>Larus glaucoides</i> Meyer, 1822)	з?	г?	–	–	–
109. Морская чайка (<i>Larus marinus</i>)	з	–	–	з	–
110. Бургомистр (<i>Larus hyperboreus</i> Gunnerus, 1767)	з	г	г	г	г
111. Сизая чайка (<i>Larus canus</i> L., 1758)	–	–	з	г	г
112. Вилохвостая чайка (<i>Xema sabini</i>)	–	–	з	з	–
113. Розовая чайка (<i>Rhodostethia rosea</i>)	–	–	з	–	–
114. Моевка (<i>Rissa tridactyla</i> L., 1758)	з	п	–	–	–
115. Белая чайка (<i>Pagophila eburnea</i> Phipps, 1774)	з	з	–	–	–
116. Речная крачка (<i>Sterna hirundo</i> L., 1758)	–	–	–	з	г
117. Полярная крачка (<i>Sterna paradisaea</i> Pontoppidan, 1763)	з	г	г	г	г
118. Толстоклювая кайра (<i>Uria lomvia</i> L., 1758)	з	–	–	–	–
119. Чистик (<i>Cerphus grylle</i> L., 1758)	з	з	г?	г	–
120. Топорок (<i>Lunda cirrhata</i> Pall., 1769)	з?	–	–	–	–
121. Тупик (<i>Fratercula arctica</i> L.)	з	–	–	–	–
122. Сизый голубь (<i>Columba livia</i> Gmelin, 1789)	–	–	–	–	?
123. Обыкновенная кукушка (<i>Cuculus canorus</i> L., 1758)	–	–	з	–	г
124. Глухая кукушка (<i>Cuculus saturatus</i> Blyth, 1843)	–	–	–	з	з
125. Белая сова (<i>Nyctea scandiaca</i> L., 1758)	–	о?	о	о	г?
126. Филин (<i>Bubo bubo</i> L., 1758)	–	–	–	з	з
127. Болотная сова (<i>Asio flammeus</i> Pontoppidan, 1763)	–	–	г	г	г
128. Мохноногий сыч (<i>Aegolius funereus</i> L., 1758)	–	–	–	з	о
129. Ястребиная сова (<i>Surnia ulula</i> L., 1758)	–	–	–	–	о
130. Серая неясыть (<i>Strix aluco</i> L., 1758)	–	–	з	–	–
131. Бородатая неясыть (<i>Strix nebulosa</i> Forster, 1772)	–	з?	–	–	з
132. Черный стриж (<i>Apus apus</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
133. Вертишейка (<i>Jynx torquilla</i> L., 1758)	–	–	–	–	з
134. Желна (<i>Dryocopus martius</i> L., 1758)	–	–	–	–	з

Вид птицы	Арктическая акватория	Арктическая тундра	Типичная тундра	Южная тундра	Лесотундра
135. Пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i> L., 1758)	–	–	–	з	о?
136. Белоспинный дятел (<i>Dendrocopos leucotos</i> Bechst., 1803)	–	–	–	–	з
137. Малый дятел (<i>Dendrocopos minor</i> L., 1758)	–	–	з	з	о
138. Трехпалый дятел (<i>Picoides tridactylus</i> L., 1758)	–	–	–	–	о
139. Полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i> L.)	–	–	з	?	г
140. Рогатый жаворонок (<i>Eremophila alpestris</i> L.)	–	г	г	г	г
141. Береговая ласточка (<i>Riparia riparia</i> L.)	–	з	з	г	г
142. Деревенская ласточка (<i>Hirundorustica</i> L.)	–	–	–	з	з
143. Городская ласточка (<i>Delichon urbica</i> L.)	–	–	–	з	з
144. Кукша (<i>Cractes infaustus</i> L.)	–	–	–	–	з
145. Сойка (<i>Garrulus grandarius</i> L.)	–	–	–	–	з
146. Сорока (<i>Pica pica</i> L.)	–	–	–	з	о
147. Ворон (<i>Corvus corax</i> L.)	–	–	к	к	о
148. Серая ворона (<i>Corvus cornix</i> Oates)	–	з	з	з	г
149. Черная ворона (<i>Corvus corone</i> Eversm.)	–	–	–	–	з
150. Обыкновенный грач (<i>Corvus frugilegus</i> L.)	–	–	–	–	г
151. Обыкновенная галка (<i>Corvus monedula</i> L.)	–	–	–	з	з
152. Кедровка (<i>Nucifraga caryocatactes</i> L.)	–	–	–	–	з
153. Большая синица (<i>Parus major</i> L.)	–	–	–	–	о
154. Обыкновенная московка (<i>Parus ater</i> L.)	–	–	–	з	з
155. Буроголовая гаичка (<i>Parus montanus</i> Bald.)	–	–	–	з	з
156. Сероголовая гаичка (<i>Parus cinctus</i> Bodd.)	–	–	–	з	о
157. Обыкновенный поползень (<i>Sitta europaea</i> L.)	–	–	–	–	к
158. Длиннохвостая синица (<i>Aegithalos caudatus</i> L.)	–	–	з	з	к
159. Малая мухоловка (<i>Muscicapa parva</i> Bechst.)	–	–	–	–	г
160. Черноголовый чекан (<i>Saxicola torquata</i> L.)	–	–	–	з	г
161. Обыкновенная каменка (<i>Oenanthe oenanthe</i> L.)	–	г	г	г	г
162. Обыкновенная горихвостка (<i>Phoenicurus phoenicurus</i> L.)	–	–	–	г	г
163. Горихвостка-чернушка (<i>Phoenicurus ochruros</i>)	–	–	–	з	–
164. Обыкновенная зарянка (<i>Erithacus rubecula</i> L.)	–	–	–	–	з
165. Варакушка (<i>Luscinia svecica</i> L.)	–	г	г	г	г
166. Соловей-красношейка (<i>Luscinia calliope</i> Pallas)	–	–	–	–	з
167. Синехвостка (<i>Tarsiger cyanurus</i> Pall.)	–	–	–	–	г
168. Певчий дрозд (<i>Turdus ericetorum</i> Brehm)	–	–	–	–	г

Вид птицы	Арктическая акватория	Арктическая тундра	Типичная тундра	Южная тундра	Лесотундра
169. Обыкновенный белобровик (<i>Turdus musicus</i> L.)	–	з	г	г	г
170. Рябинник (<i>Turdus pilaris</i> L.)	–	з	г	г	г
171. Темный дрозд (<i>Turdus eunomus</i> Temm.)	–	–	–	г	з
172. Чернозобый дрозд (<i>Turdus ruficollis</i> Pallas)	–	–	з	–	з
173. Оливковый дрозд (<i>Turdus pallidus</i> Gmelin)	–	–	–	–	г
174. Дрозд Науманна (<i>Turdus naumanni</i> Temm.)	–	–	–	г	–
175. Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i> L.)	–	з	г	г	г
176. Пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i> Vieill.)	–	з	г	г	г
177. Пеночка-трещотка (<i>Phylloscopus sibilator</i> Bechst.)	–	–	–	г	?
178. Пеночка-таловка (<i>Phylloscopus borealis</i> Blas.)	–	–	–	з	г
179. Зеленая пеночка (<i>Phylloscopus trochiloides</i> Sundevall)	–	–	–	г	з
180. Пеночка-зарничка (<i>Phylloscopus inornatus</i> Blyth.)	–	–	з	–	г
181. Камышевка-барсучок (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i> L.)	–	–	г	г	г
182. Пятнистый сверчок (<i>Locustella lanceolata</i> Temm.)	–	–	–	–	з
183. Садовая славка (<i>Sylvia borin</i> Bodd.)	–	–	–	–	з
184. Славка-завирушка (<i>Sylvia curruca</i> L.)	–	–	–	–	г
185. Лесная завирушка (<i>Prunella modularis</i> L.)	–	–	–	–	г?
186. Сибирская завирушка (<i>Prunella montanella</i> Pallas)	–	–	г	г	г
187. Черногорлая завирушка (<i>Prunella atrogularis</i> Brandt)	–	–	–	–	г?
188. Белая трясогузка (<i>Motacilla alba</i> L.)	–	г	г	г	г
189. Горная трясогузка (<i>Motacilla cinerea</i> Tunstall)	–	з	-	з	з
190. Желтоголовая трясогузка (<i>Motacilla citreola</i> Pallas)	–	г?	г	г	г
191. Желтая трясогузка (<i>Motacilla flava</i> L.)	–	з	з	г	г
192. Пятнистый конек (<i>Anthus hodgsoni</i> Richmond)	–	–	-	-	г?
193. Луговой конек (<i>Anthus pratensis</i> L.)	–	–	г	г	г
194. Краснозобый конек (<i>Anthus cervina</i> Pallas)	–	г	г	г	г
195. Сибирский конек (<i>Anthus gustavi</i> Swinh.)	–	–	з?	з?	г
196. Обыкновенный свиристель (<i>Bombycilla garrulus</i> L.)	–	–	–	к	г
197. Серый сорокопут (<i>Lanius excubitor</i> L.)	–	–	–	г	г
198. Жулан (<i>Lanius collurio</i> L.)	–	–	–	з	–
199. Скворец (<i>Sturnus vulgaris</i> L.)	–	–	–	з	з
200. Обыкновенная овсянка (<i>Emberiza citrinella</i> L.)	–	–	–	–	з
201. Белошапочная овсянка (<i>Emberiza leucocephalos</i> Gmelin)	–	–	–	з	–
202. Овсянка-ремез (<i>Emberiza rustica</i> Pallas)	–	–	–	–	г?

Вид птицы	Арктическая акватория	Арктическая тундра	Типичная тундра	Южная тундра	Лесотундра
203. Овсянка-крошка (<i>Emberiza pusilla</i> Pallas)	—	—	г	г	г
204. Дубровник (<i>Emberiza aureola</i> Pallas)	—	—	—	г	з
205. Тростниковая овсянка (<i>Emberiza schoeniclus</i> L.)	—	—	г	г	г
206. Полярная овсянка (<i>Emberiza pallasi</i> Cabanis)	—	—	г	г	г
207. Седоголовая овсянка (<i>Emberiza spodocephala</i>)	—	—	—	—	з
208. Лапландский подорожник (<i>Calcarius lapponicus</i> L.)	—	г	г	г	г
209. Пуночка (<i>Plectrophenax nivalis</i> L.)	—	г	г	г	п
210. Домовый воробей (<i>Passer domesticus</i> L.)	—	г	г	г	о
211. Полевой воробей (<i>Passer montanus</i> L.)	—	з	з	з	о
212. Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i> L.)	—	—	—	—	г
213. Юрок (<i>Fringilla montifringilla</i> L.)	—	—	—	г	г
214. Обыкновенная чечетка (<i>Acanthis flammea</i> L.)	—	г?	г	о	о
215. Пепельная чечетка (<i>Acanthis hornamanni</i> Holb.)	—	г?	г?	г?	—
216. Белокрылый клест (<i>Loxia leucoptera</i> Gmelin)	—	—	з	г	о
217. Клест-еловик (<i>Loxia curvirostra</i> L.)	—	—	з	—	г?
218. Обыкновенная чечевица (<i>Carpodacus crythinus</i> Pallas)	—	—	—	—	г
219. Щур (<i>Pinicola enucleator</i> L.)	—	—	—	—	г
220. Снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i> L.)	—	—	—	г	г
221. Обыкновенный дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i> L.)	—	—	—	—	з

Примечание. г — вид гнездится, о — оседлый вид, к — кочующий вид, п — встречается на пролете, з — залетный вид, ? — статус пребывания точно не определен, () — данные прошлого столетия.

2.3. Териофауна

Териофауна севера Западно-Сибирской равнины насчитывает 53 вида, относящихся к 7 отрядам (табл. 2.3). Хотя большая часть видов встречается на п-ове Ямал или в пределах прибрежной акватории Карского моря, безусловно, часть видов из этого списка проникает на Север лишь до зоны лесотундры, и, лишь принимая во внимание распространение видов в северном направлении по интразональным биотопам поймы р. Оби, захватывающей лесотундровую южную часть п-ова Ямал, мы включаем их в фаунистический список региона. Эвсинантропные виды (серая крыса и домовая мышь) в своем распространении связаны с жильем человека; овцебык, интродуцированный на п-ов Таймыр, уже совершает отдельные заходы на северо-восток Гыдана (В. М. Шишмарев, устное сообщение), а на юге Ямала (в Приуралье) делаются попытки акклиматизации этого вида [Обзор..., 1998]. Ряд видов — нарвал (обитающий в высоких широтах Карского моря), касатка и финвал (встречающиеся в западных районах Карского моря), западносибирский речной бобр (в настоящее время, видимо, уже не обитающий в лесотундре) и др. — все же включены нами в фаунистический список региона как «возможно встречающиеся» или «возможно исчезнувшие», так как данные о них, безусловно, важны при ретроспективном анализе фауны или при прогностических расчетах, в том числе и последствий антропогенного освоения региона. В то же время мы пока не включаем в фаунистический список территории американского бизона (*Bison bison* L., 1758), которого в 1998 году завезли для акклиматизации на Полярный Урал (в районе п. Лаборовая) и содержат только в вольерах (с. н. с. Салехардского краеведческого музея Л. Ф. Липатова, устное сообщение). Однако в случае удачной акклиматизации этот вид также должен быть включен в фаунистический список млекопитающих п-ова Ямал.

Т а б л и ц а 2.3

Видовой состав и распространение млекопитающих п-ова Ямал и прилегающих районов

№	Название вида	Аркт. акват.	Аркт. тундра	Типич. тундра	Южная тундра	Лесотундра
Отряд Насекомоядные (<i>Insectivora</i>)						
1.	Крот обыкновенный (<i>Talpa europaea</i> L., 1758)	–	–	–	+	+
2.	Крот сибирский (<i>Talpa altaica</i> Nikol'sky, 1883)	–	–	–	?	+
3.	Бурузубка тундрная (<i>Sorex tundrensis</i> Merriam, 1900)	–	+	++	++	++
4.	Бурузубка плоскочерепная (<i>Sorex vir</i> G. Allen, 1914)	–	–	–	+	+
5.	Бурузубка крошечная (<i>Sorex minutissimus</i> Zimm., 1780)	–	–	?	+	+
6.	Бурузубка малая (<i>Sorex minutus</i> L., 1766)	–	–	+	+	+
7.	Бурузубка крупнозубая (<i>Sorex daphaenodon</i> Thomas, 1907)	–	–	–	+	+
8.	Бурузубка равнозубая (<i>Sorex isodon</i> Turov, 1924)	–	–	–	–	+
9.	Бурузубка средняя (<i>Sorex caecutiens</i> Laxmann, 1788)	–	+	+	+	+
10.	Бурузубка обыкновенная (<i>Sorex araneus</i> L., 1758)	–	–	–	–	+
11.	Кутора обыкновенная (<i>Neomys fodiens</i> Pennant, 1771)	–	–	–	+	+
Отряд Зайцеобразные (<i>Lagomorpha</i>)						
12.	Заяц-беляк (<i>Lepus timidus</i> L., 1758)	–	+	+	++	++
Отряд Грызуны (<i>Rodentia</i>)						
13.	Белка обыкновенная (<i>Sciurus vulgaris</i> L., 1758)	–	–	–	–	+
14.	Бурундук (<i>Eutamias sibiricus</i> Laxmann, 1769)	–	–	–	–	+
15.	Бобр западносибирский (<i>Castor fiber phoheli</i> Serebr., 1929)	–	–	–	–	(+)
16.	Мышь домовая (<i>Mus musculus</i> L., 1758)	–	+	+	+	+
17.	Мышь-малютка (<i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771)	–	–	–	–	+

Окончание т а б л. 2.3

№	Название вида	Аркт. акват.	Аркт. тундра	Типич. тундра	Южная тундра	Лесо-тундра
18.	Крыса серая (<i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769)	–	–	?	+	+
19.	Ондатра (<i>Ondatra zibethica</i> L., 1766)	–	–	–	+	++
20.	Красно-серая полевка (<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sund, 1847)	–	–	–	+	+
21.	Красная полевка (<i>Clethrionomys rutilus</i> Pallas, 1779)	–	–	?	+	++
22.	Копытный лемминг (<i>Dicrostonyx torquatus</i> Pallas, 1779)	–	++	++	++	++
23.	Сибирский лемминг (<i>Lemmus sibiricus</i> Kerr, 1792)	–	++	++	++	++
24.	Лесной лемминг (<i>Myopus schisticolor</i> Lilljeborg, 1844)	–	–	–	–	+
25.	Полевка водяная (<i>Arvicola terrestris</i> L., 1758)	–	–	?	++	++
26.	Полевка узкочерепная (<i>Microtus gregalis</i> Pallas, 1779)	–	+	++	++	++
27.	Полевка-экономка (<i>Microtus oeconomus</i> Pallas, 1776)	–	–	+	++	++
28.	Полевка пашенная (<i>Microtus agrestis</i> L., 1761)	–	–	–	?	++
29.	Полевка Миддендорфа (<i>Microtus middendorffi</i> Poljak., 1881)	–	+	++	++	++
Отряд Китообразные (Cetacea)						
30.	Белуха (<i>Delphinapterus leucas</i> Pallas, 1776)	+	+	+	+	+
31.	Нарвал (<i>Monodon monoceros</i> L., 1758)	+	–	–	–	–
32.	Касатка (<i>Orcinus orca</i> L., 1758)	?	–	–	–	–
33.	Гренландский кит (<i>Balaena mysticetus</i> L., 1758)	+	+	+	+	–
34.	Финвал (<i>Balaenoptera physalus</i> L., 1758)	?	–	–	–	–
Отряд Хищные (Carnivora)						
35.	Волк (<i>Canis lupus</i> L., 1758)	–	++	++	++	++
36.	Песец (<i>Alopex lagopus</i> L., 1758)	–	++	++	++	++
37.	Лисица обыкновенная (<i>Vulpes vulpes</i> L., 1758)	–	+	+	++	++
38.	Медведь бурый (<i>Ursus arctos</i> L., 1758)	–	–	–	+	+
39.	Медведь белый (<i>Ursus maritimus</i> Phipps, 1774)	+	+	+	–	–
40.	Соболь (<i>Martes zibellina</i> L., 1758)	–	–	–	–	?
41.	Росомаха (<i>Gulo gulo</i> L., 1758)	–	+	+	+	+
42.	Горностай (<i>Mustela erminea</i> L., 1758)	–	++	++	++	++
43.	Ласка (<i>Mustela nivalis</i> L., 1766)	–	+	+	++	++
44.	Колонок (<i>Mustela sibirica</i> Pallas, 1773)	–	–	–	–	+
45.	Выдра речная (<i>Lutra lutra</i> L., 1758)	–	–	?	+	+
46.	Рысь (<i>Lynx lynx</i> L., 1758)	–	–	–	–	+
Отряд Ластоногие (Pinnipedia)						
47.	Морж атлантический (<i>Odobenus rosmarus</i> L., 1758)	+	+	+	–	–
48.	Морской заяц (<i>Erignathus barbatus</i> Erxleben, 1777)	+	+	+	+	?
49.	Кольчатая нерпа (<i>Phoca hispida</i> Schreber, 1775)	+	+	+	+	–
50.	Лысун (<i>Phoca groenlandica</i> Erxleben, 1777)	+	?	–	–	–
Отряд Парнокопытные (Artiodactyla)						
51.	Лось (<i>Alces alces</i> L., 1758)	–	?	+	+	++
52.	Северный олень (<i>Rangifer tarandus</i> L., 1758)	–	+	–	?	?
53.	Овцебык (<i>Ovibos moschatus</i> Zimm., 1780)	–	+	–	?	–

Распределение видов млекопитающих по природным зонам и подзонам Ямала демонстрирует закономерности, сходные с распространением птиц (рис. 2.2).

Первое место по числу встречающихся в регионе видов млекопитающих принадлежит отряду Грызунов — 32,1 %, второе — отряду Хищных — 22,6 %, лишь немного уступает им отряд Насекомоядных — 20,8 %. На все остальные отряды приходится 24,5 % видов.

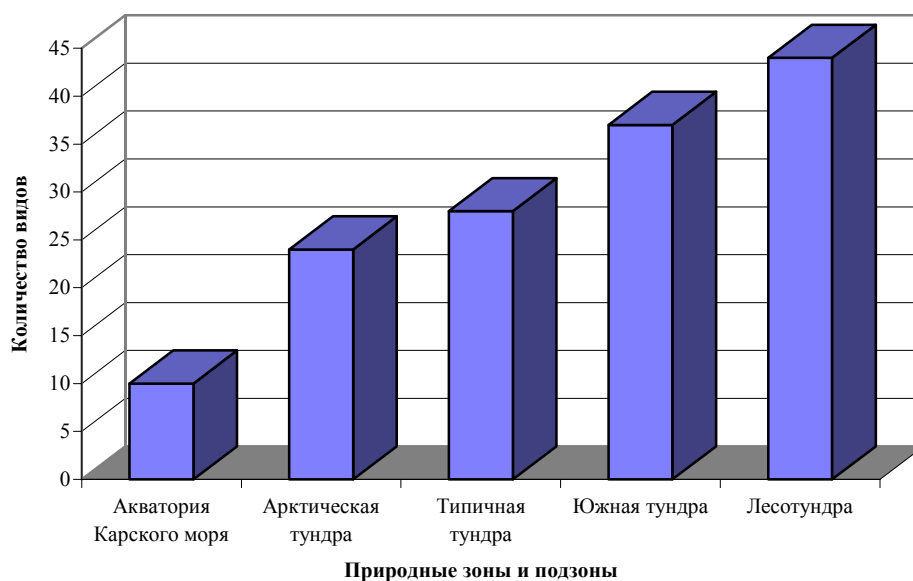


Рис. 2.2. Распределение видов млекопитающих по природным зонам и подзонам Ямала и прилегающей акватории.

Таким образом, фауна наземных позвоночных п-ова Ямал и прилегающей к нему акватории насчитывает 277 видов, относящихся к 4 классам и 25 отрядам. Большая часть видов приурочена к зоне лесотундры, и общее число видов наземных позвоночных закономерно снижается к северу. Такой же градиент в целом характерен и для общего обилия видов в регионе. Большая доля в фауне наземных позвоночных принадлежит мелким животным: грызунам, насекомоядным, мелким воробьиным и ржанкообразным.

3. ВЛИЯНИЕ ОСВОЕНИЯ ГАЗОКОНДЕНСАТНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ ЯМАЛА НА ФАУНУ И СООБЩЕСТВА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

3.1. Состояние проблемы

Несмотря на то, что масштабное освоение газоконденсатных месторождений на Севере Тюменской области началось на два десятилетия позже интенсивной нефтедобычи в среднетаежной зоне области, оно успело сформировать целый ряд проблем как в области экономики, социологии, этнографии, так и в области экологии. Интенсивное и экстенсивное освоение человеком тундровых ландшафтов с их ранимыми экосистемами уже давно является не только предметом обсуждения в широкой печати, но и объектом всестороннего научного исследования.

Наряду с работами общего характера [Природа Ямала, 1995; Чувашов, 1997; Ямало-Гыданская область..., 1997; и др.] имеется значительное число работ, иллюстрирующих, как правило, негативное влияние газодобычи на природные системы [Гречищев, 1990; Мельцер, 1990; Отчет о НИР «Устойчивость...», 1991; Природа Тюменского Севера, 1991; Темлятников, 1993; Природная среда Ямала, 1995; Оценка..., 1998; и др.]. Это не случайно. Хорошо известно, что промышленное освоение любой территории при современных технологиях сопряжено со значительной трансформацией естественных систем. В этом плане одним из основных показателей воздействия газодобывающей промышленности на ландшафт можно считать размеры отвода земель для нужд производства. Так, например, на территории Ямальского и Надымского лесхозов с 1980 года ежегодно отводилось в среднем 3,9 тыс. га земель. Пик отводов отмечен в 1988 году, он составил 14,6 тыс. га только в Надымском районе [Отчет о НИР «Изучить...», 1991]. Преобладают отводы во временное пользование (79,9 %), связанные с процессами разведки и начального обустройства газоконденсатных месторождений. На этом этапе природные системы подвергаются существенному антропогенному воздействию, но затем на таких землях наблюдаются процессы восстановительной сукцессии, значительно растянутые во времени в условиях Севера. Остальные же примерно 20 % земель полностью изымаются под различные промышленные объекты. Подавляющая доля отведенных земель (80,2 %) используется для обустройства линейных объектов: дороги, трубопроводы, линии электропередач и т. д., среди которых лидируют первые (47,9 %). Из площадных объектов, на долю которых приходится лишь 19,8 % отведенных земель, больше всего земель отводится под объекты газового промысла (9,4 %) и населенные пункты (7,1 %). Однако необходимо отметить, что именно под указанные выше площадные объекты выбираются, как правило, суходольные, хорошо дренированные участки, что оказывает существенное влияние на некоторые компоненты экосистем тундр (например, на размещение и использование нор песка и т. д.).

С ростом числа промышленных объектов газодобычи и численности населения на осваиваемой территории увеличивается число источников пожаров. Так, в 1989–1991 гг. по сравнению с предыдущим периодом количество пожаров увеличилось в 3,8 раза, а выгоревшая площадь в 945 раз [Там же], что, безусловно, расширяет площадь антропогенно трансформированных территорий за пределы официальных отводов земель. Анализ мест возникновения пожаров показал, что они концентрируются вблизи населенных пунктов, вдоль транспортных коммуникаций и т. д.

Одним из самых интенсивных средотрансформирующих антропогенных факторов в процессе газодобычи можно считать карьеры, хотя на их долю и приходится лишь 3,3 % отводимых земель. Все карьерные выемки в той или иной степени под-

вержены водной эрозии, а карьеры на сухих песках — еще и ветровой. Так, в радиусе 150 м от границы карьера тундровая растительность на 10–15 см засыпана песком, а общие объемы эрозионного сноса достигают 4 тыс. м³ с 1 га за одно лето [Оценка..., 1998]. Эти факторы увеличивают реальные площади нарушенных земель, однако экологическую опасность их часто преувеличивают.

Гораздо большее суммарное механическое воздействие на почвы и растительный покров оказывают работы по строительству и эксплуатации промышленных объектов (как линейных, так и площадных). В ходе этих работ имеет место как прямое уничтожение растительности, так и ее частичная трансформация под воздействием изменения гидрологического режима, в меньшей степени — загрязнения. На техногенно трансформированных участках слабой и средней степени нарушенности могут формироваться условия более разнообразные, чем исходные, обеспечивая тем самым некоторое увеличение биоразнообразия.

Зона влияния промышленных объектов связана с массообменом и формируется по следующим причинам:

- ✓ сдувание снега с нарушенных поверхностей в результате уничтожения растительности и переотложение снега на соседних участках в соответствии с розой зимних ветров и относительной аэродинамической шероховатостью поверхности данных территорий; увеличение мощности снежного покрова в зоне влияния может привести, например, к прекращению растрескивания, протаиванию многолетнемерзлых пород и термокарсту;
- ✓ эоловая дефляция песка с нарушенных территорий и его аккумуляция в зоне влияния по тем же принципам, что и снега; увеличение аккумулярованного слоя песка в пределах до 1 м может принципиально изменить температурный режим грунта в сторону потепления и, следовательно, вызвать соответствующие криогенные процессы; кроме того, эти явления могут послужить причиной возникновения песчаных бедлендов, с трудом осваиваемых растительностью;
- ✓ увеличение водного стока с нарушенных территорий в связи с усилением на них овражной эрозии и накопление воды в грунтах участков с более низкой поверхностью может приводить к заболачиванию самого низкого из прилегающих участков [Гречищев, 1990].

Автомобили, трассы газопроводов и строящаяся железная дорога являются преградами на пути миграции промысловых животных [Азаров и др., 1989 (по: [Оценка..., 1998])], однако именно вдоль них происходят перемещения мелких млекопитающих, в том числе расселение более южных видов в северном направлении.

Достаточно существенным трансформирующим фактором можно считать и внедорожную езду гусеничного транспорта, которым охватывается до 10,9 % территории газоконденсатного месторождения в тундровой зоне [Одишария, Садыков, 1995]. Этот фактор вызывает не только нарушение существующего растительного покрова и температурного режима мерзлых грунтов, вытаивание поверхностно-жильных льдов, но и изменение условий почвообразования. Уничтожение исходного микрорельефа поверхности и образование колеи приводят к поступлению дополнительного количества воды на нарушенные участки [Бучкина, 1997] и, как следствие, к формированию отличного от исходного фитоценоза, где мохово-кустарничковые ассоциации сменяются осоково-пушицевыми, происходит общая гидрофилизация тундровых сообществ [Темлятников, 1993]. Восстановления исходных биогеоценозов не наблюдалось даже по истечении двух десятков лет.

Специфические воздействия, помимо механического нарушения почвенно-растительного покрова при строительстве, оказывают и линии электропередач (ЛЭП), являющиеся источником электрического и электромагнитного полей. Воздействие электромагнитного поля может вызывать наследственные дефекты и быть причиной кан-

церогенных заболеваний животных [Shmidt et al., 1996]. Максимальные значения магнитного поля вокруг воздушных ЛЭП составляют 25 МкТ при напряжении 450 кВ, что соответствует плотности тока 20 А/м. Непосредственно под ЛЭП-450 максимальная интенсивность электрического поля составляет 21 кВ/м. Кроме того, ЛЭП являются причиной гибели птиц в результате удара как электрическим током, так и о провода при полете. Большинство столкновений с высоковольтными линиями происходит в сумеречные или ночные часы, во время туманов или сильных ветров [Houdant, 1985]. Особенно опасны для крупных птиц ЛЭП с напряжением 10–30 тыс. В: при широком размахе крыльев птицы могут коснуться одновременно проводов двух фаз, но чаще всего птицы касаются одновременно провода и массы мачт [Ernst, 1983].

Большинство промышленных объектов газодобычи являются и источником беспокойства животных, либо из-за присутствия на них человека, либо из-за сильных шумов [Оценка..., 1998]. Мощными излучателями шума являются компрессорные станции, вертолетные площадки, автомобильные дороги, тяжелые грузовые автомобили, а также металлические мосты и эстакады. Так, например, вдоль линейных объектов (дороги, газопроводы, ЛЭП) зона влияния беспокойства отмечается на расстоянии 2–3 км. Численность крупных животных при этом снижается на 85 %, на расстоянии до 4,5 км от источника беспокойства — на 50 % [Новиков, 1992; Залесов, 1994]. В результате происходит некоторая трансформация внутривидовых и межвидовых отношений, стирается территориальность, изменяется поведение животных, возникают изменения ценотических связей в динамической цепи «хищник — жертва» [Гаврин, 1972; Владышевский, 1979; Беликов, 1987]. Нарушения ритма суточной активности у животных стимулирует агрессивность прямых и потенциальных хищников. Особенно это значимо в период размножения животных и выкармливания молодняка. От шума у песцов и некоторых других животных начинаются преждевременные роды, а в послеродовой период из-за шума родители могут убивать своих детенышей [Барбаков, Будьков, 1987]. На птиц фактор беспокойства отрицательно влияет не только в период гнездования, но и в выводковый период, снижая успешность размножения в популяции. Усилению фактора беспокойства может способствовать беспривязное содержание большого количества собак, образующих группы до 6–8 особей, совершающих регулярные далекие выходы в тундру или уничтожающих мелких млекопитающих рядом с поселками.

Таким образом, при газодобыче на животных воздействует целый комплекс антропогенных факторов, направленных как на снижение, так и на увеличение биоразнообразия. При этом нужно подчеркнуть, что доля такого антропогенного фактора, как загрязнение при газодобыче, в общей массе трансформирующих воздействий ничтожно мала. В большей степени приходится говорить о «засорении» территории строительным и промышленным мусором или о загрязнении бытовыми отходами, нежели о химическом загрязнении в полном смысле этого слова. В этом плане работы о накоплении некоторых микроэлементов в тундровых экосистемах, подверженных газодобыче [Московченко, 1991; Природная среда Ямала, 1995; Чувашов, 1997; и др.], имеют лишь теоретический интерес. Отмечается точечное повышение содержания таких элементов, как никель, хром, ванадий, титан, цинк и др., и таких газообразных веществ, как этилацетат, этилбензол, бутилен, пропан, пропилен и др. [Галицкая, 1996]. Однако даже содержание этих поллютантов близко к ПДК. Одним из самых массовых загрязнителей может являться, пожалуй, буровой шлам. Так, например, известно, что при бурении скважины глубиной 3000 м масса выбуренного шлама достигает 489 т [Быков и др., 1993 (по: [Оценка..., 1998])], этот шлам содержит различные минералы — как опасные, так и неопасные для окружающей среды. Однако показано, что загрязнение при работе буровой локально [Морозова, Магомедова, 1995] и лишь иногда при стечении ряда обстоятельств (высокая обводненность, наличие водотока или интенсивного поверхностного стока и т. д.) влияние буровых растворов отмечает-

ся в радиусе 2 км от буровой. Эта особенность коренным образом отличает подходы в системе экологического мониторинга в районах интенсивной добычи газа (п-ов Ямал) и районах добычи нефти (например, в районе Среднего Приобья), где техногенные потоки поллютантов (в первую очередь жидких углеводородов) неизмеримо больше. Однако в наших исследованиях опосредованное действие загрязнения среды на наземных позвоночных животных было учтено.

3.2. Фауна и сообщества птиц антропогенных ландшафтов Ямала

3.2.1. Материалы и методика

Изучение видового разнообразия птиц антропогенных ландшафтов Ямала проводилось во второй половине июля (23–31) 1998 года. Работы велись в районе строящейся трассы железной дороги Обская — Бованенково. Район исследований был разделен нами на отдельные участки, материал по которым анализировался отдельно:

лесотундра (район г. Лабытнанги, ст. Обская, участок железнодорожной трассы до 45 км); строительные работы в этой части трассы закончены несколько лет назад, железная дорога умеренно функционирует, вдоль нее проходит автодорога с твердым покрытием, по которой осуществляются регулярные автоперевозки (гравий, песок и т. д.);

предгорная тундра и сухая тундра водораздела (водораздел бассейна р. Оби и Байдарацкой губы и предгорья Полярного Урала — участок трассы 45–157 км); строительство железной дороги на этом участке также завершено, но сравнительно недавно; по трассе осуществляется движение рабочих поездов, автодорога вдоль полотна трассы эксплуатируется умеренно;

южная тундра (низовья рек Паюта, Еркутаяха, участок железнодорожной трассы 157–222 км); на этом участке заканчиваются строительные работы по укладке железнодорожного полотна, регулярного движения по нему нет, усиленно эксплуатируется автодорога, проложенная вдоль строящегося полотна;

типичная тундра (тундровые участки в районе оз. Хэто, 222–269 км трассы); несмотря на зоогеографическую принадлежность этого участка к подзоне южных тундр, его облик позволяет отнести эти тундры к типичным; укладка железнодорожного полотна сделана здесь только на отдельных участках, ведется отсыпка насыпи, в результате чего этот участок подвергается регулярному антропогенному прессу из-за производства карьерных работ и движения автотранспорта.

На двух последних участках (зона строительства железной дороги) сила воздействия антропогенных факторов велика, поэтому возникла необходимость закладки контрольных (фоновых) участков для оценки антропогенного воздействия на видовое разнообразие населения птиц. Контрольные участки располагались на расстоянии 5–10 км от зоны строительства.

Учеты птиц на всех указанных выше участках проводились на маршрутах по усовершенствованной методике Ю. С. Равкина [1967] — без ограничения ширины учетной полосы и способа обнаружения птицы (визуального, на слух и т. д.). Относительное обилие отдельных видов вычислялось как количество встреченных особей этого вида, отнесенное к длине маршрута и приведенное к 10 км стандартного маршрута (особей/10 км маршрута).

В общей сложности отработано 19 маршрутов общей протяженностью 510 км, в том числе в лесотундре — 46 км, в предгорной и водораздельной тундре — 197 км, в южной тундре — 195 км (139 км — в зоне строительства и 56 км — в контроле) и 72 км в типичной тундре (соответственно 42 и 30 км).

В ходе учетов отмечена 2921 особь птиц, относящихся к 77 видам из 7 отрядов (табл. 3.1).

При анализе материалов данные настоящих исследований соотносились с нашими материалами 1995 года по орнитофауне Среднего Ямала (Бованенковское ГКМ и район п. Харасавэй) и данными Отчета о НИР «Устойчивость...» [1991], обработанными по оригинальной методике [Гашев, 1998в].

3.2.2. Систематический обзор птиц исследованной территории

Отряд Гагарообразные.

Чернозобая гагара (*Gavia arctica* L.) — широкораспространенный и достаточно обычный вид южного Ямала. Отмечено 90 особей, как правило, на крупных и средних тундровых озерах. По мере продвижения на север вдоль трассы число встреч увеличивалось. Несмотря на то, что птицы встречались непосредственно у дорог и вахтовых поселков строителей, численность вида все же выше в контрольных, нетронутых уголках.

Отряд Гусеобразные.

Серый гусь (*Anser anser* L.) — редкий вид для этого района. Нами 30 июля отмечена 1 особь в долине р. Паюта.

Пискулька (*Anser erythropus* L.) — редкий вид, занесенный в Красную книгу РФ. На Южном Ямале встречается часто, но нами отмечена лишь 1 особь, 25 июля пролетавшая над тундрой в районе оз. Хэто.

Лебедь-кликун (*Cygnus cygnus* L.) — обычный вид этих мест, нами отмечено 9 особей в южной заозеренной тундре (в том числе 3 — в зоне строительства).

Лебедь малый (*Cygnus bewickii* Yarrell) — редкий вид, занесенный в Красную книгу РФ. Нами 31 июля пара малых лебедей была отмечена на тундровом озере у железной дороги в районе п. Лаборовая.

Чирок-свистун (*Anas crecca* L.) — обычный вид. Нами отмечено 10 особей (большая часть по мелким канавам антропогенного происхождения вдоль трассы железной дороги).

Связь (*Anas penelope* L.) — обычная утка. Нами отмечено 6 особей на озерах в водораздельной тундре.

Морская чернеть (*Aythya marila* L.) — обычный вид. Нами отмечено 78 экземпляров на крупных и средних озерах водораздельной и южной тундр. При этом в зоне строительства железной дороги встретилось вдвое меньше особей этого вида, чем в контроле.

Морянка (*Clangula hyemalis* L.) — обычный и даже многочисленный вид по всему Ямалу. Нами отмечено 98 особей, большая часть — в зоне контроля южных тундр.

Гага-ребенушка (*Somateria spectabilis* L.) — достаточно редкий в районе исследований вид, гнездящийся большей частью на Среднем и Северном Ямале (встречались на зимовке и вдоль Байдарацкой губы [Данилов и др., 1984]). Нами 29 июля отмечена самка с выводком из 4 птенцов на озере у хальмера в 5 км от вахтового поселка Канары (222 км).

Синьга (*Melanitta nigra* L.) — обычный вид. Однако нами встречено всего 6 особей, из которых 5 — на озерах в зоне строительства.

Крохаль средний (*Mergus serrator* L.) — вид довольно обычен на Южном Ямале. Нами отмечено 14 особей, из которых 12 — в нетронутой тундре долины р. Паюта.

Отряд Соколообразные.

Полевой лунь (*Circus cyaneus* L.) — достаточно редкий вид, приуроченный, как правило, к облесенным долинам рек. Однако нами залетная особь отмечена 31 июля над водораздельной тундрой в районе п. Лаборовая, а еще одна — 24 июля в долине маленькой речки в районе оз. Хэто.

Т а б л и ц а 3.1

**Характеристика орнитофауны Юго-Западного Ямала в районе строящейся трассы железной дороги Обская — Бованенково
(число особей/10 км маршрута)**

Вид птицы	Лесотундра	Водораздельная и предгорная тундра	Южная тундра		Типичная тундра	
			Трасса	Контроль	Трасса	Контроль
Чернозобая гагара		0,71	2,09	4,29	2,86	3,67
Серый гусь				0,36		
Пискулька						0,33
Лебедь-кликун			0,22	1,07		
Лебедь малый		0,10				
Чирок-свистунок		0,30	0,22	0,18		
Связь		0,30				
Морская чернеть		1,83	0,94	5,18		
Морянка		1,02	1,65	7,68	2,86	
Гага-гребенушка				0,89		
Синьга			0,07	0,18	0,95	
Крохаль средний		0,05	0,07	2,14		
Полевой лунь		0,05			0,24	
Тетеревятник	0,22					
Зимняк		2,18	3,45	2,50	1,67	7,33
Беркут			0,24			
Орлан-белохвост	0,22	0,10	0,22			
Сапсан		0,05	0,07	0,18		
Дербник		0,20			0,24	
Обыкновенная пустельга	0,22	0,10	0,14			
Белая куропатка			0,07		0,24	
Тундряная куропатка		0,46		0,18	0,71	
Тулес		0,25	0,86			1,33
Золотистая ржанка			0,14	0,71	0,48	3,00
Галстучник		0,51	4,46	4,11	7,38	
Малый зуек			0,29		0,48	
Хрустан		0,56	0,29			
Черныш	0,43	0,10				

Продолжение т а б л. 3.1

Вид птицы	Лесотундра	Водораздельная и предгорная тундра	Южная тундра		Типичная тундра	
			Трасса	Контроль	Трасса	Контроль
Фифи	0,43	0,71	0,72	3,57		
Щеголь			0,07			
Перевозчик				0,36		
Круглоносый плавунчик		1,27	0,79		1,90	
Плосконосый плавунчик		0,05				
Турухтан		4,77	0,29	2,68		
Кулик-воробей		2,08	4,17	3,75	7,38	1,33
Чернозобик					0,24	
Гаршнеп			0,07			
Большой кроншнеп			0,07			
Средний кроншнеп	0,22		0,14			
Большой веретенник		0,05				
Малый веретенник		0,05				
Средний поморник		0,05		0,18		
Короткохвостый поморник	1,09	0,86	2,09	1,25	1,19	
Длиннохвостый поморник	0,43	1,22	0,94		0,24	
Восточная клуша		0,71	3,74	6,07	6,90	2,67
Сизая чайка	0,87	1,07	0,36	0,54		
Речная крачка	0,65	1,17	1,29	0,18	0,71	0,33
Полярная крачка		2,28	3,53	3,04	1,90	1,67
Белая сова			0,14		0,71	
Болотная сова		0,05	0,29	0,18	0,24	
Длиннохвостая неясыть		0,05				
Рогатый жаворонок		0,20	0,50	1,61	2,38	3,67
Береговая ласточка		1,42	0,43	3,75	3,33	
Ворон	1,30	0,36	1,01	1,02		
Серая ворона	1,74	0,20				
Сорока	0,22					
Обыкновенная каменка	1,74	2,49	4,53	2,68	2,86	2,00
Варакушка	0,65	0,36	0,36	5,71	1,19	
Белобровик	0,22	0,25	0,07	1,25		

Вид птицы	Лесотундра	Водораздельная и предгорная тундра	Южная тундра		Типичная тундра	
			Трасса	Контроль	Трасса	Контроль
Рябинник	0,22					
Пеночка-весничка	0,65			0,89	0,24	
Пеночка-таловка	2,39					
Камышевка-барсучок	0,22					
Белая трясогузка	1,30	4,42	5,54	0,36	5,95	
Горная трясогузка		0,25	0,14			
Желтоголовая трясогузка		0,30		3,39	0,71	
Желтая трясогузка	0,43	0,76	0,65	8,75	1,19	
Луговой конек		3,35	2,95	11,07	1,90	2,33
Краснозобый конек	1,96	2,23	3,67	11,96	3,10	8,33
Овсянка-крошка	0,87		0,22	0,36	0,24	1,33
Дубровник	0,43					
Тростниковая овсянка					0,24	
Полярная овсянка				0,18		0,33
Лапландский подорожник	0,22	2,28	5,40	6,69	3,75	7,33
Вьюрок	0,87					
Обыкновенная чечетка		0,05		4,11	0,71	1,00
Щур	0,43					
Экологические показатели сообщества птиц						
Количество встреченных видов, шт.	28	49	46	41	36	17
Относительное обилие, особей/10 км маршрута	20,7	44,3	59,4	124,1	68,8	48,0
Видовое богатство	20,51	29,13	25,33	19,38	19,11	9,51
Видовое разнообразие Шеннона	3,04	3,26	3,14	3,20	3,08	2,48
Видовое разнообразие Симпсона	0,94	0,95	0,94	0,95	0,94	0,90
Индекс доминирования Симпсона	0,06	0,05	0,06	0,05	0,06	0,10
Индекс выровненности Пиелу	0,91	0,84	0,82	0,86	0,86	0,88
Упругая устойчивость системы	9,89	7,28	6,18	13,43	4,89	8,10
Резистентная устойчивость системы	0,99	0,94	0,96	1,00	0,98	1,07
Общая устойчивость системы	10,88	8,22	7,14	14,43	5,87	9,17

Тетереви́тник (*Accipiter gentilis* L.) — вид, встречающийся в лесотундровой зоне. Нами отмечена 1 особь 23 июля на 33 км трассы Обская — Бованенково.

Зимняк (*Buteo lagopus* Pontoppidan) — обычный гнездящийся вид. Нами отмечен в количестве 134 особи практически повсеместно. Причем отчетливой закономерности в его распределении в связи с техногенной нагрузкой не прослеживается. Из двух найденных гнезд с птенцами одно было в 10 км от зоны строительства на бугре пучения, а другое менее чем в 3 км в тундре, постоянно посещаемой людьми.

Беркут (*Aquila chrysaetos* L.) — чрезвычайно редкий в этих местах вид, занесенный в Красную книгу РФ. Нами 27 июля отмечена 1 взрослая птица, сидевшая на возвышенной насыпи из камня по трассе близ п. Канары.

Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla* L.) — широко распространенный на Южном Ямале вид, но достаточно редкий, занесен в Красную книгу РФ. Нами отмечено 5 особей в разных районах железнодорожной трассы.

Сапсан (*Falco peregrinus* Tunstall) — редкий, «краснокнижный» вид. Нами встречен трижды: 24 июля — в травяной тундре (180 км трассы), 28 июля — в долине р. Паюта и 31 июля — в водораздельной сухой тундре (165 км трассы).

Дербник (*Falco columbarius* L.) — достаточно редкий в этих местах сокол, придерживающийся облесенных долин рек Южного Ямала. Нами 4 особи встречены в сухих водораздельных и горных тундрах, а одна — 24 июля даже в долине небольшой речки в типичных тундрах (район оз. Хэто).

Обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus* L.) — редкий в этих местах вид. Нами отмечено 5 особей на протяжении от лесотундры до южных тундр вдоль трассы железной дороги.

Отряд Курообразные.

Белая куропатка (*Lagopus lagopus* L.) — обычный вид, однако нами встречены лишь 2 особи (вдоль железнодорожной трассы на участках южной и типичной тундр).

Тундряная куропатка (*Lagopus mutus* Montin) — обычный вид, нами встречено 13 особей (большой частью прямо на щебнистой насыпи железной дороги или рядом).

Отряд Ржанкообразные.

Тулес (*Pluvialis squatarola* L.) — обычный вид. Нами встречена 21 особь. Причем большая часть — в зоне строительства или в непосредственной близости от нее.

Золотистая ржанка (*Pluvialis apricaria* L.) — обычный вид. Нами встречено 17 птиц. Однако в зоне строительства относительное обилие вида 5–6 раз меньше, чем в контроле.

Галстучник (*Charadrius hiaticula* L.) — обычный и даже многочисленный вид. Нами отмечено 126 особей. При этом в зоне строительства галстучник не только не малочисленнее, чем в контроле, но даже превышает фоновую численность в 1,1–1,7 раза.

Малый зук (*Charadrius dubius* Scopoli) — встречается на гнездовании в южной тундре чрезвычайно редко. Нами отмечено 4 птицы 24 июля на железнодорожной насыпи у ст. Паюта и еще 2 птицы — 25 июня на автодороге в районе типичных тундр (в «голове» строительства), среди галстучников. По всей видимости, такие линейные сооружения, как авто- и железные дороги, идущие в меридиональном направлении, способствуют проникновению малого зуйка дальше на север.

Хрустан (*Eudromias morinellus* L.) — обычный вид. Нами встречено 15 экземпляров вдоль железной дороги в горной (большинство) и южной тундрах.

Черныш (*Tringa ochropus* L.) — встречается до границы распространения древесной растительности, но нами встречен в том же числе и в предгорной тундре Полярного Урала вдоль трассы железной дороги (соответственно по 2 экземпляра).

Фифи (*Tringa glareola* L.) — обычный вид в южной части исследованной территории. Нами встречено 46 особей. Причем с продвижением на север число встреченных птиц не уменьшалось, а увеличивалось. Большая их часть встречалась в нетронутых местообитаниях.

Щеголь (*Tringa erythropus* Pallas) — встречается повсеместно, но немногочислен. Нами отмечена только 1 особь (24 июля на болотце у трассы в подзоне южных тундр).

Перевозчик (*Actitis hypoleucos* L.) — известны редкие встречи на гнездовье в подзоне южных тундр. Нами встречены 2 птицы в долине р. Паюта 30 июля 1998 г.

Круглоносый плавунчик (*Phalaropus lobatus* L.) — один из самых распространенных видов. Нами отмечено 44 особи — практически исключительно в зоне строительства.

Плосконосый плавунчик (*Phalaropus fulicarius* L.) — редок по всему Ямалу. Нами 31 июля 1 особь встречена в придорожной канаве водораздельной сухой тундры (160 км трассы).

Турухтан (*Phylomachus pugnax* L.) — обычный гнездящийся вид. Нами отмечено 113 птиц, преимущественно в сухой водораздельной тундре с небольшими озерами, стаями.

Кулик-воробей (*Calidris minuta* Leisler) — самый обычный вид. Нами отмечено 155 птиц. В зоне строительства численность вида в 1,1–5,5 раза выше, чем в контроле.

Чернозобик (*Calidris alpina* L.) — распространен севернее района исследований, здесь очень редок. Нами 1 птица отмечена 25 июля у автодороги в «голове» строительства железнодорожной трассы (район оз. Хэто).

Гаршнеп (*Limnocyptes minimus* Brunnich) — обычный вид. Однако нами встречена только 1 птица в районе ст. Паюта 24 июля 1998 г.

Большой кроншнеп (*Numenius arquata* L.) — гнездование в южных тундрах установлено, но встречи редки. Нами 1 особь отмечена 24 июля в тундре к северу от долины р. Щучьей (115 км трассы).

Средний кроншнеп (*Numenius phaeopus* L.) — обычный вид в зоне исследований. Нами отмечено 3 особи (в лесотундре и южной тундре).

Большой веретенник (*Limosa limosa* L.) — отдельные залеты этого вида на север известны только в лесотундру. Нами 1 залетная птица отмечена 24 июля в предгорной тундре (100 км трассы) к югу от долины р. Щучьей.

Малый веретенник (*Limosa lapponica* L.) — встречается в районе исследований. Нами 1 птица встречена 31 июля в сухой водораздельной тундре (180 км трассы).

Средний поморник (*Stercorarius pomarinus* Temm.) — встречается в данном районе. Нами отмечено по одной птице в подзонах водораздельных и южных тундр.

Короткохвостый поморник (*Stercorarius parasiticus* L.) — обычный вид. Нами отмечено 63 особи, причем подавляющее большинство — в зоне строительства железной дороги.

Длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus* Vieill.) — обычный вид. Нами отмечено 40 экземпляров, также в основном в зоне строительства железной дороги.

Восточная клуша (*Larus heuglini* Bree) — обычный гнездящийся вид зоны исследований. Нами отмечен в количестве 137 экземпляров, при этом нет возможности однозначно судить о влиянии строительства на численность этого вида, хотя известны его антропофильные свойства.

Сизая чайка (*Larus canus* L.) — обычной является только в южной части исследованной территории. Нами отмечена до зоны южных тундр (включительно) в количестве 33 особи, обилие которых с продвижением на север снижалось.

Речная крачка (*Sterna hirundo* L.) — на север залеты известны только до лесотундры, однако нами встречена вплоть до участков типичных тундр (район оз. Хэто). Всего встречено 49 особей (в северной части — лишь 4). Большая часть встреченных птиц придерживалась мелких озер и канав (карьерных выемок, заполненных водой) зоны строительства, где ее обилие оказалось в 2,2–7,2 раза выше, чем на нетронутых участках тундры. Учитывая время работ и количество встреченных особей, можно предположить, что речная крачка может здесь даже гнездиться.

Полярная крачка (*Sterna paradisaea* Pontoppidan) — обычный гнездящийся вид. Нами встречена по всей тундре в количестве 124 особи. Обилие вида в зоне строительства незначительно превышает эту величину в контроле.

Отряд СOVOобразные.

Белая сова (*Nyctea scandiaca* L.) — обычный вид. Нами встречено 5 экземпляров, все — непосредственно в зоне строительства.

Болотная сова (*Asio flammeus* Pontoppidan) — обычный и широко распространенный вид. Нами отмечено 7 особей, в том числе 5 — в зоне строительства.

Длиннохвостая неясыть (*Strix uralensis* Pallas) — встречи в районе работ неизвестны. В этой связи встреча нами одной особи 24 июля в предгорной тундре Полярного Урала (95 км трассы) южнее долины р. Щучьей представляет большой интерес.

Отряд Воробьинообразные.

Жаворонок рогатый (*Eremophila alpestris* L.) — обычный гнездящийся вид, особенно в северной части района работ. Нами отмечена 41 особь. Численность вида в зоне строительства значительно ниже (в 1,4–3,2 раза), чем в контроле.

Береговая ласточка (*Riparia riparia* L.) — обычный гнездящийся вид для долин крупных рек и обрывистых берегов озер. Нами встречено 69 экземпляров. Причем, вопреки ожиданиям, в зоне строительства численность береговушки оказалась ниже, чем в контроле, хотя хорошо известны антропофильные свойства этого вида.

Ворон (*Corvus corax* L.) — птица повсеместно в районе исследований редкая, однако нами встречена повсюду, кроме участков типичных тундр на самом севере исследованного района (всего 27 птиц).

Серая ворона (*Corvus cornix* L.) — обычный вид для пойменных угодий Южного Ямала, однако в районе исследований редка (встречено всего 12 птиц, причем большая часть в районе ст. Обская и г. Лабытнанги).

Сорока (*Pica pica* L.) — известны залеты на север лишь до лесотундровых районов и поймы нижней Оби с ее притоками. Нами отмечена всего 1 особь в районе г. Лабытнанги.

Обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe* L.) — обычный гнездящийся вид. Нами отмечен в количестве 153 экземпляра. В зоне строительства численность каменки в 1,4–1,7 раза выше, чем в контроле.

Варакушка (*Luscinia svecica* L.) — обычный гнездящийся вид. Нами встречено 52 особи (большая часть — в кустарниках долины р. Паюга, подзона южных тундр).

Белобровик (*Turdus musicus* L.) — обычный вид. Нами отмечено 14 птиц по всему исследованному району кроме самого северного участка строительства трассы. На контрольных участках южных тундр его численность в 18 раз больше, чем в зоне строительства.

Рябинник (*Turdus pilaris* L.) — вид, обычный в южной части исследованного района, где нами и была отмечена единственная птица.

Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* L.) — обычный гнездящийся вид. Однако нами отмечено лишь 9 особей, что связано, очевидно, с сезоном работ.

Пеночка-таловка (*Phylloscopus borealis* Blas.) — обычный вид. Однако нами отмечено только 11 птиц в зоне лесотундры.

Камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus* L.) — обычный вид. Однако нами отмечена лишь 1 особь в прибрежном кустарнике у ручья в зоне лесотундры.

Белая трясогузка (*Motacilla alba* L.) — обычный гнездящийся вид. Нами отмечено 197 особей, причем численность вида в зоне строительства в 16,5 раза выше, чем в контроле.

Горная трясогузка (*Motacilla cinerea* Tunstall) — встречается в исследованном районе, особенно в юго-западной его части. Нами отмечено 7 особей в предгорных тундрах и в зоне железнодорожного строительства, напоминающей по облику предгорные тундры.

Желтоголовая трясогузка (*Motacilla citreola* Pallas) — обычный вид. Нами встречена в количестве 28 особей, причем можно отметить ее преобладание именно в зоне строительства железной дороги.

Желтая трясогузка (*Motacilla flava* L.) — обычный вид. Нами отмечено 80 птиц. В зоне строительства численность вида в 7,4–13,5 раза ниже, чем на контрольных участках тундр.

Луговой конек (*Anthus pratensis* L.) — обычный вид. Нами отмечен в количестве 184 особи. Наибольшая численность наблюдалась на нетронутых участках южных тундр, а в зоне строительства повсеместно была в 1,2–3,7 раза ниже, чем в контроле.

Краснозобый конек (*Anthus cervina* Pallas) — обычный вид. Нами встречен в количестве 209 особей, также преимущественно на нетронутых участках южных тундр. В зоне строительства численность вида оказалась в 2,7–3,3 раза ниже, чем в контроле.

Овсянка-крошка (*Emberiza pusilla* Pallas) — обычный гнездящийся вид. Нами отмечено 14 особей. В зоне строительства численность была повсеместно в 1,6–5,5 раза ниже, чем в контроле.

Дубровник (*Emberiza aureola* Pallas) — вид известен на гнездовье в подзоне южных тундр, но везде здесь очень редок. Нами 1 птица была отмечена 23 июля в лесотундре (25 км железнодорожной трассы).

Тростниковая овсянка (*Emberiza schoenicus* L.) — изредка известна на гнездовье в южной тундре. Нами отмечена только 1 особь (24 июля 1998 г.) в закустаренной долине реки в районе «головой» трассы (район оз. Хэто).

Полярная овсянка (*Emberiza pallasi* Cabanis) — в исследованном районе известны лишь единичные встречи этого вида, однако нами были зафиксированы две встречи: 25 июля — на участке типичных тундр у оз. Хэто и 30 июля — в пойме р. Паюта.

Лапландский подорожник (*Calcarius lapponicus* L.) — обычный гнездящийся вид. Нами отмечено 257 экземпляров. Численность вида повсеместно в зоне строительства трассы железной дороги была в 1,2–1,9 раза ниже, чем в контроле.

Вьюрок (*Fringilla montifrigilla* L.) — вид, обычный для лесотундровых районов исследованной территории. В этих же местах нами и были отмечены 4 особи вида.

Обыкновенная чечетка (*Acanthis flammea* L.) — обычный гнездящийся вид. Нами отмечено 30 особей, в подавляющем большинстве в нетронутых южных тундрах, по кустарникам в долинах рек.

Щур (*Pinicola enucleator* L.) — обычный вид для зоны лесотундры, где и был отмечен нами в количестве 2 особи.

3.2.3. Видовое разнообразие птиц зоны строительства железной дороги Обская — Бованенково

Основные характеристики видового разнообразия сообществ птиц различных участков строящейся трассы железной дороги Обская — Бованенково приведены в табл. 3.1. Очевидно, что существенный отпечаток на структуру видового сообщества в пределах исследованной территории накладывают ландшафтные и широтные особенности (это проявляется в отсутствии или появлении сразу большого числа видов). Однако просматривается и целый ряд закономерностей, связанных с антропогенным освоением данной территории. Так, от лесотундры до участков типичных тундр можно отметить четкий градиент возрастания антропогенной нагрузки (на юге строительные работы уже давно закончены, а на северных участках трассы идут в настоящее время, хотя и не очень высокими темпами). Это вызывает закономерное снижение показателей упругой и общей устойчивости системы [Гашев, 1998г] в этом же градиенте. Так, для общей устойчивости сообщества птиц прослеживается следующий ряд (рис. 3.1).

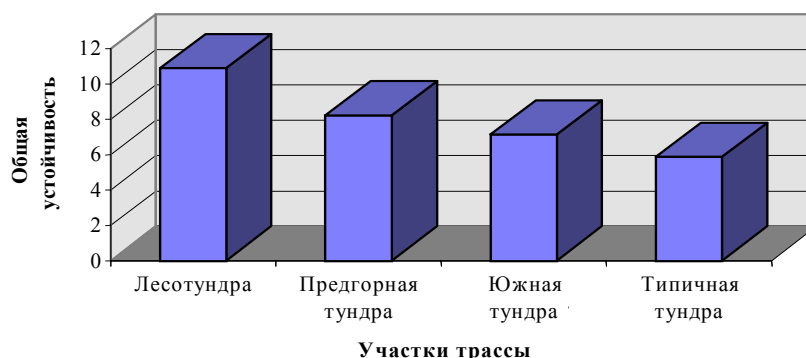


Рис. 3.1. Общая устойчивость сообществ птиц на различных участках железнодорожной трассы Обская — Бованенково.

И это несмотря на то, что относительное обилие птиц в этом же ряду возрастает (рис. 3.2). Последнее можно объяснить появлением дополнительных экологических ниш, связанных с разнообразием трансформированного ландшафта. Позднее, по мере восстановления исходных сообществ, часть из этих ниш снова исчезает, хотя ожидать полного восстановления, конечно же, не приходится, так как трасса железной дороги будет поддерживаться человеком в рабочем состоянии в течение еще длительного времени.

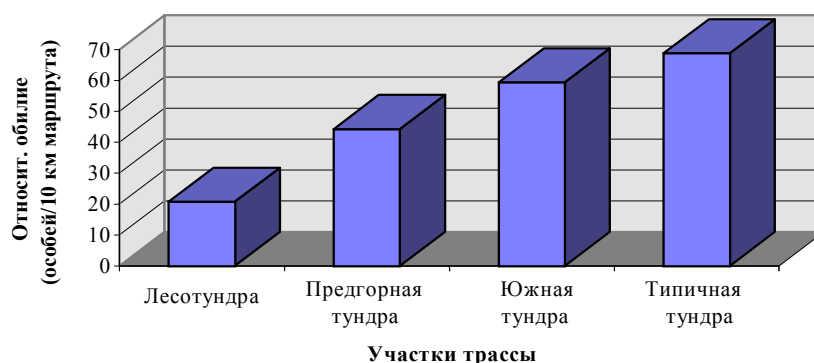


Рис. 3.2. Относительное обилие птиц на разных участках железнодорожной трассы Обская — Бованенково.

В зоне строительства трассы наблюдаются достаточно сильные отклонения от нормальных (контрольных) параметров сообщества птиц: так, несмотря на более высокие показатели видового богатства, индекс выровненности Пиелу несколько ниже контрольного, а общая устойчивость системы здесь в 1,6–2,0 раза ниже (см. табл. 3.1). В фаунистическом отношении зона строительства характеризуется появлением большего числа таких антропофильных видов птиц, как трясогузка белая, обыкновенная каменка, длиннохвостый и короткохвостый поморники, кулик-воробей, галстучник и ряд других. Именно благодаря строительству трассы в более высокие северные широты проникла речная крачка. Ранее нами отмечалось проникновение в северные широты Ямала вслед за вахтовыми поселками газовиков и строителей домового воробья

[Гашев, 1997]. В то же время антропогенный пресс на природные биогеоценозы оказывает негативное воздействие на ряд других видов. Снижается относительное обилие чернозобой гагары, морской чернети, морянки, золотистой ржанки, фифи, турухтана, рогатого жаворонка, варакушки, лугового и краснозобого коньков, овсянки-крошки и лапландского подорожника.

Соотношение негативных и позитивных процессов в орнитофауне антропогенно нарушенных ландшафтов, как видим, сильно зависит от степени антропогенной нагрузки и вызванной ею трансформации. При ухудшении качества природных биотопов сообщество обедняется, при умеренной трансформации их и появлении дополнительных экологических ниш видовое разнообразие увеличивается, а при сильной трансформации с элементами деградации природной среды — резко снижается. Этот же факт хорошо иллюстрируется данными по орнитофауне территорий газоконденсатных месторождений с разной степенью нарушенности (табл. 3.2).

Т а б л и ц а 3.2

Показатели видового разнообразия (по Ю. Одуму [1986]) мелких воробьиных (числитель) и куликов (знаменатель) при различных степенях нарушенности ландшафтов Среднего Ямала

Индекс	Степень нарушенности		
	Слабая	Средняя	Сильная
видового богатства, <i>D</i>	4,23/3,49	6,82/5,65	2,06/1,48
видового разнообразия Шеннона, <i>H</i>	1,57/1,50	2,09/1,69	1,21/1,04
видового разнообразия Симпсона, <i>R</i>	3,95/3,51	5,64/4,74	2,91/2,48
доминирования Симпсона, <i>C</i>	0,25/0,29	0,18/0,21	0,34/0,40
выровненности Пислу, <i>E</i>	-0,75/-0,77	-0,77/-0,87	-0,75/-0,75

Среди основных негативных факторов, влияющих на видовое разнообразие сообществ птиц в зоне строительства трассы железной дороги, можно назвать увеличение фактора беспокойства, наличие бродячих собак вблизи вахтовых поселков строителей и, наконец, прямое браконьерство со стороны последних (особенно от этого страдают представители отрядов Гусеобразных и Соколообразных), т. е. факторы во многом субъективного характера.

Такие же мощные средотрансформирующие факторы, как нарушение почвенно-растительного покрова, возникновение линейных и площадных промышленных объектов, захламление территории строительным и бытовым мусором, оказывают, как правило, действие, связанное с увеличением видового разнообразия птиц, само по себе редко приводящее к резкому сокращению численности каких-либо аборигенных видов, грозящему им исчезновением. Однако появление молодых сообществ птиц приводит к снижению общей устойчивости этих экосистем.

3.3. Фауна и сообщества млекопитающих антропогенных ландшафтов Ямала

3.3.1. Материалы и методика

Териофауна в юго-западной части Ямала исследовалась в 1998 году на участках лесотундры, предгорных, южных и типичных тундр, в зоне трассы строящейся железной дороги Обская — Бованенково. Кроме того, использованы материалы 1995 года по изучению териофауны Бованенковского месторождения газа и района п. Харасавэй (табл. 3.3). Учеты проводились на пробных площадях отловами с помощью капканов Геро, выставляемых в ловчие линии по 15–25 штук.

Таблица 3.3

**Распределение мелких млекопитающих в отловах по природным зонам
(в скобках — относительное обилие в особях/100 лов.-сут)**

Вид животного	Арктическая тундра, 75 лов.-сут	Типичная тундра, 125 лов.-сут	Южная тундра, 90 лов.-сут	Лесотундра, 75 лов.-сут	Всего, 365 лов.-сут
Бурозубка обыкновенная (<i>Sorex araneus</i>)	–	–	–	1(1,3)	1
Бурозубка тундряная (<i>Sorex tundrensis</i>)	1(1,3)	–	–	–	–
Мышь домовая (<i>Mus musculus</i>)	1(1,3)	–	–	10(13,3)	11
Крыса серая (<i>Rattus norvegicus</i>)	–	–	–	1(1,3)	1
Бурундук сибирский (<i>Eutamias sibiricus</i>)	–	–	–	1(1,3)	1
Полевка красная (<i>Clethrionomys rutilus</i>)	–	–	1(1,1)	1(1,3)	2
Полевка красно-серая (<i>Clethrionomys rufocanus</i>)	–	–	3(3,3)	–	3
Полевка Миддендорфа (<i>Microtus middendorffi</i>)	1(1,3)	19(15,2)	15(16,7)	–	35
Полевка-экономка (<i>Microtus oeconomus</i>)	–	–	–	1(1,3)	1
Лемминг сибирский (<i>Lemmus sibiricus</i>)	3(4,0)	–	1(1,1)	–	4
Лемминг копытный (<i>Dicrostonyx torquatus</i>)	–	–	2 (2,2)	–	2

Отлов проводился в течение одних суток. В общей сложности заложено 17 пробных площадей, отработано 365 ловушко-суток, отловлено 62 зверька. Кроме того, млекопитающие учитывались на маршрутах визуально или фиксировались следы их жизнедеятельности. На маршрутах отмечены зайцы-беляки (*Lepus timidus* L.) (в лесотундровой зоне и в долине р. Паюта, в южной тундре) и свежая нора лисицы (*Vulpes vulpes* L.) (на участке типичных тундр в районе оз. Хэто). Таким образом, в общей сложности отмечено 13 видов млекопитающих, относящихся к отрядам Насекомоядных, Зайцеобразных, Грызунов и Хищных.

Для характеристики антропогенного воздействия на сообщества млекопитающих в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково использовались только мелкие млекопитающие, отловленные на пробных площадях. Пробные площади закладывались попарно — в зоне строительства и в контроле — на трех участках трассы: в районе п. «Голова» (259 км, где проводилась отсыпка полотна под железную дорогу до 269 км), в районе п. Канары (222 км, крайняя точка функционирования железной дороги, базирование железнодорожных строителей) и в районе п. Паюта (189 км, заброшенный поселок, отстроенный несколько лет назад).

**3.3.2. Характеристика сообществ мелких млекопитающих
в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково**

Анализируя табл. 3.4, можно заключить, что в фаунистическом отношении зона строительства относительно бедна. Она представлена широко распространенным в тундре видом — полевкой Миддендорфа (*Microtus middendorffi* Poljak.) и не встречающимся в естественных биотопах этого района видом — полевкой красно-серой (*Clethrionomys rufocanus* Sund), появление которого мы связываем с искусственным

созданием каменистых россыпей (насыпь железной дороги) — типичного ее местообитания в пределах ареала.

Естественные же местообитания представлены вдвое большим числом видов (4): полевкой Миддендорфа, красной полевкой (*Clethrionomys rutilus* Pallas) и двумя видами леммингов — копытным (*Dicrostonyx torquatus* Pallas) и сибирским (*Lemmus sibiricus* Kerr). На всех пробных площадях в зоне строительства число видов оказалось меньше, чем в контроле, причем по мере увеличения антропогенной нагрузки (при продвижении к «голове» строительства) эта разница становится все сильнее, что вполне согласуется с выводами, сделанными нами и в отношении орнитофауны в зоне строительства.

Т а б л и ц а 3.4

Характеристика сообществ мелких млекопитающих в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково (обилие в особях/100 лов.-сут)

Вид животного	п. Паюта, 189 км		п. Канары, 222 км		п. «Голова», 259 км	
	Строит.	Контр.	Строит.	Контр.	Строит.	Контр.
Лемминг копытный	–	–	–	–	0,0	13,3
Лемминг сибирский	–	–	–	–	0,0	6,7
Полевка Миддендорфа	0,0	10,0	0,0	33,3	20,0	26,7
Красно-серая полевка	–	–	20,0	0,0	–	–
Красная полевка	–	–	0,0	6,7	–	–
Экологическая характеристика сообществ мелких млекопитающих						
Число видов	0	1	1	2	1	3
Процент от контроля	–	–	50,0	–	33,3	–
Обилие животных (Σ)	0,0	10,0	20,0	40,0	20,0	46,7
Процент от контроля	–	–	50,0	–	42,8	–
Сеголетки / Зимовавшие	–	1	2	2	2	0,75
Самцы / Самки	–	1	2	0,5	0,5	0,75
Инд. консервативности	–	2	1	2,5	2,5	2,7
Процент от контроля	–	–	40,0	–	92,6	–

Такая же закономерность проявляется и в отношении общего относительного обилия мелких млекопитающих в сообществе, в зоне строительства в 2 раза и более меньшего, чем в контроле.

Косвенно об ухудшении условий обитания в зоне строительства железной дороги по сравнению с ненарушенными местообитаниями может свидетельствовать и индекс консервативности в виде:

$$I_{\text{kons}} = \frac{1}{\text{кол-во сеголеток} / \text{кол-во зимовавших}} + \frac{1}{\text{кол-во самцов} / \text{кол-во самок}},$$

отражающий удельный вес в популяциях животных в сообществе мелких млекопитающих более консервативных групп: зимовавших зверьков и самок, свидетельствуя о наличии условий для оседлого образа жизни. Он во всех случаях оказался ниже в зоне строительства (см. табл. 3.4).

Эти данные могут свидетельствовать о некотором отрицательном влиянии строительства железной дороги Обская — Бованенково на фауну и экологию мелких млекопитающих (особенно в зонах сильной трансформации естественных биогеоценозов), а через них, опосредованно, возможно, и на крупных животных, в первую очередь на хищников.

3.3.3. Териофауна антропогенно-трансформированных ландшафтов газовых месторождений полуострова Ямал

Более крупные млекопитающие, такие как песец, наряду с водоплавающими птицами испытывают антропогенное воздействие, связанное с браконьерской охотой и «фактором беспокойства». Разрушение биотопов сказывается на популяции песца двояко — в снижении плотности популяций потенциальных жертв при сильном нарушении растительного покрова [Штро, 1986; Корытин и др., 1995] и в уничтожении норовиц [Штро, 1989]. Последнее оказывает наиболее негативное влияние на состояние популяции песца, поскольку количество мест, пригодных для норения, ограничено локальными участками, на которых протаивание грунта в летний период существенно выше средних величин. Кроме того, норы песцом используются на протяжении десятилетий, осваиваются постепенно, превращаясь в целые выводковые городки. Активная производственная деятельность по обустройству Бованенковского месторождения привела к потере центральной части его территории как зоны для воспроизводства песца в первую очередь за счет снижения числа мест для норения. В случае форсированной, без применения природосберегающих технологий эксплуатации других разведанных на Ямале месторождений газа ямальская популяция песца может быть поставлена на грань критического сокращения численности [Добринский, Сосин, 1995].

Два других крупных хищника исследуемого региона — волк и росомаха — по своей численности могут быть отнесены к редким. Места их обитания на Ямале, как правило, бывают приурочены к крупным скоплениям стад северного оленя, а это более северные районы; южнее р. Сядораяхи имеют место лишь отдельные заходы дикого северного оленя. Лисица, наоборот, с большой плотностью заселяет лесотундру и осваивает южную тундру лишь в годы, богатые мышевидными грызунами, проникая в более северные пределы по поймам крупных рек; ее численность также во многом лимитируется наличием мест для выведения потомства [Злобин, 1980]. Редки заходы с юга на исследуемую территорию и лося — типичного обитателя лесной зоны. Учитывая случайный характер пребывания этих видов на изучаемой территории, нельзя достоверно оценить характер влияния на них освоения газоконденсатных месторождений. То же самое можно сказать и о белом медведе, появляющемся в отдельные годы у берегов Ямала в районе устья р. Мордыяхи, м. Харасавэй и севернее.

В целом реакция разных групп животных на антропогенное нарушение ландшафта сходна. Снижение численности на слабонарушенных участках и повышение ее при нарушениях средней степени отмечено для мелких воробьиных птиц и куликов, мелких млекопитающих Среднего и Южного Ямала. Причем наиболее рельефно оно проявляется в южных районах и сглаживается к северу (табл. 3.5). Антропогенное воздействие, выраженное в нарушении растительного и почвенного покрова тундры, приводит к изменению пространственного распределения грызунов. Небольшие нарушения растительного покрова (10–15 % площади) практически не сказываются на

Т а б л и ц а 3.5

Относительное обилие мелких млекопитающих в биотопах с разной степенью антропогенной нарушенности в различных природных зонах Ямала (% к контролю)

Природная зона	Степень нарушенности		
	Слабая	Средняя	Сильная
Арктические тундры	95,0	66,7	32,5
Типичные тундры	40,0	60,0	10,0
Южные тундры	50,0	500,0	42,8
Лесотундра	84,4	190,0	15,0

размещении зверьков, но численность их снижается по сравнению с контролем. Так как качество естественных местообитаний, безусловно, снижается, снижается и экологическая емкость этих угодий. Особенно это заметно в популяциях насекомоядных (арктической, средней и малой бурозубок при безусловном доминировании первой).

На участках тундры, где поврежденная площадь (в основном в результате движения гусеничной техники, расчистки площадок под промышленные объекты с гуртованием срезанного верхнего слоя на их периферии) составляла около 50 %, отмечены существенные изменения. Нарушения почвы оказались хорошими искусственно созданными убежищами для грызунов, в результате чего численность зверьков в этих условиях выше, чем на участках со слабыми нарушениями (а в ряде случаев и по сравнению с контролем). Такую закономерность отмечают и другие исследователи [Данилов, 1989; и др.], хотя ряд из них [Черноусова, Бердюгин, 1995] указывают, что при таких степенях нарушений следы жизнедеятельности грызунов отсутствуют, с чем мы согласиться категорически не можем. При средних степенях антропогенного нарушения территории на месте прежних, уничтоженных биотопов происходит образование новых, вторичных, в результате чего повышается общее разнообразие местообитаний позвоночных. Интенсивное залужение нарушенных территорий приводит и к изменениям в видовом составе грызунов. При снижении конкуренции со стороны более интенсивно размножающихся в условиях типичных тундр леммингов по дренированным остепненным участкам увеличивается численность узкочерепных полевков, питающихся злаками. По гуртам и колеям вездеходов, где кустарниковая растительность сменяется на осоки и злаки, наблюдается увеличение численности полевки Миддендорфа, а на Южном Ямале — и полевки-экономки. Увеличение обилия и доли полевки Миддендорфа и полевки-экономки в сообществе мелких млекопитающих на слабо- и средненарушенных тундровых участках отмечают и другие авторы [Вольперт, Сапожников, 1998], подчеркивая при этом, что годовая динамика численности на этих участках синхронна с фоном.

При сильном нарушении почвенно-растительного покрова (более 80 % площади) и деградации местообитаний типичных для данной территории видов численность мелких млекопитающих резко падает, порой до нуля. В сообществах, формирующихся на месте разрушенных, абсолютным доминантом становится полевка-экономка [Там же], причем динамика численности этого вида и представленных в небольшом количестве других видов существенно отличается от контроля.

В лесотундровой зоне достаточно чувствительным к антропогенному воздействию (особенно в пригородах) видом является бурундук. В связи с преимущественно наземным образом жизни он в значительной мере подвержен прессу бродячих собак, многочисленных в северных городах и вахтовых поселках. Этот фактор существенно снижает его численность, особенно на северном пределе распространения.

В вахтовых поселках Бованенковского месторождения нами не отмечено даже типичного вида-синантропа — домовый мыши, что может быть связано с тем, что все здания здесь расположены на трубных металлических сваях и имеют металлический сварной пол-поддон. Лишь в достаточно старых обжитых поселках (п. Карской экспедиции на Харасавэе) нами отмечен этот вид. Но до настоящего времени в данном районе не появилась серая крыса — еще один типичный синантроп, свойственный поселениям человека, отмеченный нами лишь в лесотундровой зоне (в пригородных и городских биотопах Надыма, Нового Уренгоя и Тазовского).

Оценивая влияние обустройства Бованенковского месторождения на состояние единственного представителя зайцеобразных — зайца-беляка, мы можем обратиться лишь к опросным данным, полученным в 1995 году у старожилов. Эти данные свидетельствуют о том, что численность зайца на начальных стадиях освоения была в несколько раз выше и неуклонно снижается с 1988 года. С одной стороны, это может быть объяснено действительно мощным прессом на данный вид со стороны нере-

гулируемого охотничьего промысла. Но, с другой стороны, снижение численности зайца может быть вызвано и какими-то естественными причинами (например, аномально холодными летними сезонами, эпизоотиями или действием популяционных механизмов), оказавшимися существенными для вида на пределе его распространения.

Распределение в тундровых ландшафтах мелких хищников, таких как горностаи и ласка, определяется распределением и численностью грызунов. При этом в естественных условиях ласка везде более редкий вид, а в местах высокой численности горностаев может отсутствовать совсем, однако вблизи населенных пунктов и даже в строениях она замещает горностаев. Все это позволяет предположить, что по мере укрупнения вахтовых поселков, зарастания их территории травянистой растительностью и заселения грызунами будет наблюдаться увеличение удельного веса ласки в соотношении этих двух видов.

3.4. Основные закономерности трансформации фауны позвоночных в условиях освоения Ямала

Анализируя направление и степень трансформации фауны наземных позвоночных под влиянием антропогенных факторов, связанных с освоением газоконденсатных месторождений Ямала, можно заключить, что характер этих трансформаций неоднозначен и часто противоречив. Наряду с процессами обеднения фауны в результате исчезновения ряда видов на сильно нарушенных территориях имеет место и появление там же новых для данной территории видов, в первую очередь видов-синантропов и антропофильных видов. На территориях с умеренной степенью нарушенности естественных ландшафтов появление новых биотопов, увеличение общей протяженности экотонов и т. д. приводит не только к увеличению биологического разнообразия сообществ наземных позвоночных по сравнению со слабо нарушенными или ненарушенными ландшафтами, но и вызывает увеличение общего обилия организмов.

Нужно иметь в виду, что ряд фактов снижения численности или исчезновения видов животных может объясняться естественными причинами: многолетней динамикой численности видов, составляющих кормовую базу консументов более высоких порядков, многолетними колебаниями климата исследованной территории и т. д. Справедливости ради надо учитывать это и в случае появления новых или увеличения обилия некоторых резидентных видов. Для того чтобы однозначно вычленить антропогенную составляющую в процессе трансформации естественных экосистем, необходимо проведение дополнительных систематических многолетних исследований, составляющих суть работ по экологическому мониторингу.

Кроме того, необходимо отметить, что изучение воздействия освоения ГКМ на видовое разнообразие экосистем Ямала проводилось на этапе обустройства этих месторождений — этапе самого массивного и прямого воздействия на естественные ландшафты, коренным образом трансформирующего местообитания большинства видов наземных позвоночных, этапе, характеризующемся максимальным проявлением «фактора беспокойства». В дальнейшем ожидается закономерное снижение масштабов наиболее опасных и массивных видов антропогенного воздействия, восстановление нарушенного почвенно-растительного покрова, привыкание многих видов животных к присутствию человека и работе механизмов, что в конечном итоге дает возможность надеяться на сохранение многих естественных ландшафтов и их населения и возникновение новых, антропогенных ландшафтов со свойственными для них сообществами растений и животных.

4. ПАРАЗИТОФАУНА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ЯМАЛА

Целенаправленное изучение паразитофауны п-ова Ямал было начато лишь в двадцатом столетии. Оно не было последовательным в выборе времени и объектов изучения. В 1929 году на территории современной Тюменской (в то время Уральской) области работала Семидесятая гельминтологическая экспедиция под руководством К. И. Скрябина. Однако северная граница ее маршрута достигла только Обдорска (ныне Салехарда). В 30-х годах началось широкое освоение рыбных богатств Обского Севера, что вызвало интерес к паразитофауне рыб этого региона, но сама территория полуострова не была охвачена исследованиями. Они начались на Ямале лишь во второй половине 40-х годов. Первая краткая сводка о паразитах млекопитающих появилась в результате изучения мышевидных грызунов Е. М. Корзинкиной в 1946 году. У двух видов полевков и обского лемминга было выявлено 3 вида цестод. В дальнейшем исследования паразитофауны полуострова были продолжены лишь в конце 50-х — начале 60-х годов рядом ученых [Копеин, 1958; Лукашенко, Бржеский, 1959 (цит. по: [Лужков, 1963]); Лужков, 1961, 1962, 1963]. Объектами их исследований были 3 вида полевков, 2 вида леммингов и песец. У них найдены представители трех крупных таксонов — трематоды, цестоды и нематоды. В последующие годы круг изучаемых хозяев паразитов расширился. В него вошли человек, северный олень, горноста́й, птицы и рыбы [Шпилько, 1966, 1967; Дроздов, Шпилько, 1969; Золотухин, 1969; Сердюков, 1970, 1979; Клебановский и др., 1974; Солопов, 1982; Осипов, 1984; Сафиуллин и др., 1998].

В настоящее время у обследованных на Ямале животных выявлено 72 вида эндопаразитов (табл. 4.1, 4.2). Из них к простейшим относятся 3 вида, к скребням — 3, пиявкам — 1, моногенеям — 2, трематодам — 6, цестодам — 29, нематодам — 24, ракообразным — 2, к насекомым — 2 вида. Наибольшее число видов паразитов обнаружено у млекопитающих — 51 (70,8 %); у рыб найдено 24 (33,0 %), у птиц — 4 (5,5 %) вида. Однако это не означает, что большинство паразитов на полуострове приспособлено к обитанию в организме млекопитающих. В состав исследованных представителей фауны позвоночных животных входит всего 18 видов. В то время как териофауна полуострова представлена 38 достаточно распространенными видами [Природная среда Ямала, 1995], из них исследованы лишь 8, из 109 видов орнитофауны — 4, из 28 видов ихтиофауны — 6; исследования по паразитофауне пресмыкающихся, земноводных и беспозвоночных Ямала неизвестны. В это же время ихтиопаразитологами только у рыб в Обь-Иртышском бассейне выявлено 313 видов паразитов [Титова и др., 1971]. Таким образом, паразитофауна п-ова Ямал остается очень слабо изученной.

Т а б л и ц а 4.1

**Число видов гельминтов и насекомых (оводов), паразитирующих
у позвоночных животных п-ова Ямал**

Виды	Число видов			
	трематод	цестод	нематод	насекомых
Млекопитающие:				
Сибирский лемминг		4	1	
Копытный лемминг		2	1	
Узкочерепная полевка		4	2	
Полевка Миддендорфа		2		
Рыжая полевка		1		
Песец	2	8	7	

Виды	Число видов			
	трематод	цестод	нематод	насекомых
Горностай			1	
Северный олень	1	8	12	2
Человек	1	3	4	
Птицы:				
Чернозобая гагара		1		
Серебристая чайка		1		
Крчка полярная		1		
Поморник средний		1		
Рыбы:				
Ряпушка сибирская	3	4	3	
Омуль северный		2		
Хариус сибирский		2		
Пелядь		2		
Щука		1		
Ерш		1		

Т а б л и ц а 4.2

Видовой состав паразитов позвоночных животных на Ямале

Таксоны паразитов	Хозяева		
	Млекопитающие	Птицы	Рыбы
Подцарство Protozoa			
Тип Ciliophora Doflein, 1901			
Класс Pleurostomata Schewiakoff, 1896			
<i>Hemiophrus branchiarum</i> (Wenrich, 1924)			ряпушка
Тип Chidosporidia			
Класс Muxosporidia Butschli, 1881			
<i>Henneguya zschokkei</i> (Gurley, 1894)			ряпушка
Protozoa incertae sedis			
<i>Dermocystidium</i> Salmonis (Davis, 1947)			ряпушка
Подцарство Metazoa			
Тип Plathelminthes			
Класс Monogenea Bychowsky, 1937			
<i>Discocotyle sagittata</i> (Leuckart, 1842)			ряпушка
<i>Tetraonchus</i> sp.			ряпушка
Класс Acanthocephala			
<i>Neoechinorhynchus crassus</i> (Van Cleave, 1919)			ряпушка
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Muller, 1780)			пелядь
<i>Metechinorhynchus salmonis</i> (Muller, 1780)			ряпушка
Тип Annelida			
Класс Hirudinea			
<i>Piscicola geometra</i> (Linnaeus, 1761)			ряпушка
Тип Plathelminthes			
Класс Trematoda Rudolphi, 1808			
<i>Plagiorchis massino</i> Petrow et Tichonov, 1927			
<i>Paramphistomum cervi</i> Lecler, 1790			
<i>Opisthorchis felineus</i> Rivolta, 1884	песец северный олень песец		(елец, язь, голян Чекановского, голян озерный)
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i> (Rudolphi, 1809)		(гагары, чайки)	ряпушка
<i>Ichthyocotylurus pileatus</i> (Rudolphi, 1802)		(гагары, чайки)	ряпушка (пелядь) ряпушка
<i>Phyllodistomum conostomum</i> (Ollsen, 1876)			ряпушка
Класс Cestoda Rudolphi, 1808			
<i>Diphyllobotrium latum</i> , L.	человек (волк, песец, бурый медведь, лисица)		щука, ерш (окунь, налим)
<i>Diphyllobotrium detremum</i> (Creplin, 1825)		чернозобая гагара (красно- зобая гагара)	пелядь, ряпушка, омуль, хариус (корюшка, сиг, голец)

Продолжение т а б л. 4.2

Таксоны паразитов	Хозяева		
	Млекопитающие	Птицы	Рыбы
<i>Diphyllobotrium dendriticum</i> (Nitzsch, 1824)	(человек, песец)	серебристая чайка, крачка полярная, поморник средний (сизая, озерная чайка, крачка полярная, поморник короткохвостый, ворон)	пелядь, омуль, хариус (чир, муксун, сиг-пыжьян, голец)
<i>Mesocestoides</i> sp. <i>M. lineatus</i> (Goeze, 1782)	песец (лисица, волк, рысь, полевка-экономка, красная полевка)		
<i>Catenotaenia pussila</i> (Goeze, 1782)	рыжая полевка (узкочерепная полевка)		
<i>Moniezia expansa</i> Blanchard, 1891	северный олень		
<i>Moniezia M. benedeni</i> Blanchard, 1891	северный олень		
<i>Moniezia rangifirina</i> Kolmacov, 1938	северный олень		
<i>Moniezia baeri</i> Skrjabin, 1931	северный олень		
<i>Taenia crassiceps</i> (Zed., 1800)	песец (лисица, полевка красная, узкочерепная полевка)		
<i>Taenia polyacantha</i> Leuck., 1856	песец, обской лемминг, узкочерепная полевка (лисица)		
<i>Taenia hydatigena</i> (larva) Pallas, 1766	песец, северный олень (рысь, волк, ондатра)		
<i>Taenia krabbei</i> (larva) Moniez, 1879	песец, северный олень		
<i>Taenia paranchimatos</i> (larva) Puschmencov, 1945	северный олень		
<i>Taenia pisiformis</i> Bloch, 1780	песец		
<i>Taeniarynchus saginatus</i> Goeze, 1782	человек, северный олень		
<i>Paranoplocephalata arctica</i> Kirschenblat, 1946	полевка Миддендорфа		
<i>Tetratirotaenis polyacantha</i> Leuckart, 1856	песец (лисица, полевка красная)		
<i>Hymenolepis horrida</i> (Linstow, 1901)	обской и копытный лемминги, узкочерепная полевка (полевка-экономка, красная полевка)		
<i>Echinococcus granulosus</i> (larva) Batsch, 1786	северный олень		
<i>Alveococcus multilocularis</i> (larva) (Batsch, 1786)	песец, обской лемминг, узкочерепная полевка (копытный лемминг)		
<i>Paranoplocephala omphaloides</i> (Hermann, 1783)	обской и копытный лемминги, узкочерепная полевка (ондатра, полевка-экономка, полевка красная, белка)		
<i>Triaenophorus crassus</i> (Forel, 1868)			ряпушка
<i>Proteocephalus exiguus</i> (La Rue, 1911)			ряпушка
<i>Hymenolepis nana</i>	человек		
<i>Cyathocephalus truncatus</i> (Pallas, 1781)			ряпушка

Таксоны паразитов	Хозяева		
	Млекопитающие	Птицы	Рыбы
Тип Nemathelminthes Класс Nematoda Rudolphi, 1808 <i>Ostertagia polarica</i> (Puschmencov, 1937) <i>Ostertagia petrovi</i> (Puschmencov, 1937) <i>Ostertagia tatiani</i> (Puschmencov, 1937) <i>Ostertagia trifurcata</i> (Ranson, 1907) <i>Ostertagia</i> sp. (Skrjabin, 1929) <i>Nematodirus skrjabini</i> (Mizkewitsch, 1929) <i>Nematodirus tarandi</i> (Hadwen, 1922) <i>Nematoderella longissimespiculata</i> (Skrjabin et Schikhobalova, 1952) <i>Dictyocaulus eckerti</i> , (Skrjabin, 1931) <i>Elaphostrongilus rangiferi</i> (Mizkewitsch, 1958) <i>Mesistocirrus digitalis</i> (Raillietey Herry, 1912) <i>Trichocephalus baskakowi</i> (Mizkewitsch, 1959) <i>Syphacia</i> sp. (<i>S. obvelata</i>) (Rudolphi, 1802)	северный олень северный олень северный олень северный олень северный олень северный олень северный олень северный олень северный олень северный олень северный олень узкочерепная полевка (человек, ондатра, полевка Миддендорфа, полевка водяная, полевка-экономка, полевка красная)		
<i>Heligmosomum hudsoni</i> (Cameron, 1937)	копытный и обской лемминги, узкочерепная полевка		
<i>Trichinella spiralis</i> (Owen, 1835) <i>Cylicospirura skrjabini</i> (Koslov, Ovsjankova et Radkewitsch, 1964) <i>Ancylostoma caninum</i> (Ercolani, 1859) <i>Toxoscaris leonina</i> (Linstow, 1902) <i>Spirocerca lupi</i> (Rudolphi, 1809) <i>Uncinaria stenocephala</i> (Railliet, 1884) <i>Crenosoma vulpis</i> (Dujardin, 1845) <i>Philonema sibirica</i> (Bauer, 1946) <i>Cystidicola farionis</i> (Fischer, 1798) <i>Contracaecum</i> sp. (<i>C. aduncum</i> Rudolphi, 1802)	песец песец (лисица) песец (лисица) песец (лисица) песец (лисица)		ряпушка ряпушка ряпушка
Тип Arthropoda Класс Crustacea J. Lamarck, 1801 <i>Achtheres extensus</i> (Kessler, 1868) <i>Salmincola extumescens</i> (Gadd, 1901)	человек человек человек		ряпушка ряпушка, пелядь
Класс Insecta <i>Oedemagena tarandi</i> L. <i>Cephenemyia trompe</i> Modeer	северный олень северный олень		

Примечание. В скобках указаны виды животных, у которых данные паразиты были найдены в других регионах.

Паразитологическими исследованиями охвачены в основном хозяйственно важные и самые многочисленые на Ямале виды животных. Это грызуны, песец, домашний северный олень. Наибольшей численностью (со значительными ее циклическими колебаниями) отличаются популяции грызунов. Доминирующими видами до начала 80-х годов были сибирский лемминг и полевка Миддендорфа [Балахонов, Штро, 1995]. В начале 90-х годов их сменили копытный лемминг и узкочерепная полевка. У последней паразитирует наибольшее число найденных видов гельминтов (см. табл. 4.1).

Для леммингов и узкочерепной полевки характерна сходная паразитофауна цестод и нематод, что связано со сходством экологии и морфологии этих видов (табл. 4.2). В отличие от лемминга, у полевки узкочерепной встречается еще нематода *Syphacia obvelata*, типичный паразит грызунов родов *Microtus* и *Ondatra*. Не отмечена

у других грызунов и цестода *Taenia polyacantha* (larva), которая на личиночной стадии паразитирует у этих видов. Все выявленные паразиты, кроме *T. polyacantha*, имеют прямой цикл развития. Поступают они в организм хозяина с загрязненной водой и пищей. У полевки Миддендорфа были найдены две цестоды. Одна из них (*Paranoplocephalata arctica*) обнаружена только у нее. Цестода *Catenotaenia pussila* была выявлена Е. М. Корзинкиной [1946] у рыжей полевки. Это одна из первых находок паразита у грызунов на Ямале. До этого момента и после рыжих полевков никто на полуострове не находил. Данный вид характерен для таежной зоны. Вероятно, автор неправильно определил вид. Скорее всего, это могла быть красная полевка.

Из хищных млекопитающих были исследованы горностай и песец. У первого вида отмечено паразитирование лишь одной нематоды *Trichinella spiralis*. Для этого гельминта горностай является окончательным хозяином, а промежуточными могут быть полевки Миддендорфа и узкочерепная. Особенностью гельминтофауны белого песца на п-ове Ямал является преобладание в ней цестод (8 видов) и нематод (7 видов). Зараженность песцов первыми может достигать 97,0 % и вторыми — 94,1 % [Лужков, 1962, 1963, 1964]. Доля ленточных червей в общем количестве выделенных от песцов гельминтов составляет 97,5 %. Большая часть паразитирующих у песца цестод (5 видов) относится к роду *Taenia*, имеющих в цикле развития дополнительных промежуточных хозяев. К ним относятся северный олень и грызуны. Песец для данных гельминтов служит окончательным хозяином, заражаясь ими при питании промежуточными хозяевами. Сходный цикл развития и промежуточных хозяев имеют и паразитирующие у песцов цестоды *Alveococcus multilocularis* и *Tetratirotaenia polyacantha*. Зараженность песца первым гельминтом достигает 61,8–73,7 % [Лужков, 1962; Шпилько, Клебановский, 1969], а вторым 86,4 % [Лужков, 1962]. Гораздо сложнее протекает жизненный цикл паразита песцов *Mesocestoides lineatus*. Он развивается при участии первых промежуточных хозяев — панцирных клещей рода *Scheloriates* и вторых — амфибий, рептилий, птиц и грызунов. Экстенсивность инвазии этим паразитом достигает лишь 1,7 %.

Среди паразитирующих у песца нематод доминируют гельминты с прямым циклом развития, к ним относятся *Toxoscaris leonina*, которая выявлена у 92,4 % песцов, *Ancylostoma caninum* — у 1,7 %, *Uncinaria stenocephala* — 11,0 % соответственно и *Cylicospirura skrjabini* [Лужков, 1962]. Остальные паразиты развиваются с участием промежуточных хозяев. Для *Spirocerca lupi* ими являются жуки, а для *Crenosoma vulpis* наземные панцирные моллюски родов *Agriolimax* и *Arion*. Зараженность песцов составляла 9,3 и 0,8 % соответственно [Лужков, 1962]. В жизненном цикле *T. spiralis* принимают участие, как уже отмечалось, грызуны. У песцов эта инвазия отмечена лишь в единичных случаях [Лукашенко, Бржеский, 1959, 1963 (цит. по: [Лужков, 1963])]. Из трематод отмечены два вида, одного из которых А. Д. Лужков [1962] определяет его как *Plagiorchis massino* Petrow et Tichonov, 1927. По определителю трематод К. И. Скрябина [1950], указанное название гельминта дается как синоним *P. brauni* Massino, 1927. Данный вид был выявлен у куликов и галок, но промежуточные хозяева не установлены. Однако уже в 1963 году во втором томе книги «Строительство гельминтологической науки и практики в СССР» он вновь выделил его в самостоятельный вид. По сводке автора, описавшего этот вид, он встречается у собак и кошек. Второй вид трематод из сем. *Opisthorchidae* (*O. felineus*), встречающийся у песцов на Ямале, широко распространен среди плотоядных и околотовных млекопитающих в Обь-Иртышском бассейне. Зараженность этим паразитом песцов в бассейне реки Сехи достигает 1,1–6,8 % [Золотухин, 1969; Дроздов, Шпилько, 1969].

Из всех млекопитающих наиболее изучена паразитофауна северного оленя. Однако некоторая часть исследований проводилась на территории так называемой Обдорской тундры куда входит и Ямал. Поэтому кроме материалов с непосредственным указанием Ямала мы сочли возможным использование и этих работ. У северного оле-

ня выявлено самое большое разнообразие паразитов — 23 вида [Демидов, 1987; Сафиуллин и др., 1998]. Из них лишь один вид — *Paramphistomum cervi* [Сафиуллин и др., 1998] — относится к классу трематод. В цикле его развития участвуют промежуточные хозяева — моллюски рода *Planorbis*, а дефинитивными хозяевами служат северные олени и крупный рогатый скот. Однако, по данным литературы, моллюски этого рода на полуострове не зарегистрированы. Очевидно, инвазия оленей могла произойти на территории южнее Ямала в период кочевков. Другой, более многочисленной группой паразитов, насчитывающей 8 видов, являются цестоды. Они представлены тремя группами. В первую входят 4 вида рода *Moniezia*, для которых северный олень служит дефинитивным хозяином. Данные гельминты развиваются при участии промежуточных хозяев — орибатидных клещей *Schelorbitates vigatus*, *Oribatula tibiatus* и др. Причем заражаются олени в основном 5–6 месячного возраста. Вторая группа состоит из трех видов рода *Taenia*. Для данных цестод олень является промежуточным хозяином, а песец, как отмечалось выше, окончательным. Промежуточным хозяином северный олень является и для другой цестоды — *Echinococcus granulosus*, зараженность которой достигает 5,6 % [Шпилько, 1969]. Отмечается также высокая зараженность оленей цестодой *Teniarynchus saginatus*, паразитирующей у них на личиночной стадии, финны которой локализуются в головном мозге оленей. Экстенсивность инвазии оленей этим гельминтом в отдельных стадах может достигать 20–80 % [Фаттахов, 1996].

Самая многочисленная группа паразитов северных оленей (12 видов) относится к классу нематод, из них пять видов — к роду *Ostertagia*, два — к роду *Nematodirus*, остальные 4 рода представлены одним видом каждый. Все они развиваются прямым путем. Среди них лишь *Elaphostrongilus rangiferi* имеет промежуточных хозяев — наземных моллюсков, которые случайно с пищей попадают в организм окончательных хозяев. Все указанные виды в данном регионе были найдены только у оленей. Кроме перечисленных выше паразитов у северных оленей отмечены случаи заражения возбудителем пентастомоза [Бессонов и др., 1998] с неопределенным систематическим положением и не выясненным до конца циклом развития. Взрослые формы локализуются в дыхательных путях, а промежуточные встречаются в мышечной ткани и головном мозге. Окончательными хозяевами являются плотоядные млекопитающие, крупный и мелкий рогатый скот, промежуточными служат также домашний скот (в частности, северные олени) и грызуны. Концентрация паразита в организме оленей происходит в головном мозге.

Наиболее системные и обширные работы были проведены по изучению заболеваний северных оленей, вызываемых личинками оводов. По данным Н. В. Солопова (1982), зараженность диких оленей личинками *Oedemagena tarandi* в 80-е годы составляла $43,3 \pm 4,1$ % и *Cephenemyia trompe* $28,1 \pm 3,2$ % соответственно. В последнее десятилетие уровень инвазии оленей несколько повысился для *O. tarandi* до $58,5 \pm 1,7$ % и для *C. trompe* до $46,2 \pm 6,6$ % [Бойков, 1999].

Большинство видов птиц Ямала относится к перелетным, их паразиты не вполне характеризуют местную паразитофауну. Целенаправленных работ по изучению паразитофауны птиц на полуострове не проводилось. Только в конце 60-х годов в результате исследований очагов дифиллоботриоза у птиц были выявлены два вида гельминтов из рода *Diphyllobotrium* [Сердюков, 1970, 1979]. Они имеют сложный жизненный цикл, который включает в себя дефинитивного, первого и второго промежуточного хозяев. К окончательным относятся птицы и млекопитающие, так: *D. detremum* выявлен у чернозобой гагары, а *D. dendriticum* у серебристой чайки, крачки полярной и у поморника среднего. Первым промежуточным хозяином для этих гельминтов являются веслоногие ракообразные, вторым — рыбы сем. *Salmonidae*. Исследователи отмечали, что найденные у птиц дифиллоботрииды в большинстве были неполовозрелыми. Этот факт указывает на местное заражение птиц.

Большая группа паразитов была выявлена у рыб (22 вида). В отличие от других исследованных животных, у рыб зарегистрированы паразиты самых разнообразных систематических групп высших порядков. Это простейшие, моногенеи, ракообразные, пиявки, трематоды, цестоды, нематоды и скребни. У паразитов трех последних таксономических категорий (10 видов) в жизненном цикле участвуют ракообразные. Для трематод (3 вида) промежуточными хозяевами служат представители класса *Mollusca*. Развитие остальных проходит без промежуточных хозяев. Основной особенностью паразитофауны исследованных рыб Ямала является то, что ее представители не проявляют строгой и узкой специфичности к хозяину. Это один из важнейших признаков принадлежности паразитофауны рыб полуострова к арктическому пресноводному комплексу, который является самым молодым среди фаунистических комплексов [Пугачев, 1984, 1990]. Из 22 паразитов 18 относится к нему, остальные 4 — к бореальному. Последнее обстоятельство указывает на связь паразитофауны водоемов полуострова с континентальными водоемами.

Наиболее глубоко была изучена паразитофауна ряпушки (20 видов). У нее найдены все вышеперечисленные систематические группы паразитов. Из них 50 % видов относится к гельминтам, в цикле развития которых участвуют промежуточные хозяева (см. табл. 4.2). Развитие с промежуточными хозяевами проходит и у 3 видов скребней. Только 35 % паразитов ряпушки имеют прямой цикл развития. Выявленные паразиты типичны для сиговых рыб Палеарктики. У пеляди найдено 4 вида паразитов, у хариуса и омуля по два вида. Вероятно, что у данных рыб могут встречаться также и другие виды паразитов, найденные у ряпушки. Только у щуки и ерша отмечены плероцеркоиды вида *D. latum*. Зараженность ряпушки отдельными видами гельминтов может быть очень высокой и достигать 90 % по *Diphyllobotrium ditremum*, 100 % по *Ichthyocotylurus erraticus* [Осипов, 1984].

В составе паразитофауны полуострова есть виды, которые могут встречаться у человека. Почти все они, кроме возбудителя пентастомоза, относятся к гельминтам. Для восьми из них человек является дефинитивным хозяином и лишь для четырех промежуточным. Основные занятия жителей п-ова Ямал — оленеводство, охота и рыболовство. Эти виды деятельности и служат главной причиной заражения возбудителями гео- и биогельминтозов. Наиболее распространенным заболеванием является тениаринхоз. Личиночная стадия возбудителя *Teniarynchus saginatus*, вызывающая цистицеркоз (финноз) северных оленей, обуславливает широкое распространение его среди местного населения. Зараженность им оленеводов в 60–70-е годы ежегодно регистрировалась на уровне 60–80 человек [Отчеты ТНИИКИП; Фаттахов, 1996], а среди всего коренного населения Ямало-Ненецкого округа она достигала 7,2–14,4 % [Шпилько, 1966; Клебановский и др., 1974]. Обработка шкур диких животных и постоянный контакт с собаками приводят к заражению онкосферами двух видов цестод — *Alveococcus multilocularis* и *Echinococcus granulosus*. Патолого-анатомическими и серологическими методами эти инвазии выявляются у местного населения.

Другой причиной заражения людей гельминтами является употребление в пищу сырой и недостаточно обработанной рыбы. Заражение тем или иным паразитом зависит от принадлежности рыб к определенной систематической группе. Через рыб сем. *Cyprinidae* происходит инвазирование личинками (метацеркариями) *O. felineus* — возбудителя описторхоза. Заболеваемость оленеводов и рыбаков в 1984 году на Ямале составляла 4,7 % [Золотухин и др., 1987]. Хищные рыбы, куда могут входить представители различных семейств, служат источниками инвазии плероцеркоидами *D. latum* — возбудителя дифиллоботриоза. Заражение коренного населения этим гельминтом достигает 8,5 % [Золотухин и др., 1987]. Рыбы из семейства *Salmonidae* являются носителями плероцеркоидов вида *D. dendriticum*, которые также вызывают заболевание дифиллоботриозом.

Кроме рыб источником заражения гельминтозами может быть и мясо диких животных, таких как медведи. Оно является источником личинок *Trichinella spiralis* — возбудителя трихинеллеза. Бурый медведь — редкий для полуострова вид, однако исключить его нельзя: в зоне тайги он является основным источником этой инвазии для населения. На севере Ямала им может быть белый медведь. Существует значительный риск заражения людей нематодой *Toxoscaris leonina*. Для населения источником инвазионного начала служат собаки. Уровень зараженности населения, постоянно контактирующего с этими животными, может быть очень высоким. Такое предположение основано на примерах из других регионов. Еще один вид нематод — *Syphacia obvelata*, который встречается на Ямале у узкочерепной полевки, может паразитировать и у человека. В последние десятилетия отмечается рост численности популяций этого грызуна, что, естественно, может повлиять на эпизоотологическую и эпидемиологическую ситуацию по данному патогену на полуострове.

Необходимо особо отметить ряд гельминтозов, возбудители которых могут паразитировать только у человека. К ним относятся *Hymenolepis nana*, *Ascaris lumbricoides*, *Trichocephalus trichiurus* и *Enterobius vermicularis*. Развиваются они без промежуточных хозяев и приурочены к населенным пунктам. Они широко распространены во всех регионах и не являются эндемичными на Ямале, будучи завезенными с материка. Тем не менее уровень инвазии ими в отдельных поселках может быть очень высоким. Так, заболеваемость энтеробиозом в поселках Сеяха и Новый Порт в 60-е годы колебалась от 28 до 35 % среди школьников и 4–10 % среди взрослых (Отчеты ТНИИКИП).

Таким образом, характерной чертой паразитофауны позвоночных Ямала является отсутствие узкой специфичности как в отношении промежуточных, так и дефинитивных хозяев. Наиболее глубоко изучен состав паразитов самых ценных в хозяйственном отношении животных — северного оленя и песца. Обнаруженные у северного оленя гельминты не найдены больше ни у одного другого вида позвоночных. Большая часть (60,0 %) его паразитов не имеет промежуточных хозяев в цикле развития, однако некоторые из гельминтов могут быть связаны пищевой цепью с плотоядными млекопитающими. Возможно, последние просто еще не выявлены, ввиду малого количества исследованного материала.

Самая многочисленная группа паразитов оленя — нематоды, из которых лишь один вид имеет в жизненном цикле промежуточных хозяев. Остальные относятся к геогельминтам, то есть на определенной стадии развивающимся в окружающей среде. Численность другой группы — цестод — меньше в полтора раза, для них характерны более сложные биоценотические связи. Развитие половины из них связано с пищевой цепью, в которую входят северный олень и плотоядные; для последних олень является жертвой, а для паразитов промежуточным хозяином. Другая половина паразитов использует оленя уже как дефинитивного хозяина, но связь его с промежуточными хозяевами (орибатидными клещами) в значительной степени носит случайный характер. С достаточным основанием можно предположить, что уровень инвазии северного оленя, вызванной нематодами и цестодами первой из указанных групп, будет наиболее высоким. Это связано с тем, что заражаемость нематодами обусловлена распространением их на пастбищах, а цестодами — частым контактом с их основным окончательным хозяином (собаками).

Несмотря на отсутствие исследований лося на полуострове следует ожидать, что у него также могут встречаться отдельные паразиты, которые используют в цикле развития пищевую цепь «хищник — жертва». С большой долей вероятности можно предполагать отсутствие многих паразитов с прямым циклом развития, что связано с различием в питании и биотопах лося и оленя.

Большинство паразитов песца (75 %) имеет сложный цикл развития. Для некоторых он является единственным дефинитивным хозяином, промежуточными хозяе-

вами служат грызуны или северный олень. Циркуляция их в природе также основана на трофических связях хозяев. Этим обусловлена более высокая инвазия песцов такими гельминтами по сравнению с гельминтами развивающимися без промежуточных хозяев. Следует ожидать, что паразитофауна других крупных плотоядных, в том числе и домашних собак, имеет тот же состав паразитов.

Большое сходство наблюдается в составе паразитов разных видов грызунов. Почти полное его совпадение отмечается у сибирского лемминга и узкочерепной полевки. Хотя у копытного лемминга и не зарегистрирован вид *Alveococcus multilocularis* (larva), при большем объеме исследованных он также может быть обнаружен. Некоторые паразиты, отмеченные у грызунов как промежуточных хозяев, могут встречаться в половозрелой стадии у плотоядных, в частности у песца, лисицы, волка, горностая. Как правило, это характерно для цестод, у которых промежуточные и definitive хозяева связаны трофической цепью.

Выявленная паразитофауна птиц состоит из гельминтов, типичных для Палеарктики. Инвазия ими происходит на территории полуострова, где есть все звенья паразитарной цепи. Приведенные в табл. 4.2 цестоды могут встречаться не только у названных, но, очевидно, и у всех рыбоядных птиц.

Паразитофауна рыб полуострова по видовому составу практически совпадает с паразитофауной нижней части Обь-Иртышского бассейна. Несомненно, что она была сформирована в процессе миграций рыб, в силу чего многие паразиты млекопитающих, переносчиками которых являются рыбы, смогли проникнуть на Ямал.

В целом можно отметить, что установленный состав паразитофауны п-ова Ямал не имеет эндемичных видов. Все паразиты являются мигрантами из Обского бассейна. При более полном исследовании паразитофауны Ямала следует ожидать, что она будет беднее, чем в прилегающем к нему Обском бассейне из-за более суровых условий окружающей среды. Это прежде всего относится к видам, имеющим обязательные фазы развития во внешней среде.

5. ДОННАЯ ФАУНА ОБСКОЙ ГУБЫ

Одна из крупнейших рек нашей страны Обь при впадении в Карское море у восточного побережья Ямала образует сильно развитую обширную пресноводную систему. Она включает в себя хорошо выраженную дельту с архипелагом тундровых островов и с многочисленными отмелями — салмами и барами, и собственно Обскую губу — эстуарий Карского моря. На востоке от Обской губы ответвляется Тазовская губа.

Эстуарии имеют большой интерес для науки как с точки зрения их уникальной биологической активности, так и в связи с тем, что они являются районами активной деятельности человека. Особенностью Обской губы, как северного эстуария, является легкая уязвимость ее природы и медленные процессы восстановления исходного состояния. Это водоем со своеобразными гидрологическими, гидрохимическими и гидробиологическими условиями. Речной сток Оби вступает здесь во взаимодействие с холодными солеными водами Карского моря, что налагает свой отпечаток на состав, распределение, количественные показатели и условия жизни обитающих в эстуарии организмов. Обская губа имеет большое рыбохозяйственное значение как место зимовки, размножения и нагула промысловых рыб. Весь рыбохозяйственный фонд Западной Сибири включает в себя 20,5 млн га, из них 7,5 млн га приходится на долю эстуарных водоемов побережья Карского моря [Гундризер и др., 1982].

Такой крупный уникальный эстуарный водоем довольно слабо изучен в гидробиологическом отношении, особенно его средняя и северная части. Почти полностью отсутствуют данные, характеризующие зимний гидробиологический режим Обской губы, хотя большую часть года водоем находится подо льдом. Остается открытым вопрос о границах проникновения солоноватоводных и морских организмов на юг Обской губы. Большой интерес представляет изучение современного состояния фауны реликтовых ракообразных, четыре представителя которой обитают в Обской губе.

Комплексные гидробиологические исследования в эстуарии Оби проводились СибрыбНИИпроектом с 1981 по 1996 годы. Авторами настоящей работы собран обширный материал по зообентосу Обской и Тазовской губ на научно-исследовательских судах Амдерминской гидрометеослужбы «Наблюдатель», «Шельф», «Амдерма», а также на судне СибрыбНИИпроект РС-173. Данные за 1986 и 1993 годы любезно предоставлены Ханты-Мансийским отделением СибрыбНИИпроекта. Пробы отбирались на двух участках в дельте Оби — у п. Салемал и на Надымском баре, на шести разрезах в южной части Обской губы и на четырех разрезах в ее северной части; в устье Тазовской губы и на трех ее участках (рис. 5.1). На каждом разрезе выполнялось по 3–5 станций, пробы отбирались дночерпателем Петерсена (0,025 м²), организмы фиксировались 70 % спиртом. Исследованиями была охвачена почти вся русловая часть Обской и Тазовской губ, мелководья дельты Оби, а также прибрежные участки средней части Обской губы в различные сезоны года.

В результате исследований в зообентосе Обской и Тазовской губ определено более 130 видов и групп беспозвоночных различного таксономического ранга. Принимая во внимание, что пробы отбирались количественными орудиями сбора, а также то, что не все организмы были определены до вида, можно полагать, что донная фауна эстуария Оби еще более разнообразна и по числу видов не уступает эстуариям других сибирских рек.

Сравнение с исследованиями 40–60-х годов показало, что списки видов совпадают, а благодаря более детальному систематическому изучению донной фауны, они значительно расширились. Так, в работе Ц. И. Иоффе [1947] для южной части Обской губы указано 56 видов зообентоса, А. С. Лещинской [1962] — около 40 видов. Видовой состав зообентоса Обской губы за период исследований 1981–1985 годы был опубликован ранее [Кузикова и др., 1989]. В настоящее время список пополнился более чем 50 видами (табл. 5.1).



Рис. 5.1. Расположение гидробиологических станций в Обской и Тазовской губах.

Видовой состав зообентоса Обской и Тазовской губ
(дополнение к списку видов 1981–1985 годы)

Виды и таксоны	Обская губа	Тазовская губа
Тип PLATHELMINTHES		
Класс Turbellaria		
<i>Tricladida</i> n. det.	+	+
Тип NEMERTINI	+	
Тип ANNELIDA		
Класс Polychaeta		
<i>Ariciidae</i> n. det.	+	
<i>Cirratulidae</i> n. det.	+	
<i>Maldanidae</i> n. det.	+	
<i>Sabellidae</i> n. det.	+	
<i>Artacama</i> Malm.	+	
Класс Oligochaeta		
<i>Iliodrilus grimmi</i> Hrabe	+	
Тип MOLLUSCA		
Класс Gastropoda		
<i>Valvata sibirica</i> Midd.	+	
<i>V. ambigua</i> West.	+	
<i>V. piscinalis</i> (O. F. Müll.)		+
<i>Littorina</i> Ferussae	+	
<i>Lora</i> Gistel	+	
<i>Cylichna alba</i> (Brown)	+	
Класс Bivalvia		
<i>Sphaerium nucleus</i> (Studer)	+	+
<i>S. corneum</i> (L.)	+	
<i>Arca glacialis</i> Gray	+	
<i>Cardium</i> L.	+	
<i>Cyrtodaria kurriana</i> Duncer	+	
Тип TENTACULATA		
Класс Bryozoa		
<i>Cristatella mucedo</i> Cuvier	+	
Тип ARTHROPODA		
Класс Crustacea		
<i>Mesidothea sibirica</i> (Birula)	+	
<i>Lysianassidae</i> n. det.	+	
<i>Byblis</i> Boeck	+	
<i>Priscillina armata</i> (Boeck)	+	
<i>Pontoporeia femorata</i> Kroyer	+	
<i>Oedicerotidae</i> n. det.	+	
<i>Monoculodes</i> Stimpson	+	
<i>Acanthostepheia incarinata</i> Gurjanova	+	
<i>Aceroides</i> Sars	+	
<i>Gammarus marinus</i> Leach.	+	+
<i>Eurystheus</i> Bate	+	
<i>Corophiidae</i> n. det.	+	
Класс Insecta		
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis	+	
<i>Hydrobius fuscipes</i> L.	+	
<i>Psychoda</i> Latreille		+
<i>Apsectrotanypus</i> Fittk.		+
<i>Protanypus morio</i> Zett.	+	
<i>Potthastia campestris</i> Edw.	+	+

Виды и таксоны	Обская губа	Тазовская губа
<i>Syndiamesa orientalis</i>		+
<i>Eukiefferiella oxiana</i> Pankr.		+
<i>Orthoclaadiinae</i> n. det.	+	+
<i>Paratrichocladus triquetra</i> (Tshern.)	+	+
<i>Chironomus plumosus</i> L.	+	+
<i>C. nigrifrons</i> Lin. et Erb.	+	
<i>Cryptochironomus anomalus</i> Kieff.	+	
<i>Sergentia longiventris</i> Kieff.	+	+
<i>Stictochironomus histrio</i> (Fabr.)	+	
<i>Constempellina brevicosta</i> (Edw.)	+	
<i>Cladotanytarsus mancus</i> (Walk.)	+	+
<i>Rheotanytarsus exiguus</i> (Joh.)		+
<i>Paratanytarsus lauterborni</i> (Kieff.)	+	+

В донной фауне эстуария Оби встречаются представители девяти типов беспозвоночных животных: кишечнополостных, плоских, круглых и кольчатых червей, немертин, моллюсков, щупальцевых, членистоногих и иглокожих. Наиболее разнообразно представлена фауна амфибиотических насекомых (49 видов), ракообразных (27 видов), моллюсков (26 видов). В составе донной фауны эстуария имеются представители пресных вод — 73 вида и таксона, солоноватых вод — 6 видов, морских вод — 49 видов. Пресноводная фауна характерна для дельты Оби, Тазовской губы, южной и частично средней частей Обской губы. В ее состав входят виды, широко распространенные в Нижней Оби: 40 видов хирономид, 14 видов моллюсков, олигохеты, нематоды, остракодовые раки, турбеллярии, мшанки, водяные клещи, личинки насекомых. Наибольшее видовое разнообразие отмечено на самом южном разрезе Обской губы (Ныда — м. Ям-Сале) — 30 видов. К солоноватоводным видам мы отнесли один вид полихет — *Marenzelleria vireni* и пять видов ракообразных — *Gammarus marinus*, *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris*, *Mysis oculata* var. *relicta*, *Mesidothea entomon*. Четыре последних вида — представители реликтовой фауны ракообразных. Распространены солоноватоводные виды от Нового Порта до Карского моря, два вида встречаются в Тазовской губе. Среди морских видов наиболее разнообразно представлены ракообразные — 21 вид, многощетинковые черви — 13 видов и таксонов, моллюски — 12 видов и родов. Встречаются также немертины, иглокожие, актинии. Наибольшее видовое разнообразие отмечено на самом северном разрезе у о. Шокальского — более 40 видов и форм.

Южная граница проникновения морских видов в эстуарий зависит от гидрологических условий, главным образом от солености воды. В летний период морские виды появляются в зообентосе в районе Тамбея и м. Дровяного, в подледный период, при значительном осолонении воды, — в районе Тадебеяхи и даже у м. Трехбугорного (зима 1983 года).

Видовой состав бентофауны прибрежных мелководий средней части Обской губы отличается однообразием и бедностью во все сезоны года [Кузикова, 1988]. Определено три вида ракообразных и два вида двукрылых насекомых. В подледный период бентос представлен исключительно ракообразными.

За период наших исследований численность и биомасса зообентоса на различных разрезах эстуария варьировали в больших пределах (табл. 5.2). В дельте Оби максимальные значения численности (3258 экз./м²) и биомассы (около 74 г/м²) отмечались в 1990 году на Надымском баре. Довольно высокими количественные показатели были также в 1988 и 1989 годах. По численности доминировали моллюски, реже — олигохеты, по биомассе — моллюски. Прибрежные участки дельты (район Салемала) характеризовались более низкой биомассой и плотностью организмов. По численности доминировали личинки хирономид, по биомассе — моллюски.

В южной части Обской губы количественные показатели зообентоса ниже, чем в дельте, снижение численности и биомассы наблюдается от разреза Ныда — м. Ям-Сале к Мысу Каменному. Максимальная биомасса на этом участке эстуария достигала 24 г/м^2 , максимальная плотность организмов — 2938 экз./м^2 . Происходят также изменения в макроструктуре зообентоса: если на самых южных разрезах преобладают моллюски, как в дельте Оби, то в районах Нового Порта и Мыса Каменного доминируют олигохеты. В составе донной фауны появляются ракообразные, а значение моллюсков и личинок хирономид уменьшается.

В районе м. Трехбугорного наблюдается возрастание численности и биомассы донных животных, причем средняя плотность организмов достигает максимального значения для всего эстуария — более 9000 экз./м^2 (1986 год), на отдельных станциях — около $13,5 \text{ тыс. экз./м}^2$. Доминирующей группой становятся ракообразные, наиболее обильен вид *P. affinis*, встречаются еще два представителя реликтовой фауны: *Mesidothea entomon* и *Mysis oculata var. relictata*. В подледный период при осолонении придонных вод биомасса бентоса достигает $14,5 \text{ г/м}^2$, а доминирующей группой становятся полихеты.

В средней части Обской губы максимальная биомасса отмечена для района Тадебяхи — более 37 г/м^2 , максимальная плотность организмов (около 5000 экз./м^2) — на разрезе у Яптик-Сале. По численности доминируют ракообразные — *P. affinis* и *M. entomon*, по биомассе также ракообразные, реже — полихеты. Пресноводная фауна сменяется солоноватоводной, исчезают мелкие двустворчатые моллюски, редкими и малочисленными становятся личинки хирономид, снижается численность олигохет. В составе донной фауны преобладают солоноватоводные виды ракообразных, также встречаются солоноватоводные полихеты *M. vireni*.

В районе Тамбея количественные показатели зообентоса несколько ниже, чем в средней части Обской губы: максимальная биомасса — 10 г/м^2 , плотность донных организмов $107\text{--}1143 \text{ экз./м}^2$. По численности преобладают многощетинковые черви, иногда — ракообразные, по биомассе доминирующее положение занимают полихеты. В донной фауне этого участка эстуария присутствуют солоноватоводные и морские беспозвоночные. Далее к северу происходит замещение солоноватоводных форм морскими.

На двух северных разрезах в устье Обской губы отмечены самые высокие средние значения биомассы донных животных — около 80 г/м^2 , на отдельных станциях — до 188 г/м^2 . По численности преобладают полихеты или ракообразные, реже — моллюски, по биомассе — моллюски. В составе бентофауны ведущее положение занимают морские формы: крупные двустворчатые моллюски *Portlandia arctica*, морские виды ракообразных, полихеты, иглокожие, немертины (этот тип животных впервые указан нами для Обской губы). Солоноватоводные виды встречаются реже и становятся малочисленными.

В Тазовской губе количественные показатели зообентоса несколько ниже, чем в Обской губе. Максимальное значение биомассы — $12,44 \text{ г/м}^2$ — отмечено на разрезах у Антипаюты, максимальная плотность организмов — 4367 экз./м^2 — в районе б. Чугорь (см. табл. 5.2). В среднем по Тазовской губе биомасса бентоса составляет $3,75\text{--}4,61 \text{ г/м}^2$, численность — $635\text{--}1406 \text{ экз./м}^2$. Состав донной фауны Тазовской губы меняется по направлению к Обской губе. В устье Тазовской губы макроструктура зообентоса сходна с таковой на разрезах у Мыса Каменного и м. Трехбугорного: по численности и биомассе доминируют либо ракообразные, либо олигохеты, а хирономиды и моллюски малочисленны и встречаются реже. На разрезах у Антипаюты и б. Чугорь в бентофауне доминируют олигохеты и моллюски, ракообразные еще довольно многочисленны. Далее к югу возрастает значение личинок хирономид, они преобладают по численности, а иногда и по биомассе. Таким образом, донная фауна Тазовской губы сходна по составу и количественным характеристикам с бентофауной южной части Обской губы.

Таблица 5.2

Количественные показатели зообентоса Обской и Тазовской губ

Участки эстуария	Годы												
	1981	1982	1983	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1993	1995	1996
п. Салемал	<u>594</u> 0,48	—	—	<u>213</u> 1,85	—	<u>860</u> 4,49	—	—	—	—	—	—	—
Надымский бар	—	—	—	—	—	<u>460</u> 7,03	<u>3100</u> 46,60	<u>2152</u> 25,73	<u>3258</u> 73,99	—	<u>540</u> 3,60	<u>993</u> 7,06	<u>710</u> 10,63
п. Ныда — м. Ям-Сале	—	—	—	—	<u>1705</u> 17,13	<u>1360</u> 4,40	<u>1907</u> 21,03	<u>2620</u> 24,06	<u>1914</u> 16,53	<u>2081</u> 11,88	<u>440</u> 1,96	<u>1211</u> 10,75	<u>1033</u> 6,86
б. Находка — м. Восточный	—	<u>1227</u> 5,04	—	—	<u>2019</u> 7,04	<u>2078</u> 10,82	<u>1533</u> 11,87	<u>1583</u> 15,21	<u>1314</u> 9,65	<u>1844</u> 8,46	<u>1480</u> 6,04	—	—
п. Новый Порт	—	<u>1100</u> 4,15	<u>540</u> 3,80	<u>1040</u> 1,60	<u>1942</u> 6,24	<u>2938</u> 7,15	<u>1357</u> 9,10	<u>1524</u> 7,63	<u>972</u> 4,96	<u>2148</u> 6,60	<u>3260</u> 11,44	<u>973</u> 4,05	<u>887</u> 3,38
п. Мыс Каменный	—	<u>1087</u> 5,40	<u>473</u> 0,45	<u>2240</u> 7,80	<u>3764</u> 6,87	<u>1058</u> 2,75	<u>911</u> 3,30	<u>1247</u> 5,33	<u>1260</u> 4,65	<u>774</u> 2,34	<u>253</u> 1,57	<u>283</u> 0,62	<u>980</u> 2,88
р. Нурма-Яха — м. Трехбугорный	—	<u>1360</u> 8,90	<u>540</u> 3,05	—	<u>9161</u> 16,36	<u>2723</u> 11,30	<u>2880</u> 5,41	<u>1559</u> 5,69	<u>1751</u> 4,71	<u>1628</u> 4,14	—	—	<u>4348</u> 15,61
п. Яптик-Сале	—	—	—	—	<u>4931</u> 13,01	<u>477</u> 3,35	<u>1152</u> 3,91	<u>2428</u> 7,31	<u>519</u> 2,57	<u>1768</u> 2,79	<u>493</u> 1,84	—	—
п. Тадебеяха	—	—	—	—	<u>3621</u> 19,13	<u>1775</u> 37,11	<u>1970</u> 4,99	<u>690</u> 32,34	<u>816</u> 6,27	<u>555</u> 9,61	<u>410</u> 2,09	<u>507</u> 3,17	<u>1300</u> 9,96
п. Тамбей	—	<u>282</u> 1,19	—	—	<u>1143</u> 5,18	<u>570</u> 10,08	<u>563</u> 0,44	<u>474</u> 6,27	<u>432</u> 5,48	<u>335</u> 3,75	—	<u>507</u> 5,64	<u>107</u> 2,23
м. Дровяной	—	<u>240</u> 10,40	—	—	—	<u>940</u> 78,94	—	—	—	—	—	<u>300</u> 20,10	<u>600</u> 57,90
о. Шокальского	—	<u>409</u> 42,97	—	—	—	<u>1907</u> 56,57	—	—	—	<u>492</u> 49,19	—	<u>280</u> 1,00	<u>320</u> 16,36
устье Тазовской губы	—	<u>1720</u> 7,90	<u>380</u> 2,50	—	<u>2826</u> 4,86	<u>1140</u> 8,74	<u>1135</u> 6,48	<u>694</u> 2,93	<u>1037</u> 2,53	<u>1270</u> 3,67	<u>590</u> 1,39	—	<u>928</u> 2,70
б. Чугорь	—	—	—	—	<u>4367</u> 5,51	<u>540</u> 1,97	<u>907</u> 3,26	<u>565</u> 1,80	<u>1276</u> 4,75	<u>1724</u> 6,29	—	<u>460</u> 2,89	—
п. Антипаюта	—	<u>200</u> 12,44	<u>250</u> 6,40	—	<u>1540</u> 5,64	<u>780</u> 2,03	<u>140</u> 0,48	<u>367</u> 2,29	<u>727</u> 4,32	<u>1331</u> 6,99	—	<u>204</u> 0,55	<u>810</u> 4,94
б. Лагуна	—	<u>320</u> 3,64	<u>360</u> 1,02	—	<u>2573</u> 9,36	<u>1170</u> 2,26	<u>760</u> 3,16	<u>438</u> 3,06	<u>1144</u> 2,68	<u>1108</u> 4,81	—	—	—
м. Пойлово-Сале	—	<u>1260</u> 7,90	—	—	—	<u>800</u> 7,59	<u>1920</u> 2,33	<u>758</u> 1,55	<u>1528</u> 7,97	—	—	—	—

Примечание. Над чертой — численность (экз./м²); под чертой — биомасса (г/м²).

На основе многолетних исследований выявлено, что наиболее богаты зообентосом так называемые пограничные или переходные участки водоема:

1. Дельта Оби и самый южный участок Обской губы — переходная зона от реки к эстуарию.

2. Самая северная часть Обской губы — переходная зона от эстуария к морю.

На рис. 5.2 и 5.3 представлены карты распределения биомассы зообентоса в период открытой воды за 1982 и 1987 годы наблюдений, когда исследования проводились по всей акватории Обской и Тазовской губ. На диаграммах показано соотношение биомасс основных групп донных животных.

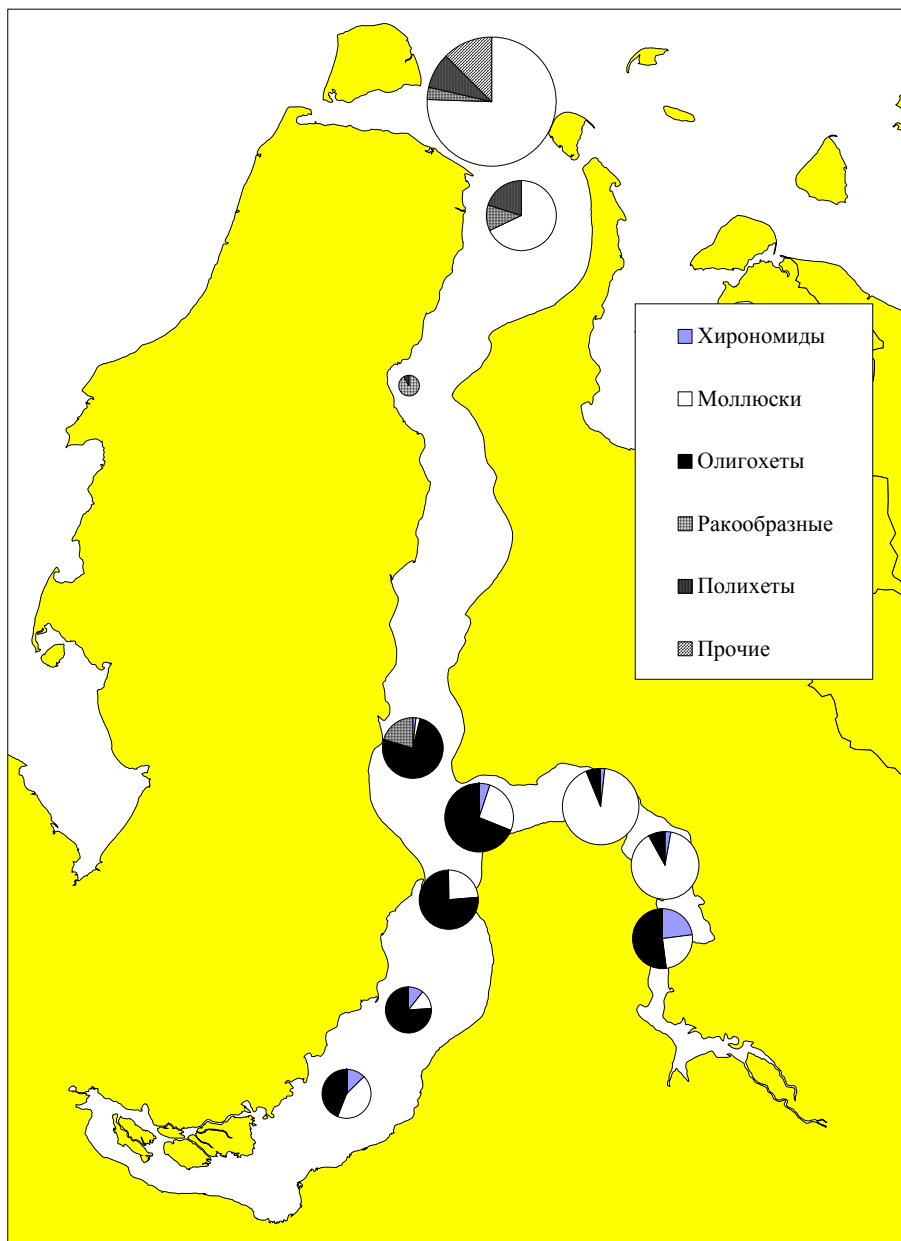


Рис. 5.2. Распределение биомасс зообентоса в Обской и Тазовской губах в 1982 году.

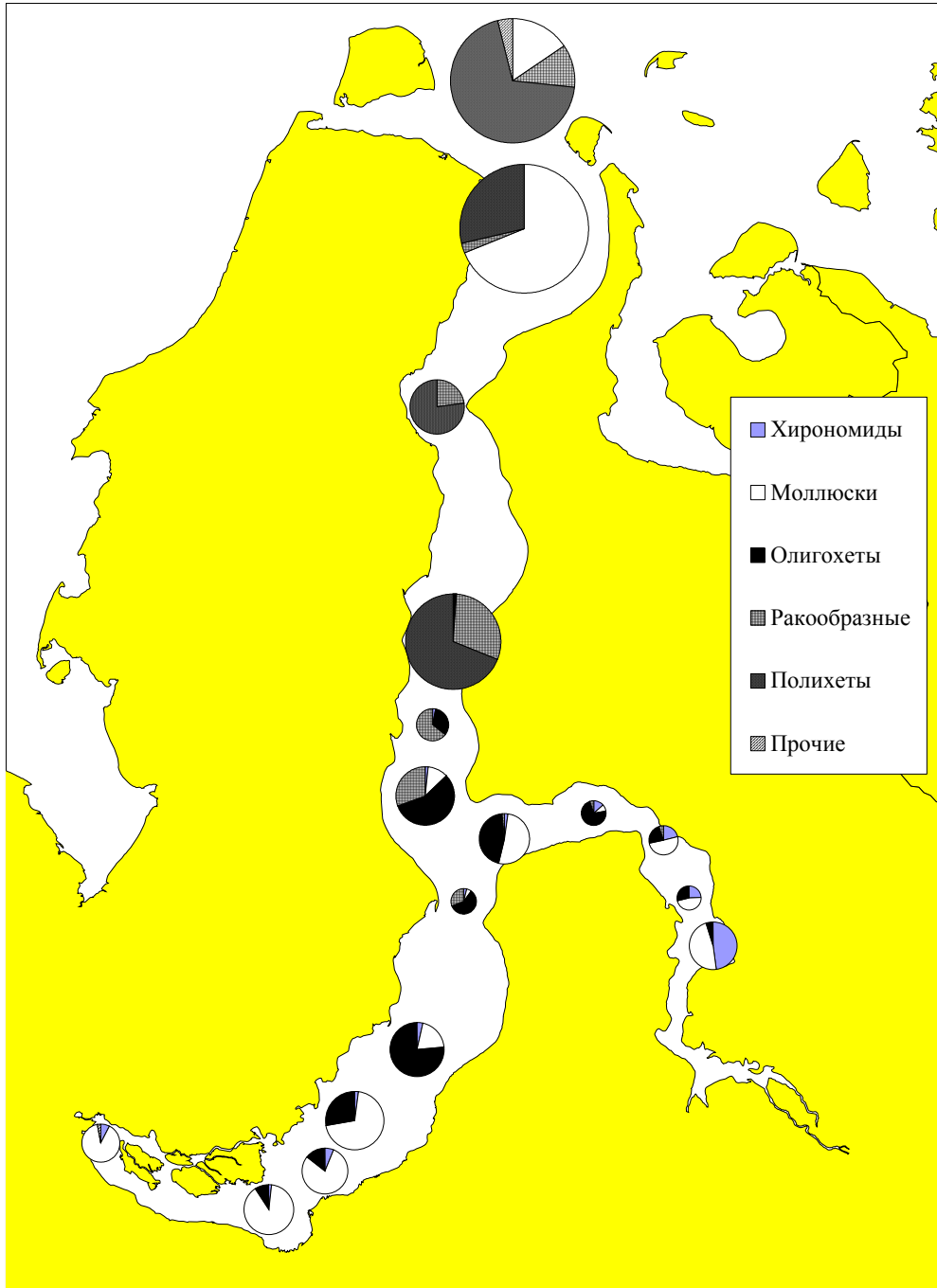


Рис. 5.3. Распределение биомасс зообентоса в Обской и Тазовской губах в 1987 году.

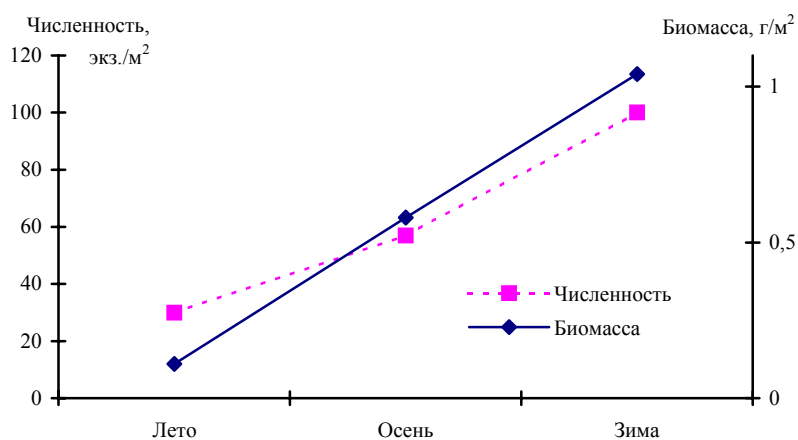


Рис. 5.4. Сезонная динамика численности и биомассы зообентоса мелководий средней части Обской губы.

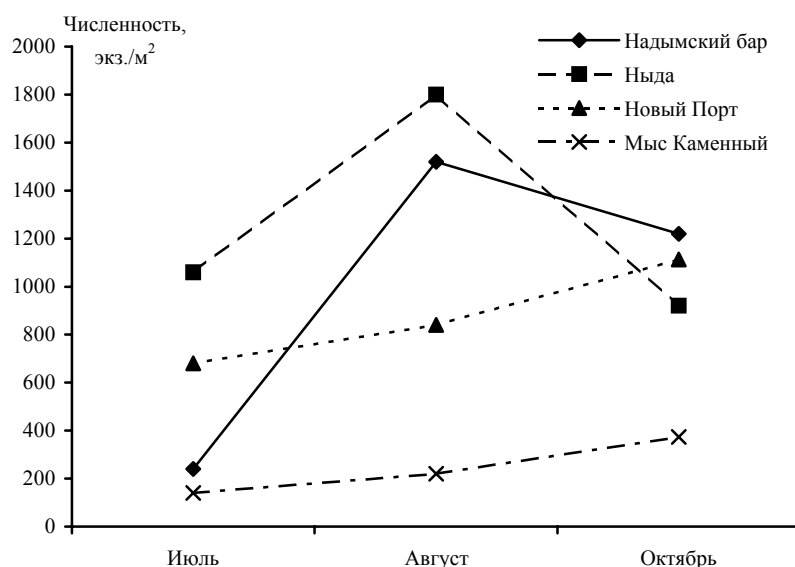


Рис. 5.5. Динамика численности зообентоса в Обской губе, 1995 год.

В 1984–1985 годах проводилось изучение сезонной динамики численности и биомассы зообентоса на мелководьях средней части Обской губы в районе полярной станции Тадебеяха. В летний период численность и биомасса имеют минимальные значения — 30 экз./м² и 0,11 г/м² соответственно. Осенью количественные показатели возрастают, максимальные их значения отмечены в подледный период (рис. 5.4). Сезонная динамика обусловлена колебаниями численности и биомассы амфипод: летом доминирует вид *P. affinis*, в осенне-зимний период — более крупный вид *Pseudalibrotus birulai*.

На рис. 5.5 и 5.6 показана динамика численности и биомассы зообентоса в русловой части Обской губы в период открытой воды 1995 года. Сходный характер сезонной динамики зообентоса в дельте Оби (Надымский бар) и на самом южном разрезе

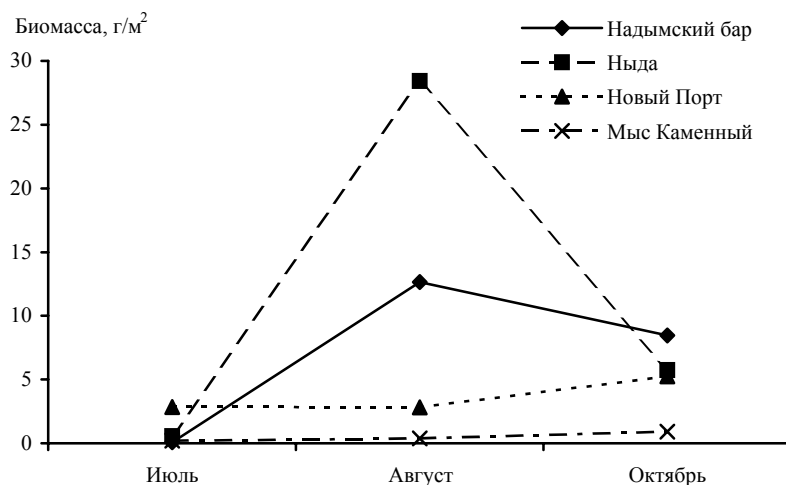


Рис. 5.6. Динамика биомассы зообентоса в Обской губе, 1995 год.

Обской губы (Ныда) обусловлен особенностями развития основных групп донных животных.

В июле (весенний период) в составе зообентоса присутствовали только хирономиды и олигохеты, их численность и биомасса еще не велики. В августе, самом теплом месяце года, наблюдается пик развития личинок хирономид, моллюсков, олигохет: их общая численность увеличивается в 1,7–6 раз, а биомасса — в 50–150 раз. В начале октября (осень) происходит снижение численности и биомассы всех групп донных беспозвоночных.

Сходство сезонной динамики численности и биомассы зообентоса наблюдается на разрезах у Нового Порта и Мыса Каменного. В весенне-летний период увеличение численности происходит за счет ракообразных, а биомасса почти не изменяется. К началу осеннего периода наблюдается повышение численности и биомассы в 1,5–2 раза за счет развития олигохет.

В результате анализа качественного состава, распределения и количественного развития зообентоса в Обской губе было описано семь донных зооценозов [Кузикова, 1989]. В дельте Оби выделены два сообщества моллюсково-олигохетного типа, в южной части Обской губы наибольшая площадь занята зооценозом олигохетно-моллюскового типа, который характерен и для Тазовской губы. В районе Мыса Каменного выделен ценоз, переходный от олигохетно-моллюскового к олигохетно-рачковому, последний характерен для участка эстуария у мыса Трехбугорного. В северной части Обской губы выделен моллюсково-полихетный зообентоценоз. Мелководья средней части Обской губы заняты рачковым ценозом.

На основе исследований последних лет можно утверждать, что для русловой части Обской губы в районе Яптик-Сале — Тадебейха также характерно донное сообщество рачкового типа. Как и на мелководьях доминируют два вида ракообразных — *P. affinis* и *M. entomon*; субдоминантом является полихета *M. vireni*, количественные показатели зообентоса значительно выше, чем в прибрежье.

В настоящее время Обской бассейн подвергается интенсивному нефтяному загрязнению, которое распространяется на низовья Оби и ее эстуарии. Оценка степени влияния нефтяного загрязнения на донную фауну Обской и Тазовской губ является весьма сложной задачей. Основным и самым мощным процессом, определяющим гидробиологический режим в эстуариях, следует считать смешение пресной и соленой воды, на фоне которого такой фактор, как загрязнение водной среды и грунтов, мало заметен.

Биологическая оценка, проведенная по литературным данным за период исследований 1936–1964 годы, не выявила существенных изменений в состоянии донной фауны Обской и Тазовской губ [Кузикова, 1995]. И ныне донная фауна эстуарных водоемов богата и разнообразна. Не отмечено снижения видового разнообразия или выпадения из состава донных сообществ ранее распространенных видов, не выявлено изменений в соотношении основных групп зообентоса. Сравнение количественных характеристик зообентоса Обской и Тазовской губ с литературными данными [Иоффе, 1947; Лещинская, 1962; Юхнева, 1970] не выявило существенной разницы между ними. Не наблюдается уменьшения численности и биомассы донных животных или всплеск численности отдельных видов. Имеющиеся небольшие различия объясняются либо динамикой развития донной фауны, либо гидрологическими условиями, иногда — разницей в методах сбора и обработки материалов. Среди видов-индикаторов зон сапробности в бентофауне Обской и Тазовской губ преобладают показатели олигосапробных и бета-мезосапробных условий.

В эстуариях Оби обитают и достигают высокой численности 4 вида ракообразных — представители реликтовой ледниковой фауны (*P. affinis*, *G. loricatus* var. *locustris*, *Mesidothea entomon*, *Mysis oculata* var. *relicta*). Реликты весьма чувствительны к загрязнению и могут служить показателями чистоты вод. Загрязнение водоемов и их эвтрофирование вызывают снижение численности популяции реликтов и разрушение реликтового комплекса, что имеет место в Невской губе, некоторых водоемах Кольского полуострова, Карелии, Литвы.

Проведен сравнительный анализ данных по численности реликтов (среди них преобладает *P. affinis*) в Обской губе в 1958–1960 годы и в настоящее время [Кузикова, 1989]. Как оказалось, за последние 35 лет численность ракообразных не уменьшилась. Существующий уровень загрязнения водной среды не оказывает видимого отрицательного влияния на реликтовую фауну устьевой части Оби. Обскую и Тазовскую губы можно считать чистыми водоемами, что подтверждается не только гидробиологическими показателями, но и гидрохимическими данными [Уварова и др., 1989]. В дальнейшем необходимо проводить регулярные наблюдения за состоянием уникального реликтового комплекса ракообразных с целью ранней диагностики нарушения водной экосистемы эстуария Оби.

Почти все обитающие в Обской и Тазовской губах рыбы питаются донными организмами. Все представители донной фауны являются кормом для рыб. Наибольшее значение для питания рыб имеют южная и средняя части Обской губы, где летом нагуливаются молодь сиговых рыб, ерш, корюшка и зимуют полупроходные рыбы [Лещинская, 1962]. В подледный период основная пища сиговых и ерша — амфиподы, причем между разными видами сиговых и ершом складываются напряженные пищевые отношения, особенно в районах Мыса Каменного и м. Трехбугорного [Бруснынина, 1966, 1970]. В целом учтенные биомассы зообентоса обеспечивают нормальный нагул рыб в Обской губе, что подтверждается их хорошей упитанностью [Лещинская, 1962].

На основании многолетних исследований донной фауны Обской и Тазовской губ можно сделать следующее заключение. В зообентосе эстуария встречается более 130 видов донных животных, относящихся к девяти типам беспозвоночных. В южной части Обской губы и в Тазовской губе бентофауна сходна с речной. В средней части Обской губы она представлена типичным эстуарным комплексом видов, характерным для устьевых солоноватоводных участков северных рек, в северной части донная фауна приобретает морской облик.

Биологическая продуктивность эстуария Оби выше, чем самой реки, что является общей закономерностью. Наиболее богаты бентосом участки эстуария, примыкающие к дельте реки и к Карскому морю, то есть там, где солоноватоводная фауна граничит с речной и морской. Проведенными исследованиями установлен характер пространст-

венного распределения биомассы зообентоса по акватории эстуария, показана сезонная динамика численности и биомассы, включая и подледный период. Выделено семь донных сообществ и показана их топография в связи с экологическими условиями. Особый интерес представляют донные сообщества, включающие ракообразных — представителей реликтовой ледниковой фауны. Существующий в настоящее время уровень загрязнения придонных вод и грунтов эстуария не повлиял на качественное и количественное развитие зообентоса.

Исследования еще раз показали, что Обская губа — уникальный водоем, имеющий важное рыбохозяйственное значение. Дальнейшие исследования должны быть направлены на сохранение его природы.

6. ФАУНА ПЕРИФИТОНА ВОДОТОКОВ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЯМАЛА

К перифитону относятся организмы, обитающие на разделе фаз «вода — твердый субстрат» [Протасов, 1994]. Настоящие исследования зооперифитона проводили в юго-восточной части Ямала на устьевом участке р. Оби, включающем основное русло реки, низовья притоков, рукава дельты и низовья ее притоков. Подобного рода исследования в этом районе Западной Сибири были предприняты впервые.

На изученном участке для Оби характерно снижение скорости течения, а также выраженные сгонно-нагонные явления. Нами выделено две его зоны: речная, включающая русло Оби и ее притоки (от г. Салехарда до о. Большие Яры), и дельтовая, включающая два крупных рукава (Надымскую и Хаманельскую Обь) и множество мелких проток и притоков. В речной зоне фауна перифитали исследована на трех станциях в русле Оби (рис. 6.1): около п. Харсаим (ст. 1), п. Аксарка (ст. 2) и на 180 км (ст. 3); в притоках — на четырех станциях: на реках Югано (ст. 4), Таркалявьяха (ст. 5), Щучья (ст. 6) и ручье на 180 км (ст. 7) (рис. 6.1). В дельте пробы отобраны на двух станциях Надымской Оби — около п. Салемал (ст. 8) и п. Кутопьюган (ст. 9), на Большой Наречинской Оби (ст. 10), на протоках Янгута (ст. 11), Малая Юмба (ст. 12), а также на реках — Птичьа (ст. 13), Вануйто (ст. 14), Кутопьюган (ст. 15) и ручьях у п. Салемал (ст. 16).

Отбор проб вели прямым сбором с затопленной древесины (преимущественно ивы), реже с камней, с учетом площади субстратов. Сообщества выделены с использованием критериев, принятых в гидробиологии [Баканов, 1987]; доминанты определены по показателям биомассы. Математическая обработка данных сделана с помощью модифицированной программы «Водное сообщество» («WaCo», Институт гидробиологии НАНУ).

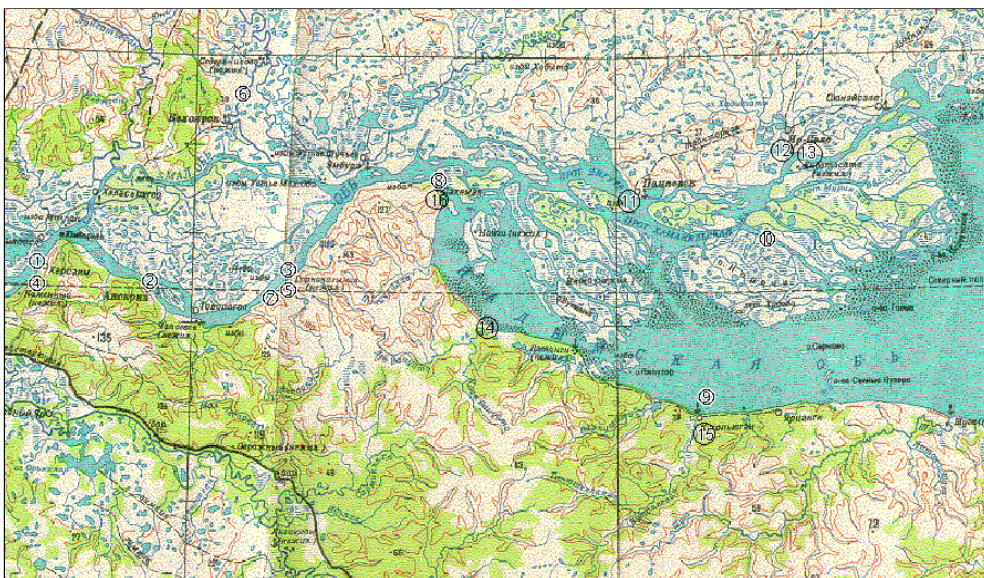


Рис. 6.1. Схема отбора проб (пояснения в тексте).

6.1. Таксономический состав

В зооперифитоне исследованных водоемов Ямала было найдено 80 видов и таксонов более высокого ранга, относящихся к семи типам (47 % всех типов многоклеточных беспозвоночных) и 10 классам беспозвоночных (табл. 6.1). Наибольшее видовое разнообразие отмечено в речной зоне Оби (43 вида и таксона) и ее притоках (46), несколько меньше — в протоках дельты (37) и реках, впадающих в нее (36). Низкое разнообразие наблюдалось в ручьях (7–10 видов). Нематод, олигохет, остракод, водных клещей и личинок мошек до вида не определяли.

Гидры, относящиеся к типу Кишечнополостных (*Coelenterata*), найдены во всех исследованных типах водоемов, кроме ручьев. Наиболее высокая встречаемость отмечена для притоков р. Оби и проток дельты, где их можно отнести к константным видам с встречаемостью более 50 % [Баканов, 1987]. Максимальная плотность гидр отмечена на реках Щучья (5040 экз./м²), Вануйто (1515), протоках Малая Юмба (1236), Большая Наречинская Обь (836) и Надымская Обь у п. Кутопьюган (798). Действие на зооперифитон Надымской Оби у п. Салемал органического загрязнения (животноводство) вызывает по сравнению с участком Надымской Оби у п. Кутопьюган снижение встречаемости гидр (с 80 до 20 %) и их численности (в 159 раз).

Нематоды (*Nemathelminthes*) найдены во всех типах исследованных водоемов, но не играют большой роли в зооперифитоне, имея низкую биомассу. Наиболее высокие показатели встречаемости этой группы отмечены в р. Оби и протоках дельты Оби (см. табл. 6.1).

Кольчатые черви (*Annelides*) представлены олигохетами и пиявками. Из малощетинковых червей наиболее часто встречались представители сем. *Naididae* (в 93–100 % проб). В ряде водоемов они найдены в большом количестве: в реках Кутопьюган (8062 экз./м²) и Щучья (4061), в протоке Надымская Обь у п. Салемал (38386) и п. Кутопьюган (83319). Малощетинковые черви сем. *Tubificidae* встречаются редко и имеют низкую плотность, в пробах зооперифитона найдены только молодые, неполовозрелые экземпляры. Пиявок (*Hirudinea*) найдено два вида, они обнаружены в водотоках дельты в небольшом количестве и с низкой встречаемостью. Низкая плотность и встречаемость характерна и для турбеллярий (*Plathelminthes*).

Т а б л и ц а 6.1

Таксономический состав и встречаемость (%) беспозвоночных перифитона устьевого участка реки Оби

Таксоны	Речная зона			Дельта		
	Русло Оби	Реки	Ручьи	Протоки	Реки	Ручьи
Тип COELENTERATA						
Класс <i>Hydrozoa</i>						
<i>Hydra</i> sp.	26	60	–	57	42	–
Тип NEMATHELMINTHES						
Класс <i>Nematoda</i>	63	27	–	76	50	*
Тип PLATHELMINTHES						
Класс <i>Turbellaria</i>						
<i>Placelis</i> sp.	5	–	–	–	8	–
Тип ANNELIDA						
Класс <i>Oligochaeta</i>						
<i>Naididae</i>	95	93	–	100	100	*
<i>Tubificidae</i>	5	7	–	5	–	*
Класс <i>Hirudinea</i>						
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	–	–	–	10	–	–
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	–	–	–	–	8	–

Таксоны	Речная зона			Дельта		
	Русло Оби	Реки	Ручьи	Протоки	Реки	Ручьи
Тип MOLLUSCA						
Класс Gastropoda						
<i>Lymnaea peregra</i> Mull.	–	–	–	5	–	–
<i>L. glutinosa</i> (Mull.)	5	7	–	–	8	–
<i>L. palustris</i> (Mull.)	–	7	–	–	–	–
<i>L. lagotis</i> (Schr.)	42	–	–	–	–	–
<i>L. sp.</i>	11	27	*	5	–	–
<i>Choanomphalus riparius</i> (West.)	5	–	–	–	–	–
<i>Ch. rossmaessleri</i> (Schmidt)	21	20	–	–	–	–
Тип TENTACULATA						
Класс Bryozoa						
<i>Paludicella articulata</i> (Ehrenb.)	–	7	–	–	17	–
<i>Cristatella mucedo</i> Cuvier	–	–	–	–	8	–
<i>Plumatella fungosa</i> (Pall.)	–	–	–	19	8	–
<i>P. repens</i> (L.)	16	–	–	–	–	–
<i>P. corraloides</i> Allman	–	–	–	10	–	–
<i>P. sp.</i>	–	33	–	–	–	–
Тип ARTHROPODA						
Класс Crustacea						
<i>Sida crystallina</i> (Mull.)	47	47	–	58	67	–
<i>Eurycercus</i> sp.	–	–	–	–	17	–
<i>Ostracoda</i>	–	–	–	5	25	–
<i>Gammarus pulex</i> (L.)	–	7	–	–	–	–
<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	–	–	–	5	17	–
Класс Arachnoides						
<i>Hydracarina</i>	16	7	–	38	8	–
Класс Insecta						
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda)	–	–	–	5	–	–
<i>Ephemeroptera</i> sp.	16	7	–	–	–	–
<i>Isoperla obscura</i> Zett.	5	–	–	–	–	–
<i>Plecoptera</i> sp.	5	–	–	–	–	–
<i>Graptodytes</i> sp.	5	–	–	–	8	–
<i>Arctopsyche ladogensis</i> (Kol.)	–	7	–	–	–	–
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	21	40	–	19	33	–
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curt.	16	20	–	10	–	–
<i>Sialis</i> sp.	–	–	–	–	8	–
<i>Simuliidae</i>	–	13	*	–	–	–
<i>Culicoides</i> sp.	–	–	–	–	8	–
<i>Bezzia</i> sp.	5	7	–	–	–	–
<i>Ablabesmyia ex gr. monilis</i> (L.)	–	–	–	10	–	–
<i>A. lentiginosa</i> Fries	5	20	–	5	–	–
<i>Diamasa thienemanni</i> Kieff.	–	7	*	–	–	–
<i>Potthastia campestris</i> (Edw.)	5	7	–	10	8	–
<i>Brillia longifurca</i> Kieff.	–	27	–	–	–	–
<i>Diplocladius cultiger</i> Kieff.	–	–	–	–	–	*
<i>Eukiefferiella longicalcar</i> (Kieff.)	79	73	–	81	25	–
<i>E. similis</i> Goetg.	–	7	–	–	–	–
<i>E. clypeata</i> (Kieff.)	5	7	*	–	–	–
<i>E. tshernovskii</i> Pankr.	–	–	–	–	8	–
<i>Orthocladus saxicola</i> Kieff.	26	15	*	–	–	–
<i>O. thienemanni</i> Kieff.	21	7	–	–	–	*
<i>O. consobrinus</i> (Holm.)	26	13	–	33	8	*
<i>Cricotopus ex gr. silvestris</i> (Fabr)	79	33	–	67	50	*
<i>C. holsatus</i> Goetg.	–	7	–	–	–	–

Таксоны	Речная зона			Дельта		
	Русло Оби	Реки	Ручьи	Протоки	Реки	Ручьи
<i>C. curtis</i> Wulp	—	—	*	—	—	—
<i>Psectrocladius psilopterus</i> Kieff.	11	27	—	43	33	*
<i>P. simulans</i> Joh.	11	—	—	—	—	—
<i>P. septentrionalis</i> Tshern.	—	—	—	—	8	—
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zett.)	16	13	—	24	25	—
<i>Limnophyes prolongatus</i> Kieff.	—	—	*	—	—	*
<i>L. septentrionalis</i> Tshern.	—	7	—	—	8	—
<i>L. sp.</i>	—	—	—	—	8	—
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	32	67	—	24	17	*
<i>Tanytarsus verralli</i> Goetg.	—	7	—	—	—	—
<i>T. pallidicornis</i> (Walk.)	5	7	—	—	—	—
<i>T. sp.</i>	11	7	—	—	—	—
<i>Paratanytarsus austriacus</i> (Kieff.)	—	13	—	5	—	—
<i>P. quintuplex</i> Kieff.	—	7	—	—	—	*
<i>P. siderophila</i> (Zvereva)	—	—	—	10	8	—
<i>Chironomus sp.</i>	5	—	—	5	—	—
<i>Cryptocladopelma sp.</i>	—	—	—	10	—	—
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieff.	—	—	—	5	—	—
<i>Parachironomus arcuatus</i> Goetg.	—	—	—	10	—	—
<i>P. kuzini</i> Shilova	5	20	—	10	17	—
<i>Limnochironomus nervosus</i> (Staeg)	58	33	—	62	8	—
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meig.)	11	47	—	24	33	—
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meig.)	5	47	—	67	75	*
<i>G. paripes</i> Edw.	5	13	—	—	—	—
<i>Pentapedilum exectum</i> Kieff.	—	7	—	5	8	—
<i>P. sordens</i> (Wulp)	5	—	—	—	—	—
<i>Polypedilum scalaenum</i> (Schrank)	5	—	—	—	—	—

Примечание: — — таксон не найден, * — таксон присутствует, но из-за малого числа проб встречаемость не рассчитывали.

Моллюски (*Mollusca*) в сборах представлены классом брюхоногих (*Gastropoda*). Найдено семь видов, относящихся к семействам *Lymnaeidae* и *Planorbidae*. Наибольшее число видов обнаружено в реке Оби (5) и в ее притоках (4), в водотоках дельты найдено только три вида. Наибольшая встречаемость отмечена у *Lymnaea lagotis* в р. Оби (42 %).

Фауна мшанок (*Bryozoa*) северных и арктических территорий изучена слабо. На обследованных водоемах впервые найдено шесть видов мшанок. Среди них к отр. *Phylactolaemata* относится пять видов: *Plumatella fungosa*, *Plumatella repens*, *Plumatella coralloides*, *Plumatella sp.*, *Cristatella mucedo* и к отр. *Gymnolaemata* один вид — *Paludicella articulata* (табл. 6.2). Обнаруженное видовое богатство мшанок, учитывая небольшую длительность исследований, впечатляет, поскольку в нижнем течении Волги за более чем полувековой период было найдено только пять видов мшанок, а всего в бассейне Волги, включая озера, притоки и водохранилища, выявлено 13 видов [Волга и ее жизнь, 1978; Скальская, 1987]; на Днепре и его водохранилищах — 7, на нижнем Днепре — 2 вида [Плигин, 1989].

Распределены мшанки по водоемам крайне неравномерно, они отсутствуют в ручьях, в некоторых протоках и реках. Вид *Paludicella articulata* найден только в реках (см. табл. 6.2), имеет невысокую частоту встречаемости, небольшие колонии (1 мг), за исключением р. Кутопьюган, где найдены колонии весом 11 мг. Небольшие колонии *Plumatella fungosa* (2–3 мг) отмечены в реке Вануйто. Более крупные колонии (31–137 мг) — в Надымской Оби у п. Кутопьюган, где этот вид имел высокую

встречаемость, а у п. Салемал (в Надымской Оби выше п. Кутопьюган) он не найден. Вид *Plumatella repens* отмечен только в р. Оби у п. Харсаим, где небольшие колонии этой мшанки весом 1–6 мг встречались в 75 % проб.

Т а б л и ц а 6.2

Распределение и встречаемость (%) мшанок в водотоках Оби и ее дельты

Виды	Реки			Протоки		Обь
	Вануйто	Кутопьюган	Щучья	Надымская Обь	Малая Юмба	
<i>Plumatella fungosa</i>	25	—	—	80	—	—
<i>P. repens</i>	—	—	—	—	—	16
<i>P. coralloides</i>	—	—	—	—	50	—
<i>P. sp.</i>	—	—	56	—	—	—
<i>Cristatella mucedo</i>	—	25	—	—	—	—
<i>Paludicella articulata</i>	25	25	11	—	—	—

Примечание: — — не найдены.

Мшанка *Plumatella coralloides* обнаружена только в протоке Малая Юмба, наиболее северном участке дельты, где при достаточно высокой встречаемости она имела крупные колонии (35–429 мг). Колонии этого вида очень часто отмечались среди водного мха. Мшанка *Plumatella sp.* достаточно часто встречалась в пробах из р. Щучьей, ее колонии сильно различались по размерам (от 4 до 757 мг). Наибольшее сходство ее колонии и статобласты имеют с видом *Plumatella casmiana Oka*. Такие крупные колонии этого вида ранее не были отмечены в водоемах европейской части страны [Скальская, 1987; Виноградов, 1990], но наблюдались нами в ручье нижнего течения Оби [Шарапова, 1998а]. Одна колония мшанки *Cristatella mucedo* весом 77 мг найдена в р. Кутопьюган.

Доля мшанок в сообществах зооперифитона водотоков устья Оби высока, она составляет от 13,0 до 99,0 % суммарной биомассы для представителей рода *Plumatella*, от 0,6 до 21,4 % для *Paludicella articulata* и 13,6 % для *Cristatella mucedo*. Несмотря на невысокие температуры и короткий вегетационный период, фауна мшанок исследованного района разнообразна и они играют значительную роль в сообществах зооперифитона.

Тип Членистоногих (*Arthropoda*) в исследованных водоемах представлен организмами из трех классов: ракообразными, паукообразными и насекомыми. Из низших раков присутствовали виды отр. *Cladocera* и *Ostracoda*. Наиболее часто из ветвистоусых рачков встречался вид *Sida crystallina* (47–67 %) (см. табл. 6.1), он найден во всех типах водоемов, кроме ручьев. В отдельных водотоках этот вид имеет очень высокую плотность и доминирует как по численности, так и по биомассе. Так, в реках Кутопьюган его плотность достигала 22686 экз./м², Птичьей — 2480, Щучья — 52754. Ветвистоусый рачок *Eurycercus sp.* встречен только в р. Птичьей, в небольших количествах (в среднем — 332 экз./м²). Ракушковые рачки (*Ostracoda*) найдены в дельте, как в протоках, так и в реках, имеют невысокие величины встречаемости, плотности и биомассы. Из высших раков с невысокой встречаемостью в дельте присутствует водный ослик (*Asellus aquaticus*), а в протоках Оби — бокоплав (*Gammarus pulex*).

Водные клещи (*Hydracarina*) найдены как на речном участке, так и в дельте. Наиболее часто эти хищные беспозвоночные встречаются в пробах из протоков дельты Оби.

Наиболее разнообразно в исследованных водоемах представлен класс насекомых — около 70 % всего таксономического разнообразия. Сравнительно редко встречаются личинки веснянок, поденок, жуков, вислокрылок, мокрецов и мошек. Личинки

мошек, в массе найденные в зооперифитоне проток Оби и Таза [Шарапова, 1996; Шарапова, 1998б], в протоках дельты не обнаружены, хотя отмечались на плотных грунтах русловой части [Юхнева, 1970]. Они обнаружены только в притоках р. Оби и ручьях (см. табл. 6.1).

Личинки ручейников представлены тремя видами — *Arctopsyche ladogensis*, *Neureclipsis bimaculata*, *Brachycentrus subnubilus*. Эта группа, имеющая огромное значение в зооперифитоне Оби, ниже г. Салехарда в реке встречается в небольшом количестве. Вероятно, снижение плотности личинок ручейников, как и мошек, типичных реофилов, связано с падением скорости течения воды по мере приближения к губе. Два вида — *N. bimaculata* и *B. subnubilus*, характерные для крупных равнинных рек, наиболее часто встречаются на речном участке Оби и в ее притоках. В притоках Оби наблюдается и наибольшая плотность ручейников. Характерный для уральских притоков вид *A. ladogensis* был найден только в р. Щучья.

Высокое видовое разнообразие отмечается в семействе хирономид (43 вида), личинки которых составляют более половины видового состава зооперифитона во всех водоемах (см. табл. 6.1). По исследованиям I Международной экспедиции по изучению Дуная (1988 г.), на всем протяжении реки в зооперифитоне найдено только пять видов хирономид [Протасов, Афанасьев, 1988]. В Днепре, на всем протяжении и в шести его водохранилищах при изучении зоофитоса, наиболее близкой по генезису к зооперифитону группе гидробионтов, найдено 25 видов хирономид [Зимбальевская, 1989].

Виды подсемейства *Tanypodinae* (род *Ablabesmyia*) имеют невысокую встречаемость и плотность, не обнаружены в ручьях и в реках, впадающих в дельту Оби. Наибольшее число видов принадлежит подсемействам *Orthoclaadiinae* (23) и *Chironominae* (18). По нашим данным [Шарапова, 1998б], виды п/сем. *Orthoclaadiinae* преобладают в фауне северных рек, п/сем. *Chironominae* — южных. Эта закономерность сохраняется и на водотоках южного Ямала. Единственный тип водотоков, где более разнообразно представлены виды п/сем. *Chironominae* (11) по сравнению с *Orthoclaadiinae* (8) — протоки дельты Оби. Связано это с уменьшением скорости течения, возрастанием интенсивности седиментации аллохтонного органического вещества и, как результат, повышением уровня трофности водоема. Похожее явление наблюдается в ручье у п. Салемал, где под влиянием стоков животноводства, вызывающих увеличение органической нагрузки и уровня трофности, появляются совершенно нетипичные для ручьев виды п/сем. *Chironominae*: *Paratanytarsus quintuplex* и *Glyptotendipes glaucus*.

Наиболее высокую встречаемость среди хирономид имеют виды *Limnochironomus nervosus*, *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus algarum*, *C. ex gr. silvestris*, *Eukiefferiella longicalcar*, *Corynoneura scutellata*.

Коэффициент сходства фаунистического состава по Серенсену, рассчитанный для исследованных водоемов, в большинстве случаев имеет высокие значения. Сравнительно невысокое сходство отмечено между зооперифитоном рек Щучья и Таркалявьяха (0,41), Птичьа и Вануйто (0,43). Расчет сходства между типами водоемов (по табл. 6.1) дал высокие значения, максимальные его значения отмечены на речном участке между р. Обью и ее притоками (0,74). Сходство таксономического состава изученных водотоков свидетельствует о существовании единого фаунистического комплекса.

В исследованных водоемах впервые для зооперифитона равнинных водоемов Западной Сибири отмечены виды мшанок *Plumatella* sp., *Plumatella corraloides*, моллюски — *Choanomphalus riparius*, *Ch. rossmaessleri*, ручейник *Arctopsyche ladogensis*, хирономиды *Diamesa thienemanni*, *Psectrocladius septentrionalis*, *Cricotopus curtis*, *C. holsatus*, *Eukiefferiella clypeata*. В составе гидробионтов изученных водоемов 33 вида отмечены впервые для фауны беспозвоночных Ямала.

Полученные результаты безусловно не являются полными, дальнейшие исследования и идентификация до вида ряда групп значительно расширят список водных беспозвоночных Ямала.

6.2. Структурно-функциональные характеристики зооперифитона

Материалы, полученные нами уже на первом этапе исследования зооперифитона устьевой части Оби, свидетельствуют о том, что показатели видового богатства, плотности, биомассы и потребления кислорода беспозвоночными перифитали сопоставимы, а часто и превышают аналогичные показатели зообентоса [Юхнева, 1970; Кузикова, 1989; Шарапова, 1995] (табл. 6.3).

Состав и структура сообществ является отражением не только существующих естественных условий, их разнообразия, но и генезиса водоемов, а также влияния антропогенных факторов. Зооперифитон реки Оби на большем протяжении нижнего и среднего течения имеет выраженный реофильный характер [Шарапова, 1998а, б]. Наиболее часто встречаются сообщества с доминированием личинок ручейников (53,0 % всех зооценозов перифитали реки), рефе — хирономид (17,6 %), мошек (17,6 %) и гидр (11,8 %) [Шарапова, 1998б]. Ниже г. Салехарда в Оби начинается перестройка сообществ, обусловленная изменением гидрологического режима реки. Результатом является изменение состава доминирующего комплекса.

На самом южном разрезе у п. Харсаим выделено два сообщества (табл. 6.4). На этом участке реки личинки ручейников еще входят в состав доминирующего комплекса, хотя доминантом являются личинки хирономид *Limnochironomus nervosus* (см. табл. 6.4, сообщество 2). Численность и биомасса личинок ручейников невысока (1370 экз./м² и 0,64 г/м² соответственно). Группа хирономид доминирует в этом зооценозе как по численности (89,2 %), так и по биомассе (53,0 %). В сообществе 1 (см. табл. 6.4) на этой станции преобладают по численности также личинки хирономид (58,4 %), но основу биомассы создают моллюски (суммарно 86,4 %). Преобладающий вид — *Ch. rossmaesleri* — имеет невысокую степень доминирования, так же как и субдоминант *L. lagotis*. Плотность в моллюсковом зооценозе, по сравнению с хирономидно-ручейниковым, ниже в 1,6 раз, а биомасса выше в 3,4 раза.

На р. Оби у п. Аксарка зооперифитон изучался в 1995 и 1998 годах. В 1995 году найдено одно сообщество с высоким видовым разнообразием и доминированием хирономид как по численности (78,8 %), так и по биомассе (83,5 %). В 1998 году на этом участке найдено два зооценоза перифитона: хирономидное и моллюсковое. Личинки ручейников из доминирующего комплекса выпали. Личинки хирономид преобладают в сообществах зооперифитона по численности (88,7–89,7 %), но только в четвертом сообществе они преобладали по биомассе (см. табл. 6.4). В сообществе с доминированием моллюсков наблюдаются более высокие биомассы, а вид *L. lagotis* имеет высокую степень доминирования (более 50 % биомассы). На разрезе 180 км Оби (выше п. Горноказымск) найден только моллюсковый зооценоз с высокой степенью доминирования (доля *L. lagotis* — 66,5 %, всех моллюсков — 91,5 % суммарной биомассы). Основу численности составляли, как и на предыдущих участках реки, личинки хирономид (53,2 %).

На всех разрезах Оби наблюдается преобладание из трофических групп собирателей по численности и по биомассе 91,9–98,7 % и 62,0–99,3 % соответственно.

Исследования зооперифитона притоков р. Оби вели на трех реках. На самой южной реке **Югано** (рис. 6.1) найден один зооценоз с большим размахом колебаний показателей численности, биомассы и потребления кислорода (см. табл. 6.3). Группа хирономид доминирует как по численности (82,2 %), так и по биомассе (80 %). Из личинок комаров-звонцов преобладал *E. albipennis* (65,3 % общей биомассы). При

невысокой плотности, биомассе и выровненности видов в ценозе отмечается высокие значения видового богатства и индекса Шеннона (2,54 бит/экз.). Из трофических групп преобладают собиратели (95,1 % численности и 91,3 % биомассы).

Т а б л и ц а 6.3

Показатели развития зооперифитона

Водоемы	Число видов	N	B	R
		$N_{\min}-N_{\max}$	$B_{\min}-B_{\max}$	$R_{\min}-R_{\max}$
<i>РЕКИ:</i> р. Обь	43	$\frac{6142}{1400-13188}$	$\frac{4,93}{0,63-17,82}$	$\frac{3,15}{0,38-10,80}$
р. Югано	22	$\frac{14108}{6423-26596}$	$\frac{4,24}{2,17-5,52}$	$\frac{2,52}{1,43-3,20}$
р. Таркалявьяха	20	$\frac{8728}{8382-9073}$	$\frac{1,31}{1,18-1,43}$	$\frac{1,15}{0,99-1,30}$
р. Щучья	29	$\frac{14043}{3820-61461}$	$\frac{23,64}{1,22-91,07}$	$\frac{10,08}{1,15-30,43}$
ручей <i>ДЕЛЬТА:</i> Надымская Обь	7 25	$\frac{2097}{4050-47273}$	$\frac{0,56}{0,44-19,65}$	$\frac{0,26}{0,36-6,79}$
Б. Наречинская Обь	11	$\frac{8874}{7193-10792}$	$\frac{1,72}{1,14-2,65}$	$\frac{1,18}{0,84-1,79}$
пр. Янгута	17	$\frac{10575}{2093-25800}$	$\frac{1,63}{0,62-3,79}$	$\frac{1,15}{0,37-2,79}$
пр. Малая Юмба	23	$\frac{18574}{7609-29178}$	$\frac{12,09}{2,84-31,20}$	$\frac{5,26}{1,69-11,89}$
р. Птичьа	18	$\frac{11871}{2941-17935}$	$\frac{4,37}{0,63-9,00}$	$\frac{2,41}{0,42-4,71}$
р. Вануйто	24	$\frac{9792}{1704-32222}$	$\frac{3,75}{0,35-8,27}$	$\frac{2,28}{0,29-6,10}$
р. Кутопьюган	20	$\frac{22040}{9784-40698}$	$\frac{5,47}{1,43-9,54}$	$\frac{5,05}{1,59-9,28}$
ручьи	10	$\frac{8594}{3341-13846}$	$\frac{4,49}{1,44-7,53}$	$\frac{2,08}{0,71-3,45}$

Примечание. Здесь и далее — численность (N) — экз./м², биомасса (B) — г/м², потребление кислорода (R) — мг О₂/м² × ч; над чертой — средние значения, под чертой — размах колебаний.

Доминанты и структурно-функциональные показатели сообществ зооперифитона р. Оби

Створ	№ сообщества	Доминанты по биомассе, %	Структурно-функциональные показатели
Харсаим	1.	<i>Ch. rosmaessleri</i> — 37,7 <i>L. lagotis</i> — 27,6 <i>Gastropoda juv.</i> — 21,1	$N = 3743$ $B = 6,00$ $R = 3,90$ $HN = 2,86$ $Sp = 18$
	2.	<i>L. nervosus</i> — 31,2 <i>N. bimaculata</i> — 27,3 <i>Chironomidae juv.</i> — 13,0	$N = 5977$ $B = 1,77$ $R = 1,08$ $HN = 2,21$ $Sp = 15$
Аксарка, 1995	3.	<i>E. longicalcar</i> — 47,5 <i>C. algarum</i> — 8,9	$N = 5055$ $B = 1,24$ $R = 0,64$ $HN = 3,1$ $Sp = 27$
Аксарка, 1998	4.	<i>C. algarum</i> — 41,7 <i>L. nervosus</i> — 20,3 <i>O. saxicola</i> — 12,8 <i>L. lagotis</i> — 11,8	$N = 5871$ $B = 0,77$ $R = 0,57$ $HN = 2,13$ $Sp = 10$
	5.	<i>L. lagotis</i> — 58,1 <i>L. nervosus</i> — 18,2 <i>C. silvestris</i> — 16,2	$N = 6901$ $B = 2,20$ $R = 1,32$ $HN = 1,88$ $Sp = 9$
180 км	6.	<i>L. lagotis</i> — 66,5 <i>Gastropoda juv.</i> — 13,1 <i>Ch. riparius</i> — 7,3	$N = 7629$ $B = 7,94$ $R = 5,10$ $HN = 2,91$ $Sp = 17$

Примечание. Здесь и далее — HN — индекс Шеннона по численности (бит/экз.), Sp — число видов, остальные обозначения те же, что и в табл. 6.3.

Для зооперифитона р. **Таркалявьяха** характерны небольшие колебания плотности, биомассы и потребления кислорода в хирономидно-моллюсковом сообществе. По биомассе преобладает *C. silvestris* (31,7 %) — слабо выраженный доминант, субдоминантом является моллюск *L. glutinosa* (18,5 % биомассы). По численности и биомассе доминирует группа хирономид (83,3 и 68,4 % соответственно), из трофических групп — собиратели (95,5 и 89,8 %).

В зооперифитоне р. **Щучья** обнаружены самые высокие значения биомассы, потребления кислорода (см. табл. 6.3). В нижнем течении этой реки найдено пять зооценозов перифитона (табл. 6.5).

**Доминанты и структурно-функциональные показатели
зооперифитона р. Щучья**

№ сообщества	Доминанты по биомассе, %	Структурно-функциональные показатели
1.	<i>Plumatella</i> sp. — 97,8	$N = 4103$ $B = 41,48$ $R = 14,06$ $HN = 3,04$ $Sp = 21$
2.	<i>S. crystallina</i> — 75,7 <i>Hydra</i> sp. — 12,2	$N = 61461$ $B = 12,91$ $R = 11,99$ $HN = 0,55$ $Sp = 14$
3.	<i>Simuliidae</i> — 78,9 <i>B. subnubilus</i> — 5,6 <i>N. bimaculata</i> — 5,1	$N = 14807$ $B = 15,20$ $R = 10,07$ $HN = 2,89$ $Sp = 15$
4.	<i>Hydra</i> sp. — 29,2 <i>L. nervosus</i> — 14,6 <i>C. silvestris</i> — 14,6 <i>P. campestris</i> — 11,0 <i>Naididae</i> — 3,7	$N = 11537$ $B = 2,32$ $R = 1,22$ $HN = 2,32$ $Sp = 10$
5.	<i>N. bimaculata</i> — 60,5 <i>B. longifurca</i> — 18,6 <i>E. longicalcar</i> — 9,3 <i>Hydra</i> sp. — 5,6	$N = 7387$ $B = 1,22$ $R = 1,15$ $HN = 1,74$ $Sp = 6$

Наибольшие показатели видового богатства, индекса Шеннона, биомассы и потребления кислорода отмечены в сообществе мшанки *Plumatella* sp. Этот фильтратор создает 97,8 % суммарной биомассы, через него идет основной поток энергии в сообществе (95,1 % потребления кислорода) и он является абсолютным доминантом. Для зооценоза характерна невысокая плотность, которую создают личинки хирономид (50,4 %) и малощетинковые черви (41,3 %).

Сообщество с доминированием ветвистоусого рачка *Sida crystallina* (75,7 % биомассы; 90,0 % потребления кислорода) отличается, сравнительно с предыдущим зооценозом, высокой численностью, более низким видовым богатством и биомассой. Из-за высокой степени доминирования рачка по численности (93,5 %) индекс Шеннона имеет крайне низкие значения (0,55) (см. табл. 6.5).

Сообщество с доминированием мошек (78,9 % биомассы) на водоемах исследуемой территории обнаружено только в р. Щучья. Для зооценоза характерна высокая выровненность и показатели индекса Шеннона, по численности доминировали малощетинковые черви (24,5 % суммарной плотности), личинки мошек (24,3 %), хирономид (30,4 %) и ручейников (20,2 %).

Гидра является хищником [Монаков, 1998], степень ее доминирования (29,2 %) в сообществе невелика (см. табл. 6.5). Наибольшие траты на обмен в этом зооценозе наблюдаются у личинок хирономид *C. algarum* (16,8 % от суммарных), *L. nervosus*

(15,6 %), *P. campestris* (10,9 %), а также у малощетинковых червей (15,4 %), на долю гидр приходится 10,0 %. Следовательно, основу продукции создают личинки хирономид. В сообществе по численности преобладала группа олигохет сем. *Naididae* (35,2 %), гидры (33,8 %) и личинки хирономид (27,9 %), которые доминировали и по биомассе (66,5 %). Видовое богатство, биомасса и потребление кислорода имели невысокие значения.

Самые низкие показатели видового богатства, биомассы и потребления кислорода отмечены в ручейниково-хирономидном зооценозе (см. табл. 6.5, № 5). Личинки ручейника *N. bimaculata* представлены молодыми стадиями. По численности преобладала группа хирономид (61,9 %) и ручейников (33,3 %), по биомассе — ручейники (60,5 %) и хирономиды (32,6 %).

Т а б л и ц а 6.6

**Доминанты и структурно-функциональные показатели зооперифитона
Надымской Оби**

Створ	№ сообщества	Доминанты по биомассе, %	Структурно-функциональные показатели
п. Салемал	1.	<i>Naididae</i> — 65,2 <i>E. longicalcar</i> — 13,0	$N = 47273$ $B = 4,18$ $R = 5,61$ $HN = 1,12$ $Sp = 6$
	2.	<i>E. longicalcar</i> — 31,2 <i>C. algarum</i> — 20,6 <i>Naididae</i> — 15,6	$N = 10355$ $B = 1,48$ $R = 1,25$ $HN = 2,12$ $Sp = 15$
п. Кутопьюган	3.	<i>P. fungosa</i> — 80,7 <i>Naididae</i> — 2,9	$N = 13039$ $B = 11,41$ $R = 4,58$ $HN = 2,09$ $Sp = 21$
	4.	<i>G. complanata</i> — 74,1 <i>Naididae</i> — 4,9 <i>Hydrocarina</i> — 4,9	$N = 8042$ $B = 8,80$ $R = 4,74$ $HN = 2,15$ $Sp = 8$

В зооперифитоне р. Щучья из всех трофических групп наибольшее значение имеют фильтраторы (мшанки, кладоцеры и личинки мошек), преобладающие по биомассе в 78 % (79,0–97,8 %) проб; хищники и собиратели доминировали в 11 % проб.

Зооперифитон крупнейшего рукава дельты — **Надымской Оби** — изучался на двух участках: у п. Салемал и п. Кутопьюган (см. рис. 6.1). В Надымской Оби около п. Салемал найдено два зооценоза: хирономидное и наидидное (табл. 6.6). Сообщество с доминированием наидид (65,2 % биомассы) при высокой плотности и биомассе отличается низкими значениями видового богатства и индекса Шеннона. Преобладание группы малощетинковых червей в зооперифитоне (81,2 % численности) отмечается редко и, чаще, связано с загрязнением водоемов или их участков [Скальская, 1990]. Более высокие показатели видового богатства и индекса Шеннона отмечены в хирономидном зооценозе. В обоих сообществах по численности доминировала группа

олигохет (54,0–81,2 %), из трофических групп — собиратели (96,0–99,2 % численности и 86,1–95,7 % биомассы).

На участке Надымской Оби у п. Кутопьюган найдено два зооценоза — в одном по биомассе доминировала мшанка, в другом — пиявки (см. табл. 6.6).

Наибольшие значения численности, видового богатства, биомассы наблюдаются в мшаночном сообществе (максимум биомассы — 19,65 г/м²) (см. табл. 6.3). В обоих сообществах по численности доминируют олигохеты (63,9 и 58,8 %), из трофических групп в 80 % проб преобладали беспозвоночные с фильтрационным типом питания.

На **Большой Наречинской Оби**, находящейся между островами дельты, обнаружено хирономидное сообщество с невысокими показателями плотности (в среднем 8864 экз./м²), биомассы (1,72 г/м²), видового богатства и индекса Шеннона (1,88 бит/экз.). Доминирует *C. silvestris* (43,6 % биомассы, 40,7 % потребления кислорода). На долю собирателей приходится 93,5 % численности и 70,5 % биомассы.

В протоке **Янгута** (около п. Панаевска) найдено хирономидное сообщество с доминированием *E. longicalcar* (40,0 % биомассы и 35,7 % потребления кислорода), субдоминант — *C. silvestris*, соответственно 19,7 и 17,0 %. Для сообщества отмечено достаточно высокое видовое разнообразие (17 видов), показатели индекса Шеннона (2,38 бит/экз.), плотности (10575 экз./м²) и низкие — биомассы (1,63 г/м²), потребления кислорода (1,15 мгО/м² × ч). Из трофических групп преобладали собиратели (98,0 % численности и 93,9 % биомассы).

В протоке **Малая Юмба** у п. Яр-Сале найдено хирономидное и мшаночное сообщество. В хирономидном зооценозе (доминант *C. silvestris* — 32,8 % биомассы, субдоминанты — *E. albipennis* — 31,1 %, *G. glaucus* — 26,3 %) обнаружено 14 видов, суммарная плотность составила 9775 экз./м², биомасса — 4,28 г/м², потребление кислорода — 2,33 мгО/м² × ч, индекс Шеннона — 2,67. Группа хирономид доминировала по численности (80,1 %) и биомассе (96,8 %), из трофических групп преобладали собиратели (98,5 и 98,2 % соответственно).

Мшаночное сообщество отличается более высоким видовым богатством (21 вид), численностью (28558 экз./м²), биомассой (31,2 г/м²), уровнем потребления кислорода (11,89 мгО/м² × ч). Мшанка *P. corraloides* является абсолютным доминантом (78,6 % биомассы). По численности преобладала группа хирономид (66,4 %). Трофическая группа фильтраторов доминировала по биомассе (78,6 %).

Изучение зооперифитона водотоков, впадающих в дельту, проводили на устьевых участках рек Вануйто, Кутопьюган и Птичьа (см. рис. 6.1). Зооперифитон самой южной из обследованных рек дельты — **Вануйто** — отличается разнообразием зооценозов (табл. 6.7). В нем найдено четыре сообщества с доминированием гастропод, хирономид, мшанки и гидр. Для сообщества моллюска *L. glutinosa* характерна высокая степень доминирования (94,9 % биомассы, 89,1 % потребления кислорода) (см. табл. 6.7, № 1). По численности преобладала группа хирономид (31,4 %), остракод (31,4 %) и олигохет (25,7 %). Высокая степень выровненности по численности (0,72) обусловила достаточно высокое значение индекса Шеннона.

Высокая степень доминирования наблюдается и в хирономидном сообществе (доля *E. albipennis* по биомассе и потреблению кислорода — 89,1 %). Поскольку *E. albipennis* является абсолютным доминантом и по численности, выровненность имеет низкие значения (0,27) и при небольшом видовом богатстве сообщества индекс Шеннона имеет также низкие значения (см. табл. 6.7, № 2).

Наиболее низкие показатели плотности, биомассы и потребления кислорода отмечены в мшаночно-клагоцерном сообществе (см. табл. 6.7, № 3). По биомассе доминируют мшанка *P. fungosa* (26,5 %), ветвистоусый рачок *S. crystallina* (16,0 %), на долю хирономид *C. silvestris*, *G. glaucus*, *P. psilopterus* и олигохет сем. *Naididae* приходится по 10,6 % от суммарной биомассы. Распределение роли организмов в энергетике

ческом обмене имеет иной порядок. Основной поток энергии идет через кладоцер (*S. crystallina* — 24,2 % потребления кислорода) и наидид (20,2 %). По численности доминировала группа хирономид (52,2 %) и кладоцер (21,7 %).

Таблица 6.7

**Доминанты и структурно-функциональные показатели зооперифитона
р. Вануйто**

№ сообщества	Доминанты по биомассе, %	Структурно-функциональные показатели
1.	<i>L. glutinosa</i> — 94,9	$N = 2808$ $B = 5,81$ $R = 2,39$ $HN = 2,76$ $Sp = 13$
2.	<i>E. albipennis</i> — 89,1 <i>Hydra</i> sp. — 6,1	$N = 32222$ $B = 8,27$ $R = 6,10$ $HN = 0,97$ $Sp = 10$
3.	<i>P. fungosa</i> — 26,5 <i>S. crystallina</i> — 16,0 <i>Naididae</i> — 10,6 <i>C. silvestris</i> — 10,6 <i>G. glaucus</i> — 10,6	$N = 1704$ $B = 0,35$ $R = 0,29$ $HN = 2,85$ $Sp = 11$
4.	<i>Hydra</i> sp. — 45,5 <i>G. glaucus</i> — 22,7 <i>Naididae</i> — 13,6	$N = 2434$ $B = 0,56$ $R = 0,34$ $HN = 1,85$ $Sp = 4$

Сообщество с доминированием хищников — гидр — характеризуется самым низким видовым богатством, низким индексом Шеннона. Несмотря на доминирование гидр по биомассе, основной поток энергии идет через малощетинковых червей (30,4 % потребления кислорода) и личинок хирономид *G. glaucus* (25,7 %). По численности преобладала группа гидроидов (47,0 %) и хирономид (36,4 %). Во всех сообществах, кроме зооценоза гидр, из трофических групп наибольшее значение имели собиратели (57,5–98,0 % биомассы). В сообществе гидр — собиратели (50,0 %) и хищники (50,0 %).

В зооперифитоне р. **Кутопьюган** найдено три сообщества — два кладоцерных и наидидное. В сообществе с доминированием малощетинковых червей сем. *Naididae* (82,4 % численности, 50,2 % биомассы и 66,5 % потребления кислорода) наблюдаются низкие показатели качественного и количественного развития (табл. 6.8, № 1). Трофическая группа собирателей преобладала по численности (89,0 %) и биомассе (76,3 %).

В реке выявлено два зооценоза с доминированием рачка *S. crystallina*, отличающихся показателями развития и структурной зооценоза. Наибольшие показатели развития наблюдаются при высокой степени доминирования рачка (82,6 % биомассы, 85,1 % потребления кислорода). Но, при низкой эквивалентности (0,27), индекс Шеннона имеет невысокие значения — 1,11 бит/экз. (см. табл. 6.8). В обоих сообществах (*S. crystallina*) доминируют фильтраторы.

**Доминанты и структурно-функциональные показатели зооперифитона
р. Кутопьюган**

№ сообщества	Доминанты по биомассе, %	Структурно-функциональные показатели
1.	<i>Naididae</i> — 50,2 <i>S. crystallina</i> — 23,7 <i>G. glaucus</i> — 15,1	$N = 9784$ $B = 1,43$ $R = 1,59$ $HN = 0,98$ $Sp = 6$
2.	<i>S. crystallina</i> — 25,1 <i>E. albipennis</i> — 16,0 <i>P. articulata</i> — 16,0 <i>Naididae</i> — 11,6 <i>C. mucedo</i> — 10,2	$N = 10168$ $B = 3,84$ $R = 2,63$ $HN = 2,03$ $Sp = 11$
3.	<i>S. crystallina</i> — 82,6 <i>Naididae</i> — 4,8	$N = 27465$ $B = 7,05$ $R = 6,70$ $HN = 1,11$ $Sp = 14$

На р. Птичь у п. Яр-Сале найдено хирономидное сообщество, его доминант — *G. glaucus* (46,9 % биомассы, 40,7 % потребления кислорода), субдоминант — *S. crystallina* (соответственно 13,9 и 21,7 %). Зооценоз отличается высокими значениями видового разнообразия (18 видов), плотности (11959 экз./м²), биомассы (4,37 г/м²), потребления кислорода (2,41 мгО/м² × ч), индекса Шеннона (2,62 бит/экз.). Группа хирономид преобладает по численности (67,1 %) и биомассе (65,3 %), из трофических групп наибольшее значение имеют собиратели (80,5 % суммарной плотности, 82,6 % — биомассы).

Водотоки изученной части южного Ямала отличаются разнообразием сообществ зооперифитона. Всего выделено 30 зооценозов (на речном участке — 13 и в дельте — 17), всех их можно объединить в девять групп: хирономидные, гастроподные, мшаночные, гидроидные, кладоцерные, пиявочные, наидидные, мошечные и трихоптерные. На речном и дельтовом участках наблюдаются различия в составе и соотношении сообществ (рис. 6.2). В водотоках дельты не найдены зооценозы типичных реофилов — мошек и ручейников, а на речном участке Оби — пиявок и олигохет.

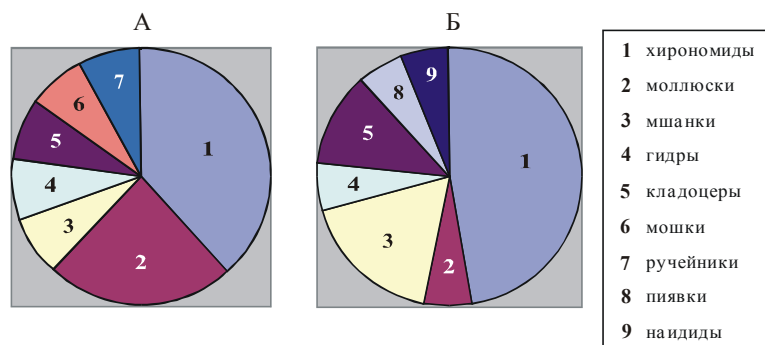


Рис. 6.2. Сообщества зооперифитона речного участка (А) и дельты (Б) р. Оби.

Наиболее часто встречаются хириноидные зооценозы (47 % всех сообществ в дельте и 38 % — на речном участке). В водотоках речной зоны Оби более обычны зооценозы гастропод, в дельтовых — мшаночные и кладоцерные (см. рис. 6.2).

К особенностям зооперифитона водотоков устьевой части Оби относится редкость сообществ с доминированием мошек и ручейников — обычных для крупных равнинных рек и проток Западной Сибири [Шарапова, 1996; Шарапова, 1998б], а также появление зооценозов *S. crystallina*, обычно встречающихся в нестабильных или экстремальных условиях [Протасов, 1994]. Высокое биоценотическое разнообразие зооперифитона изученных водоемов может свидетельствовать как о разнообразии условий, так и о неустойчивости среды обитания. Разрешение этого вопроса требует дополнительных исследований.

Высокие значения видового разнообразия, биомассы, индекса Шеннона отмечаются в сообществах с доминированием типично перифитонных прикрепленных форм, к которым относятся мшанки и личинки мошек (табл. 6.9). Показатели развития в сообществах беспозвоночных перифитона устьевой части Оби сходны с таковыми в других водоемах Западной Сибири. Для сообществ с доминированием наидид, гидр и пиявок характерны низкие значения видового разнообразия и индекса Шеннона [Шарапова, 1998б].

Таблица 6.9

Показатели развития сообществ зооперифитона

Сообщество	Численность	Биомасса	Число таксонов	Индекс Шеннона
<i>Naididae</i>	9784–47273	1,43–4,18	6	0,98–1,12
<i>Cladocera</i>	10168–61461	3,84–12,91	11–14	0,55–2,03
<i>Chironomidae</i>	5871–32222	0,77–8,27	10–22	0,97–2,75
<i>Bryozoa</i>	1704–28558	0,35–41,48	11–21	2,09–3,04
<i>Gastropoda</i>	2808–7629	2,20–7,94	9–18	1,88–2,86
<i>Hydra</i>	2434–11537	0,56–2,32	4–10	1,85–2,32
<i>Hirudinea</i>	8042	8,80	8	2,15
<i>Simuliidae</i>	14807	15,20	15	2,89
<i>Trichoptera</i>	7387	1,22	6	1,74

Из трофических групп в зооперифитоне наибольшее значение имеют собиратели и фильтраторы (рис. 6.3). Собиратели (детритофаги и альгофаги) доминируют в большинстве зооценозов речного участка (69,0 %) и дельты (62,0 %). К этой группе относится большинство личинок хириноид, ручейников и брюхоногие моллюски. Зооценозы с доминированием фильтраторов встречаются реже как на речном участке, так и в дельте.

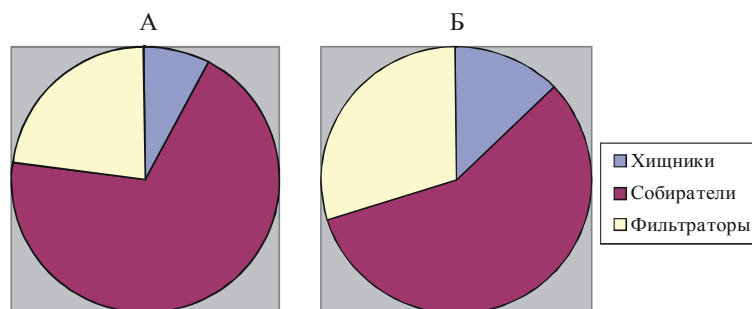


Рис. 6.3. Соотношение трофических групп зооперифитона речного участка (А) и дельты (Б) р. Оби.

В нижнем течении р. Щучья и в Надымской Оби у п. Кутопьюган в зообентосе и зооперифитоне доминируют разные виды, но относящиеся к одной трофической группе — фильтраторам, в зообентосе — двустворчатые моллюски [Юхнева, 1970; Кузикова, 1989; Шарапова, 1995], в зооперифитоне — мшанки, мошки и кладоцеры.

Сообщества с доминированием хищников — гидр и пиявок — в зооперифитоне встречаются крайне редко. Основным кормом гидр являются, чаще всего, планктонные ракообразные [Монаков, 1998]. Это позволяет частично вывести сообщества зооперифитона из под пресса хищника, тем не менее для этих сообществ характерно невысокое видовое богатство и показатели индекса Шеннона [Шарапова, 1998б]. Пиявки являются бродячими хищниками, те, что представлены в зооперифитоне, питаются в основном макробеспозвоночными [Монаков, 1998]. Очевидно, прессом этих хищников можно объяснить невысокие значения численности, видового разнообразия и индекса Шеннона — меры сложности структуры сообщества как в рассматриваемом зооценозе, так и в подобных сообществах зооперифитона Западной Сибири. Соотношение трех основных трофических групп на речном и дельтовом участках Оби имеет сходный характер (см. рис 6.3).

Полученные нами первые сведения о фауне обрастаний устьевого участка Оби свидетельствуют о высоком таксономическом и биоценотическом разнообразии зооперифитона, его значительном вкладе в биопродуктивность северных водоемов. Присутствие видов-индикаторов чистых вод (ручейники, веснянки, поденки, мошки и мшанки) и высокая плотность организмов позволяют использовать зооперифитон в биоиндикации качества вод.

7. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ОСВОЕНИЯ ГАЗОКОНДЕНСАТНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ НА РАЗНООБРАЗИЕ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ЯМАЛА

Мезофауна — совокупность почвенных беспозвоночных животных, отделяемых при ручной разборке проб — важная функциональная часть большинства наземных экосистем. Ее наличие и состав в значительной мере определяют структуру и плодородие почв, скорость биологического круговорота, продуктивность и восстановительную способность экосистем. В экосистемах Ямала, особенно с продвижением на север, где условия дневной поверхности неблагоприятны для большинства мелких животных, в тонком верхнем слое почвы и дернины сосредотачивается основной пул биомассы, численности и разнообразия наземных беспозвоночных. По данным В. Н. Ольшванга [1995], биомасса беспозвоночных в тундрах полуострова составляет до 90 % суммарной биомассы всех животных; разнообразие мезофауны оценивается в 2–2,5 тысячи видов, что также намного превосходит разнообразие других фаунистических групп. В силу этого, а также методически, почвенная мезофауна является одной из лучших модельных групп для исследования различных факторов освоения.

Исследования почвенной мезофауны Ямала начаты сравнительно недавно [Богачева, 1993; Ольшванг, 1995; и др.], проведены такие работы и в зоне освоения Бованенковского ГКМ. Их результаты показали резкое падение количественных и качественных показателей мезофауны, в том числе ее видового разнообразия, в новообразованных техногенных местообитаниях по сравнению с естественными. Вместе с тем процессы восстановления мезофауны нарушенных местообитаний Ямала до сих пор исследованы не были. Подобные работы, проведенные в других районах Тюменского Севера [Порядина, 1991; Соромотин, 1991], показывают сложность и неоднозначность процессов формирования мезофауны осваиваемых территорий.

В июле 1995 года нами предприняты исследования разнообразия почвенной мезофауны участков, находящихся в достаточно длительном для Ямала освоении — поселка Харасавэй и его окрестностей (функционирует с середины 1970-х годов) и вахтового поселка ЯЭГБ и его окрестностей (с 1987–1988 годов). Всего отобрано 20 стандартных почвенных проб (25×25×5 см), в том числе 9 — в Харасавэе и 11 — в Бованенково. Определение таксонов беспозвоночных проведено к. б. н. А. В. Соромотиным.

Представлены следующие типы нарушений: 1) отсыпки — коренная трансформация исходных мохово-травяных тундровых ценозов (1+2 пробы соответственно); 2) расчистки — удаление верхнего органогенного слоя, частичное или полное (0+2 пробы); 3) перепашка — перемешивание почвы гусеничной техникой или другими средствами (0+2 пробы); 4) гуртование — сгребание в кучи верхнего слоя почвы бульдозерами (2+1 пробы); 5) проезд — колеи или следы от движения транспортных средств (0+2 пробы); 6) влияние газового факела — термическое и химическое в зоне выгаивания (2+0 пробы). Контроль представлен участками исходных мохово-травяных тундр, в том числе с признаками пастбищной эрозии (3+2 пробы). Приведенный порядок нарушений, а также их расположение в таблицах и на рисунках (табл. 7.1; 7.2; рис. 7.1–7.3) соответствуют уменьшению степени нарушенности в ряду: коренная трансформация — сильная — средняя — слабая — исходное состояние. Все исследованные участки находятся в продвинутой стадии самовосстановления без существенных признаков вторичных нарушений (кроме участков № 1 и 6 с опытной рекультивацией в Бованенково). О степени восстановления можно судить по проективному покрытию участков напочвенными растениями, а также по доминантам растительного покрова [Освоение Севера..., 1991, 1994].

Таблица 7.1

Видовое разнообразие (знаменатель) и численность почвенной мезофауны по Бованенковскому ГКМ

	Почвенные пробы										
	Отсыпка		Расчистка		Перепахка		Гурт		Проезд		Контроль
№ почвенной пробы	1**	2	3	4	5	6***	7	8	9	10	11
Сохранность орг. слоя, %	0	0	20	30	60	80	80	100	100	100	100
Напочв. раст. покров*	Зл.	Ртр.	Хв.	Мш.	Трб.	Зл.	Ртр.	Ртр.	Пуш.	Зл.-мш.	Мш.
Проективное покрытие, %	60	30	70	90	90	100	80	90	90	100	100
Таксономические группы											
<i>NEMATODA</i>	–	–	35/–	90/–	4/–	1/–	11/–	5/–	50/–	5/–	9/–
<i>OLIGOCHAETA</i>	–	–	–	–	–	–	1/1	–	1/1	3/1	–
<i>ARACHNIDA</i>	–	–	–	–	2/2	2/2	6/3	5/4	4/2	3/3	1/1
<i>INSECTA</i>	3/3	6/5	13/6	28/7	30/5	29/11	32/15	14/7	6/5	4/4	8/3
<i>Diptera</i>	2/2	2/2	11/4	22/5	24/3	16/6	7/4	11/4	2/2	1/1	6/2
<i>Coleoptera</i>	1/1	3/2	2/2	6/2	6/2	13/5	24/10	3/3	4/3	2/1	–
<i>Hyменoptera</i>	–	1/1	–	–	–	–	1/1	–	–	1/1	–
<i>Homoptera</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1/1	–
<i>Collembola</i>	+	–	+	–	+	+	+	+	+	+	+
Семейства:											
<i>Rhagionidae</i>	–	–	1/1	18/1	–	–	–	2/1	1/1	–	–
<i>Tipulidae</i>	–	–	2/1	–	–	–	–	7/1	–	–	–
<i>Chironomidae</i>	–	1/1	–	2/1	–	–	–	–	–	–	–
<i>Staphilinidae</i>	1/1	3/2	1/1	2/1	6/2	10/3	8/2	1/1	4/3	2/1	–
<i>Carabidae</i>	–	–	–	4/1	–	2/1	4/2	1/1	–	–	–
Разнообразие (по <i>Insecta</i>)	1,80	4,50	2,96	2,24	3,90	5,04	5,39	3,38	3,00	3,57	2,13

* См. сокращения к табл. 7.2.

** Участок рекультивирован в 1992 году: распашка, боронование, посев злаков.

*** Участок рекультивирован в 1991 году: перекопка лопатой, внесение гранулированных удобрений, чресполосный посев злаков.

Таблица 7.2

Видовое разнообразие (знаменатель) и численность почвенной мезофауны по Харасавэйскому ГКМ

	Почвенные пробы								
	Отсыпка	Гурты			Факел		Пастбищная эрозия	Контроль	
№ почвенной пробы	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Механический состав почвы	Песок	Торф, мусор	Песок, торф		Песок	Торф	Песок, торф	Торф	Моховая дернина
Напочвенный растит. покров	Пол.	Пуш.	Пуш.	Мш.	Зл.	Пуш.	Тр.-мш.	Пуш.	Мш.
Таксономические группы									
<i>NEMATODA</i>	–	2/–	90/–	–	–	4/–	4/–	74/–	–
<i>ARACHNIDA</i>	–	–	–	6/3	3/2	+	14/4	9/–	5/3
<i>INSECTA</i>	1/1	13/4	4/3	32/7	18/8	21/9	8/6	8/4	4/3
<i>Diptera</i>	–	11/3	3/2	9/2	1/1	5/4	6/4	3/2	1/1
<i>Coleoptera</i>	–	2/1	1/1	13/4	5/4	10/2	2/2	5/2	3/2
<i>Hymenoptera</i>	1/1	–	–	10/1	–	–	–	–	–
<i>Homoptera</i>	–	–	–	–	12/3	2/1	–	–	–
<i>Lepidoptera</i>	–	–	–	–	–	1/1	–	–	–
<i>Collembola</i>	–	+	+	+	–	+	+	+	+
Семейства:									
<i>Ragionidae</i>	–	–	–	7/1	–	2/2	2/1	–	–
<i>Tipulidae</i>	–	–	–	2/1	–	–	–	–	1/1
<i>Chironomidae</i>	–	–	–	–	–	–	–	1/1	–
<i>Staphilinidae</i>	–	2/1	–	13/4	–	10/2	1/1	2/1	2/1
<i>Carabidae</i>	–	–	–	–	3/2	–	1/1	3/1	1/1
Разнообразие (по <i>Insecta</i>)	1,00	2,77	2,67	5,22	4,26	4,12	5,33	3,56	2,67

* Сокращения: зл. — злаки; ртр. — разнотравье; хв. — хвощ; мш. — зеленые мхи; трб. — трехреберник Хукера; пуш. — пушицы, осоки; пол. — полынь арктическая.

Харасавэйское ГКМ										
<i>Nematoda</i>										
<i>Arachnida</i>										
<i>Insecta</i>										
№ пробы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Нарушения	Отсыпка	Гурты			Факел		П/эрозия	Контроль		

Бованенковское ГКМ											
<i>Oligochaeta</i>											
<i>Arachnida</i>											
<i>Nematoda</i>											
<i>Insecta</i>											
№ пробы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Нарушения	Отсыпка		Расчистка		Перепашка		Гурт	Проезд		Контроль	

Рис. 7.1. Разнообразие основных таксонов почвенной мезофауны на восстанавливаемых участках по Харасавэйскому и Бованенковскому ГКМ.

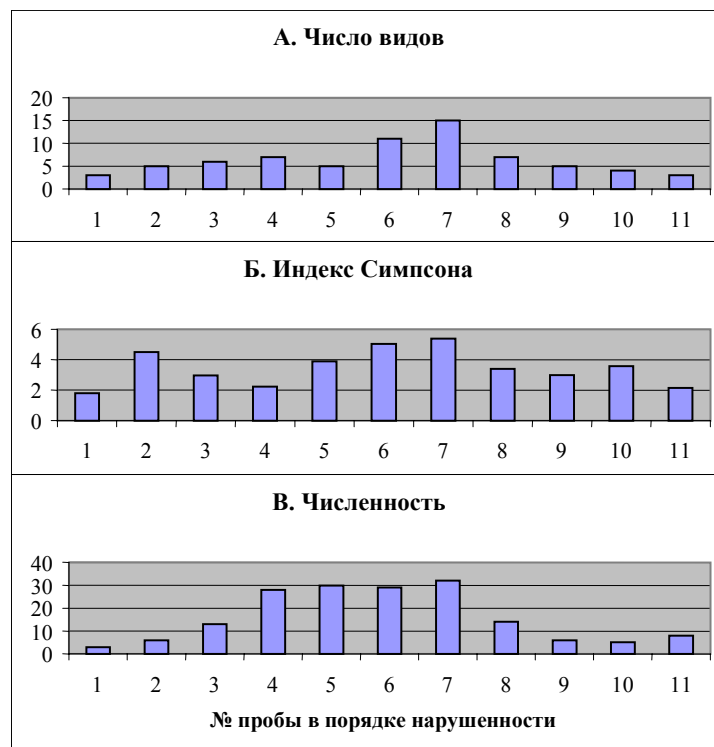


Рис. 7.2. Показатели разнообразия почвенных насекомых (*Insecta*) на восстанавливаемых участках по Бованенковскому ГКМ.

Разнообразие мезофауны восстанавливаемых ценозов в ряду различных типов и степени трансформации вызывает определенные закономерности, общие для Бованенковского и Харасавэйского ГКМ. Прежде всего, зависимость разнообразия от исходной степени нарушенности носит нелинейный, близкий к параболическому характер. Так, в зоне Бованенковского ГКМ наименьшее видовое разнообразие (3–5 видов насекомых) отмечено на песчаных отсыпках (что вполне естественно). Оно возрастает на расчистках (6–7 видов), далее на перепашках (5–11 видов) и достигает наибольшего значения в гуртах (15 видов). Далее, по мере уменьшения исходной степени нарушенности видовое разнообразие вновь снижается на участках проезда техники (5–7 видов) и на контроле (3–4 вида) (рис. 7.1).

Разнообразие различных систематических групп беспозвоночных также достигает наибольших значений в гуртах (представлены все рассматриваемые группы — круглые и малощетинковые черви, паукообразные и насекомые), но в целом максимум смещен в сторону слабонарушенных участков и контроля (рис. 7.3). В частности, олигохеты не отмечены на отсыпках, расчистках и перепашках, пауки — на отсыпках и расчистках, нематоды — на отсыпках, но все они присутствуют в контроле. Наибольшее число отрядов насекомых представлено в контроле (злаково-мшистый ценоз). Наиболее выровненные показатели разнообразия по участкам разной нарушенности отмечены для стафилинид — подвижных хищных насекомых, однако сходные с ними по экологии жужелицы отмечены только в средненарушенных местообитаниях. Видовое разнообразие нематод нами не определялось, но, судя по численности, оно менее всего зависит от исходной степени нарушенности, достигая наибольших показателей в плотных мшистых и пушицево-осоковых дернинах.

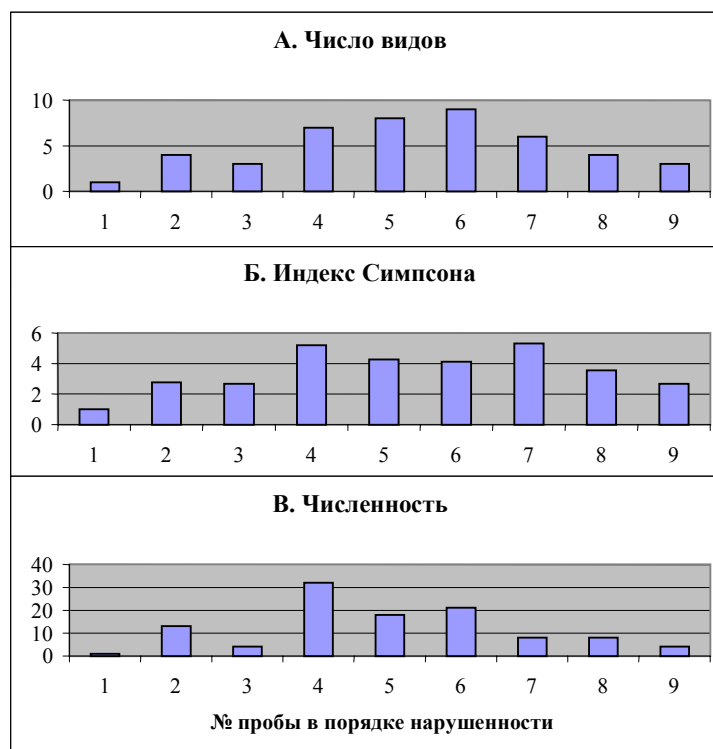


Рис. 7.3. Показатели разнообразия почвенных насекомых (*Insecta*) на восстанавливающихся участках по Харасавэйскому ГКМ.

Среди участков с однотипной нарушенностью наибольшим разнообразием мезофауны отличаются участки с большим проективным покрытием, с большим разнообразием видов растительного покрова, с большим сроком восстановления. В частности, на участке, рекультивированном в 1991 году с перекопкой, внесением удобрений и чресполосным посевом злаков (проба № 6), восстановившем проективное покрытие до 100 %, отмечено сравнительно высокое разнообразие мезофауны, большее, чем на однотипном участке без рекультивации. Напротив, на рекультивированном в 1992 году участке песчаной отсыпки внутри поселка с распашкой и посевом злаковой монокультуры (проба № 1) разнообразие мезофауны оказалось ниже, чем на однотипном самозарастающем разнотравьем участке, уступающем по проективному покрытию.

Аналогичные нелинейные закономерности демонстрирует и индекс разнообразия Симпсона, являющийся структурным показателем организации биоты. В большинстве случаев достаточно жестко связана с разнообразием и численность особей мезофауны (без нематод), что в методическом плане позволяет рассматривать ее как косвенную характеристику разнообразия (см. рис. 7.1).

В районе Харасавэя при меньшем в целом по сравнению с районом БГКМ разнообразии нами обнаружены аналогичные закономерности его изменения при освоении (см. рис. 7.2; 7.3). Наименьшее разнообразие почвенных насекомых отмечено на песчаных отсыпках (1 вид), заметно выше оно в гуртах (3–7 видов) и наибольших значений достигает в зоне факела (8–9 видов), далее уменьшаясь на контрольных участках с пастбищной эрозией (6 видов) и без нее (3–4 вида). Наибольшее разнообразие пауков, относящихся, строго говоря, к напочвенной фауне, но попадающих и в почвенные пробы, сдвинуто в сторону контроля и достигает максимума на участке с паст-

бишной эрозией; на отсыпке и в торфянистых гуртах пауки не обнаружены. Напротив, нематоды — животные в наибольшей мере связанные с почвой — наиболее представлены в пушицево-осоковых дернинах и почти отсутствуют в песках и рыхлых мхах, не проявляя жесткой зависимости от исходной нарушенности местообитания. Наибольшая представленность всех трех систематических групп почвенной мезофауны отмечается на травяно-моховом участке с признаками пастбищной эрозии (проба № 8). Для него же отмечен самый высокий структурный показатель разнообразия насекомых.

Повышенные показатели разнообразия в ходе восстановления средненарушенных участков (перепашки, гуртование, пастбищная эрозия) по сравнению с сильнонарушенными (отсыпки, расчистки) и контролем вполне объяснимы. На средненарушенных участках при частичном сохранении элементов исходного местообитания создаются новые, привнесенные и трансформированные элементы, усложняется микро- и мезорельеф, что способствует лучшей аэрации и прогреванию почвы, увеличению глубины протаивания, обогащению минеральными элементами, увеличивается продуктивность и разнообразие растительного покрова. Все перечисленные факторы увеличивают число экологических ниш, которые заполняются представителями почвенной мезофауны по мере восстановления ценоза при достижении максимального разнообразия на средних стадиях восстановления. Далее, с приближением к климаксному состоянию, сопровождающемуся усилением мерзлотных явлений, разнообразие почвенной мезофауны, очевидно, уменьшается до уровня, отмеченного нами на контрольных участках.

На момент исследований по большинству типов нарушений территории БГКМ и Харасавэя отмечен уровень разнообразия, близкий к контрольному или превосходящий его. Только на песчаных отсыпках и некоторых расчистках контрольный уровень не был достигнут. Уровень разнообразия почвенной мезофауны рекультивированных участков оценивается неоднозначно и зависит от типа нарушений, разнообразия элементов рекультивации и времени восстановления.

8. МИКОИНДИКАЦИЯ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЯМАЛА

Индикаторные свойства биологических объектов широко используются в оценках состояния и мониторинге природных комплексов. Они проявляются на различных уровнях организации биоты — химическом, морфологическом, физиологическом, ценотическом. Традиционными объектами биоиндикации являются лишайники, травянистые растения и их сообщества, древесно-кольцевые структуры, перспективно использование мелких млекопитающих и их сообществ, почвенной биоты. Ряд таких исследований проведен и на Ямале [Природная среда Ямала, 1995]. Сравнительно новым направлением стало использование грибов — микоиндикация [Авессаломова, Смирнова, 1989]. Грибы являются неотъемлемой частью практически всех экосистем, часто выполняя ключевую роль в процессе экологического круговорота. Среди них есть немало симбионтных и паразитических форм, непосредственно контролирующих состояние биоты и отдельных ее элементов, а также видов, имеющих пищевое, лекарственное или техническое значение. В зависимости от целей индикации и типа обследуемой экосистемы могут быть использованы различные специализированные группировки грибов — почвенные, патогенные, дереворазрушающие и пр.

Основные результаты микологических исследований на Ямале рассмотрены нами ранее [Природная среда Ямала, 1995]. Наиболее значительными среди них являются работы В. А. Мухина, посвященные дереворазрушающим грибам [1984, 1991, 1993]. Они создали ту степень изученности видового состава и экологии этой группы, которая позволяет перейти к специализированным и прикладным разработкам на их базе. В настоящей работе рассматриваются индикаторные свойства сообществ дереворазрушающих грибов Ямала. При этом последние вычлняются для детального рассмотрения из более общей системы микоиндикации [Арефьев, 1998, 1999], разработанной на материалах по всему диапазону природных условий Западно-Сибирской равнины. Данная система опробована в ряде удаленных от Западной Сибири регионов и, судя по литературному анализу распространения грибов, универсальна для бореальной лесной зоны, охватываемой ареалом березы (*Albae*).

Береза (*Betula pubescens*) распространена по югу п-ова Ямал, в восточной части до долины р. Харбей, на западе до долины р. Яходьяхи. С продвижением на север береза все более тяготеет к глубоко протаивающим дренированным приречным и приручейным местообитаниям и на 50–70 км не достигает северной границы распространения лиственницы. Значительно севернее, до долины р. Сеяхи, проникает кустарниковая форма берез — береза карликовая (*Betula nana*), представитель секции *Nanae*, не входящий в данную систему микоиндикации. В ходе наших исследований макромисцеты на березе карликовой не отмечены, что, очевидно, связано с ее мелкоствольностью и другими видовыми особенностями.

На крайнем юге Ямала, в районе г. Лабытнанги, береза пушистая наряду с березой карликовой произрастает в различных лесных местообитаниях, часто в антропогенно нарушенных — на территории городов, поселков, промышленных объектов. Независимо от доли ее участия в древостое консорция грибов березы формируется под воздействием всего лесного биогеоценоза и адекватно отражает его состояние.

Учеты грибов на территории Ямала проведены нами в июле — августе 1996 и 1998 годов. Охвачены нативные (развивающиеся без видимых аномалий) лесные массивы вдоль заполярного участка р. Оби у п. Октябрьский, импактные мелколесья г. Лабытнанги и горельники на отрезке Лабытнанги — Октябрьский. Используются также опубликованные данные учетов В. А. Мухина [1984] по нативным лесным массивам долин Яходьяхи, Хадытаяхи и гипоарктическим редколесьям юга Ямала.

8.1. Теоретические основы микоиндикации

Дереворазрушающие грибы являются важнейшим функциональным звеном лесных экосистем, прошедшим с ними длительную коэволюцию [Каратыгин, 1993] и проявляющим высокую чувствительность к изменениям среды [Рипачек, 1967; Степанова, Мухин, 1979]. В силу этого их исследование является естественной частью мониторинга лесных регионов и отдельных лесных объектов вплоть до зоны кустарниковых тундр. По ряду своих свойств дереворазрушающие грибы выдвигаются в качестве наиболее перспективного показателя устойчивости леса [Научные основы..., 1992]. Это приобретает особую актуальность с принятием ООН концепции устойчивого развития и поиском специфических показателей устойчивости экосистем [Коптюг, 1992; Большаков и др., 1993]. Имеется опыт использования дереворазрушающих грибов при оценке антропогенных воздействий на экосистемы [Юпина, 1987; Малеев и др., 1989; Переведенцева, Мехоношин, 1990; Бондарцева, Свищ, 1991; Василяускас, 1991; и др.].

Проведенные нами исследования [Арефьев, 1998, 1999, 2000 и др.] показывают, что пространственно-временная организация сообществ дереворазрушающих грибов достаточно адекватно отражает соответствующую организацию лесных экосистем и ее аномалии. Теоретической основой микоиндикации состояния лесных экосистем является анализ сообществ дереворазрушающих грибов в экологическом факторном пространстве. При предельном обобщении множества экологических факторов виды в нем составляют трехмерный континуум «стабильность состояния среды — стабильность состояния субстрата — сукцессия». Континуум распространяется на различные уровни организации экосистем: зонально-географический (весь регион), биогеоценотический, элементарно-ценотический (древесный субстрат), онтоценогенетический (возрастные изменения), а также дигрессионно-ценотический (нарушенности леса).

Центральная, наиболее крупная и инертная часть экосистемы с автономным от внешней среды режимом, с полным набором характерных свойств, с наибольшей степенью свободы определяется как базальная и рассматривается как устойчивая часть экосистемы. Маргинальные элементы экосистемы имеют меньшее число степеней свободы, сильно зависят от колебаний внешней среды, могут утрачивать присущие системе свойства, поэтому рассматриваются как неустойчивые. Примерами маргинальных лесных экосистем являются (на разном уровне) лесотундра, лесостепь, заболоченные леса, молодняки, вырубки, горельники, мелкие и нарушенные древесные субстраты.

Базальным экосистемам соответствуют базальные виды дереворазрушающих грибов, маргинальным — маргинальные виды. Микологическими показателями структуры и устойчивости леса являются соотношения численности базальных видов грибов с различными экологическими группами маргинальных видов — транскортикальными (поровыми) и раневыми маргиналами, квазибазальными стволовыми паразитами [Арефьев, Мухин, 1997].

Важным параметром является видовой состав дереворазрушающих грибов. Согласно Конвенции ООН о биологическом разнообразии [Конвенция..., 1994], грибы являются составной частью мирового и регионального разнообразия живых организмов, подлежащей инвентаризации, охране и исследованию в режиме мониторинга (ст. 7). Ряд видов дереворазрушающих грибов включен в Красную книгу РФ, национальные и региональные Красные книги, в том числе Ямало-Ненецкого автономного округа. На территории Тюменской области выявлено 345 видов дереворазрушающих грибов, в том числе 270 афиллофоровых [Мухин, 1993], из них около 15 видов реликтовых и редких, требующих охраны [Mukhin, 1993]. На Ямале найдено более 100 видов дереворазрушающих грибов [Мухин, 1993]. Некоторые виды дереворазрушающих грибов могут рассматриваться как биоагрессоры в условиях антропогенной трансформации лесных экосистем [Арефьев, 1997].

Разнообразие дереворазрушающих грибов является показателем состояния лесной экосистемы, в частности устойчивости. Так, большое абсолютное число видов грибов свидетельствует о благоприятных почвенно-климатических условиях. Вместе с тем в силу специфики трутовиков как биологических деструкторов оно же показывает разнообразие факторов, разрушительно действующих на лес. Численность вида при этом может рассматриваться как сила соответствующего фактора. Комплексным показателем разнообразия и силы деструктивных факторов могут служить индексы разнообразия Шеннона, Симпсона, отражающие количественное участие видов в сообществе. Видовая емкость микоценоза (среднее число видов, отмеченных на древесном субстрате) характеризует размерный состав древостоя и состояние отдельных размерных элементов. Значительные погодичные колебания показателей разнообразия дереворазрушающих грибов на мониторинговом участке характеризуют неустойчивость состояния лесной экосистемы. Некоторые виды дереворазрушающих грибов являются качественными индикаторами воздействия конкретных экологических факторов (например, пирогенных), индикаторными могут быть также количественные соотношения видов.

Отбор материала, учет грибов

Исходные данные о сообществах дереворазрушающих грибов собираются посредством их количественного учета по модифицированной методике В. А. Мухина [Мухин, 1984; Арефьев, 1993]. Методика построена на учете «трутовых» грибов; представители агариковых и других порядков грибов не рассматриваются в силу кратковременности существования их плодовых тел и большей случайности их обнаружения. Учеты проводятся ежегодно, по мере формирования в августе — октябре генерации плодовых тел грибов, хорошо сохраняющихся до следующего года.

Из всего многообразия трутовиков в настоящую систему микоиндикации включены макромицеты, развивающиеся на древесине березы (*Albae*). Это позволяет избежать излишнего усложнения системы, сохранив ее универсальность благодаря широчайшему географическому и экологическому диапазону березы, обилию заселенных березовых субстратов и большому видовому разнообразию ее грибной консорции. Аналогичный подход был осуществлен В. А. Мухиным [1990] при географическом анализе грибной биоты. Макромицеты составляют центральную подсистему грибных сообществ, разрушающую основной объем древесины в лесах. Кроме того, они сравнительно легко распознаются в природе, что важно при сборе исходных количественных данных.

Микоиндикация может вестись параллельно с другими исследованиями в рамках системы экологического мониторинга. Для этого выбираются однородные массивы леса (или производные от него экосистемы), входящие в состав одного лесотаксационного выдела. Если это невозможно, берется несколько близких по своим показателям выделов. Учет ведется на произвольном маршруте (возможно, фиксированном) по непересекающейся траектории, равномерно охватывающей участок. Длина маршрута может быть различной, исходя из обилия грибов, обычно не менее 1 км с набором не менее 100 отдельных древесных субстратов, заселенных грибами.

В ходе учета обследуются все древесные субстраты. Под субстратом понимается отдельный древесный организм, не имеющий видимого сочленения с другими организмами, живой или погибший. При расчлененности субстрата по возможности мысленно восстанавливают его целостность и описывают как единый. Отмечается вид дерева, его жизненное состояние (живое, мертвое), тип отпада (усыхание на корню, ветровал, бурелом, рубка, механическое или огневое повреждение, валеж, сухостой и другие характерные детали). Обследование субстрата с регистрацией видов ведут последовательно от комлевой части к вершине.

8.2. Матричный анализ грибного сообщества

Для индикаторной группы макромицетов, которая включает в себя более 50 видов, разработана трехмерная экологическая матрица [Арефьев, 1999] (табл. 8.1, 8.2). При построении матрицы использованы такие критерии, как экологическая сопряженность, филогенетическая близость, функциональное сходство, близость размеров и сходство жизненной формы плодовых тел грибов. По сравнению с более ранними публикациями в матрицу внесены некоторые изменения, обеспечившие градиентное распределение численности видов не только в пределах строк и столбцов, но и диагональных рядов. Таким образом, полностью соблюдается критерий градиентности, исходящий из закона экологического оптимума и характеризующий ценобитический континуум [Уиттекер, 1980]. Это дает достаточное основание рассматривать матрицу в качестве адекватной модели сообщества. Первое измерение развернуто в виде двух слоев и характеризует сукцессионную смену видов в процессе разложения древесины, то есть временной фактор. В левой части матрицы (первый слой) представлены виды первых стадий разложения, идущих в среднем 1–5 лет (первичные), в правой — виды последующих стадий до образования гумуса, идущих 10–15 лет (вторичные). Второй слой матрицы является в значительной степени зеркальным отражением первого, а соответствующие друг другу ячейки левой части занимают виды, образующие типичные сукцессионные пары.

Т а б л и ц а 8.1

**Список видов макромицетов консорции березы
с матричными характеристиками для расчета параметров
вмещающего древостоя (по табл. 8.2)**

Таксон	Группа базальности	Координаты в матрице: слой, столбец, строка	Индекс экологического веса i	Индекс функции распада f	Индекс функции роста $1-f$
<i>PORLACEAE</i>					
<i>Antrodiella foliaceo-dentata</i> (T. L. Nicol.) Gilbn. et Ryv.	M	114	0,1000	1	0
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.: Fr.) P. Karst	M	146	0,1667	1	0
<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.: Fr.) Murr.	M	256	0,1667	1	0
<i>Coriolopsis trogii</i> (Berk.) Domanski	M	168	0,5139	1	0
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolt.: Fr.) Schroet	M	123	0,1667	1	0
<i>Datronia mollis</i> (Sommerf.: Fr.) Donk	M	135	0,1000	1	0
<i>Fomes fomentarius</i> (L.: Fr.) Fr.	B1	112	0,3333	–	–
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Swartz: Fr.) P. Karst	B2	212	0,3333	–	–
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Fr.) P. Karst	M	144	0,1000	1	0
<i>Gloeoporus dichrous</i> (Fr.) Bres.	M	245	0,1000	1	0
<i>Hapalopilus nidulans</i> (Fr.) P. Karst.	M	134	0,1000	1	0
<i>Irpex lacteus</i> (Fr.: Fr.) Fr.	M	155	0,1000	1	0
<i>Ischnoderma resinosum</i> (Fr.) P. Karst	M	125	0,1000	1	0
<i>Lenzites betulina</i> (Fr.) Fr.	M	157	0,3333	1	0
<i>Oligoporus tephroleucus</i> (Fr.) Gilbn. et Ryv.	M	267	0,3333	1	0
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.: Fr.) P. Karst	M	133	0,1667	1	0
<i>Skeletocutis nivea</i> (Jungh.) Keller	M	225	0,1000	1	0
<i>Stecherinum murashkinskyi</i> (Burt) Maas G.	M	222	0,0357	0	1
<i>S. ochraceum</i> (Pers. in Gmelin: Fr.) S. F. Gray	M	223	0,0476	1	0
<i>Trametes cervina</i> (Schw.) Bres.	M	136	0,1000	1	0
<i>T. gibbosa</i> (Pers.: Fr.) Fr.	M	147	0,3333	1	0
<i>T. hirsuta</i> (Wulf.: Fr.) Pil.	M	166	0,1667	1	0
<i>T. ljubarskyi</i> Pil.	M	158	0,5139	1	0
<i>T. pubescens</i> (Schum.: Fr.) Pil.	M	167	0,3333	1	0

Окончание т а б л. 8.1

Таксон	Группа базальности	Координаты в матрице: слой, столбец, строка	Индекс экологического веса i	Индекс функции распада f	Индекс функции роста $1-f$	
<i>T. suaveolens</i> L.: Fr.	К	M	113	0,1667	–	–
		B	148	0,0278	–	–
<i>T. versicolor</i> (L.: Fr.) Pil.+ T.ochracea (Pers.) Gilbn. & Ryv.	M	156	0,1667	1	0	
<i>Trichaptum biforme</i> (Fr. in Kl.) Ryv.	M	113	0,1667	1	0	
<i>Tyromyces chioneus</i> (Fr.) P. Karst.	M	266	0,1667	1	0	
<i>T. subcaesius</i> (A. David) Ryv. et Gilbn.	M	255	0,1000	1	0	
HYMENOGYNIACEAE						
<i>Hymenochaete tabacina</i> (Sow.: Fr.) Lev.	M	233	0,0476	1	0	
<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.: Fr.) Pil.	К	M	111; 112	1,3333	–	–
		B	246	0,0476	–	–
<i>I. radiatus</i> (Sow.: Fr.) P. Karst.	M	111	0,5139	0	1	
<i>I. rheades</i> (Pers.) Bond. et Sing.	К	M	111; 212	1,3333	–	–
		B	236	0,0476	–	–
<i>Phellinus igniarius</i> (L.: Fr.) Quel.+ Ph. nigricans (Fr.) P. Karst.	К	M	211	1,0000	–	–
		B	257	0,0357	–	–
<i>Ph. laevigatus</i> (Fr.) Bourd. & Galz. + Ph. lundellii Niem.	M	211	0,5139	0	1	
CORTICIACEAE						
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.: Fr.) Pouz.	M	067	0,0357	1	0	
<i>Cylindrobasidium laeve</i> (Pers.: Fr.) Chamuris	M	056	0,0278	1	0	
<i>Laxitextum bicolor</i> (Pers.: Fr.) Lentz.	M	234	0,0667	1	0	
<i>Phlebia tremellosa</i> (Schrad.: Fr.) Burds. & Nakasone	M	235	0,1000	1	0	
<i>Plicatura nivea</i> (Sommerf.: Fr.) P. Karst	M	244	0,0667	1	0	
<i>Plicaturopsis crispa</i> (Pers.: Fr.) Reid	M	124	0,1000	1	0	
STEREACEAE						
<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.: Fr.) S. F. Gray	M	145	0,1000	1	0	
<i>S. subtomentosum</i> Pouz.	M	224	0,0667	1	0	
RIGIDOPORACEAE						
<i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryv.	M	213	0,0476	1	0	
<i>O. populinus</i> (Schum.: Fr.) Donk.	К	M	213	0,1667	–	–
		B	258	0,0278	–	–
GANODERMATACEAE						
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	M	247	0,3333	1	0	
ALBATRELLACEAE						
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.: Fr.) Murr.	К	M	112	0,3333	–	–
		B	248	0,0278	–	–
SCHIZOPHYLLACEAE						
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.	M	214	0,1000	1	0	
HYDNACEAE						
<i>Climacodon septentrionalis</i> (Fr.) P. Karst.	К	M	222	0,3333	–	–
		B	268	0,0278	–	–
POLYPORACEAE						
<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.: Fr.) P. Karst.	M	122	0,3333	0	1	

Кроме того, в середине матрицы выделяются пионерные грибы, характерные для наиболее ранних стадий ксилотриза (1–2 года).

Второе измерение (по диагонали от срединного нижнего угла каждого слоя матрицы к верхнему) характеризует валентность видов по отношению к стабильности физических параметров внешней среды. Виды, расположенные ближе к середине матрицы (линия раздела первичных и вторичных), свойственны экосистемам гидротермического оптимума (южная тайга, крупнотравные типы леса и др.). Виды, находящиеся в противоположной части строк и столбцов, являются гидротермическими

Таблица 8.2

Экологическая матрица сообщества дереворазрушающих грибов (консорция березы) и их численность (особей) в учетах по Западно-Сибирской равнине

№				1 Первичные виды					2 Вторичные (дополнительные) виды							
	<i>i</i>	<i>f</i>		6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6	
1 (8)	1.00 0.03	0		Транскортикальные			влажные мелколесья и молодняки (гипоарктические леса, лесотундра)		<i>Inonotus radiatus</i> 90	<i>Phellinus laevigatus</i> 199				Пессимум		
2 (7)	0.33 0.04	0			типичные леса		<i>Piptoporus betulinus</i> 2919	Fomes fomentarius 7539	Fomitopsis pinicola 919	<i>Steccherinum murashkin-skyi</i> 121						
3 (6)	0.17 0.05	1		сухие и разреженные леса (лесостепь)		<i>Russuloporus cinnabarinus</i> 26	<i>Daedaleopsis confragosa</i> 1397	<i>Trichaptum biforme</i> 1495	<i>Oxyporus corticola</i> 573	<i>Steccherinum ochraceum</i> 486	<i>Hymenochaete tabacina</i> 6					
4 (5)	0.10 0.07	1	Слабо специализированные (нарушенные леса, горельники)		<i>Gloeophyllum sepiarium</i> 26	<i>Hapalopilus nidulans</i> 87	<i>Plicaturopsis crispa</i> 100	<i>Antrodiella foliaceo-dentata</i> 1	<i>Schizophyllum commune</i> 40	<i>Stereum subtomentosum</i> 478	<i>Laxitextum bicolor</i> 34	<i>Plicatura nivea</i> 1				
5 (4)	0.07 0.10	1	Раневые (гари, вырубki, бурелом)	<i>Irpex lacteus</i> 101	<i>Stereum hirsutum</i> 618	<i>Datronia mollis</i> 51	<i>Ischnoderma resinosum</i> 1	Раневые субстраты:	мелкие (ветви, горелые) — сухие	<i>Skeletocutis nivea</i> 11	<i>Phlebia tremellosa</i> 195	<i>Gleoporus dichrous</i> 225	<i>Tyromyces subcaesius</i> 2			
6 (3)	0.05 0.17	1	<i>Trametes hirsuta</i> 19	<i>Trametes versicolor</i> 1748	<i>Bjerkandera adusta</i> 1367	<i>Trametes cervina</i> 12		<i>Cylindrobasidium laeve</i> 227	средние (валежник, пни) — типичные		<i>Inonotus rheades</i> 1	<i>Inonotus obliquus</i> 969	<i>Cerrena unicolor</i> 1097	<i>Tyromyces chioneus</i> 27		
7 (2)	0.04 0.33	1	<i>Trametes pubescens</i> 49	<i>Lenzites betulina</i> 367	<i>Trametes gibbosa</i> 86		<i>Chondrostereum purpureum</i> 181		крупные (пни) — влажные			<i>Ganoderma applanatum</i> 116	<i>Phellinus igniarius</i> 1428	<i>Oligoporus tephroleucus</i> 4		
8 (1)	0.03 1.00	1	<i>Coriolop-sistrogii</i> 26	<i>Trametes ljubarskyi</i> 2	<i>Trametes suaveolens</i> 1	Онтимум	6	5	крупные — стабильно влажные	Онтимум	<i>Laetiporus sulphureus</i> +	<i>Oxyporus populinus</i> 1	<i>Climacodon septentrionalis</i> 1			
<i>i</i> — экологич. вес видов				1 Первичные					0 Пионерные		2 Вторичные (дополнительные)					
<i>f</i> — субстрат. функция				Fomes	— базальные виды			<i>Trametes</i>	— маргинальные виды			<i>Inonotus</i>	— ствольные паразиты			

толерантами и свойственны лесным экосистемам, находящимся в пессимальных условиях с неразвитой лесной средой (лесотундра, заболоченные леса, пески, горельники, вырубки). Наибольшую численность обычно имеют эврибионтные и мезофильные виды, находящиеся в центральной части столбцов и строк.

Наконец, третье измерение матрицы (по противоположной диагонали) характеризует валентность видов по отношению к стабильности физического состояния субстрата. В верхней части диагонали находятся виды дереворазрушающих грибов, заселяющие механически неповрежденные субстраты через естественные поры в коре, обычно усыхающие на корню дерева (транскортикальные, или поровые, виды). В нижней части матрицы находятся виды, заселяющие поврежденные, например, при рубке или буреломе локусы субстратов с обнаженными участками древесины (раневые виды). Между ними находятся промежуточные по субстратной специализации виды, они встречаются нечасто и характерны для деградирующих лесов, в частности для пирогенных субстратов в горельниках. Некоторые изначально раневые виды (ложный трутовик, чага и др.), судя по положению в матрице тяготеющие к оптимальным условиям, через повреждения живых деревьев проникают в центральные части ствола и развиваются как стволовые паразиты, находя внутри живого дерева сравнительно устойчивый температурно-влажностный режим.

Представленный матричный шаблон заполняется данными учета грибов на конкретном участке. Распределение численности видов в матрице показывает соотношение тех или иных группировок (зональных, дигрессионных, возрастных, гидротермических) и соответствующих факторов состояния лесной экосистемы. Суммирование численности видов в различных проекциях матрицы — матричное сканирование сообщества [Арефьев, 2000] — показывает возрастную фазу, степень нарушенности и устойчивости состояния древостоя. Для ненарушенных устойчивых древостоев характерны проекционные распределения с одним-двумя резко очерченными максимумами в области базальных и квазибазальных видов. Для нарушенных и неразвитых лесов характерны размытые, смещенные в маргинальные области максимумы, наличие слабо специализированных элементов сообщества, связанных с дигрессией леса, между базальным и квазибазальным центрами матричной плотности.

8.3. Индикаторные соотношения грибов и расчет параметров вмещающего древостоя

Более точное определение параметров вмещающего древостоя проводится из соотношения различных групп базальных и маргинальных видов с учетом их матричных экологических индексов. Виды грибов, занимающие основные, центральные и наиболее стабильные ниши, относятся к базальным. Их два: трутовик настоящий *Fomes fomentarius* (первичный) и трутовик окаймленный *Fomitopsis pinicola* (вторичный). Все остальные относятся к 5 основным группам маргиналов (первичные и вторичные поровые маргиналы, первичные и вторичные раневые маргиналы, квазибазальные стволовые паразиты). Исходя из матричных координат, для каждого вида определяется его экологический вес i (число, обратное сумме чисел натурального ряда до номера строки), характеризующий величину импактного экологического пространства вида в сообществе. Другим индексом является экологическая функция вида, определяющая его связь с одной из сторон двуединого процесса развития древостоя — ростом или распадом. Функция распада f свойственна раневым маргиналам ($f = 1$), а также ксеротолерантным транскортикальным видам. Функция роста присуща типично лесным транскортикальным видам и противоположна первой ($1 - f = 0$).

По данным численности видов и их матричным характеристикам определяются исходные микологические индексы базальности древостоя, вмещающего грибное сообщество. Они изменяются в промежутке от 0 до 1 и характеризуют степень развития

данного параметра от минимальной до максимально возможной для древостоя с участием березы.

Индекс сомкнутости c :

$$c = \left(1 + \frac{\sum(n_b i_b) + \sum(n_k i_{kb}) - \sum(n_m i_m f_m)}{\sum(n_b i_b) + \sum(n_k i_{km}) + \sum(n_m i_m f_m)} \right) / 2, \quad (1)$$

где n — число особей вида соответствующей группы (n_b — базальных, n_k — квазибазальных, n_m — маргинальных), i — экологический вес вида, f — экологическая функция вида соответствующей группы. Амбивалентные квазибазальные виды в числителе индексируются по базальной составляющей их экологического веса i_{kb} (по нижней ячейке), а в знаменателе — по маргинальной i_{km} (по верхней).

Индекс высоты h :

$$h = \left(1 + \frac{\sum(n_b i_b) + \sum(n_k i_{kb}) - \sum(n_m i_m (1 - f_m))}{\sum(n_b i_b) + \sum(n_k i_{km}) + \sum(n_m i_m (1 - f_m))} \right) / 2. \quad (2)$$

Индекс прироста g (отражающий также возраст древостоя):

$$g = \frac{\sum(n_{b1} i_{b1}) + \sum(n_k i_{kb}) + (1 - h) \cdot \sum(n_m i_m (1 - f_m))}{\sum(n_b i_b) + \sum(n_k i_{km}) + (1 - h) \cdot \sum(n_m i_m)}, \quad (3)$$

где $b1$ — группа первичных базальных видов, представленная одним видом (*F. foetentarius*).

Индекс толщины d :

$$d = \frac{\sum(n_{b2} i_{b2}) + \sum(n_k i_{kb}) + (1 - h) \cdot \sum(n_m i_m f_m)}{\sum(n_b i_b) + \sum(n_k i_{km}) + (1 - h) \cdot \sum(n_m i_m)}, \quad (4)$$

где $b2$ — группа вторичных базальных видов, представленная одним видом (*F. pini-cola*).

Приведенные показатели позволяют судить об основных параметрах вмещающих древостоев, начиная, по крайней мере, со стадии смыкания молодняков, знаменующей появление дереворазрушающих макромицетов. Однако они представляют относительные параметры древостоя как долю от максимально возможной их величины (1 или 100 %). Кроме того, не все исходные индексы по физическому смыслу и закономерностям изменения совпадают с принятыми таксационными характеристиками. Представление их в общепринятом виде достигается дополнительными преобразованиями и калибровкой по абсолютным предельным значениям параметра.

Горизонтальная сомкнутость древостоя (C_w , %) определяется как квадрат индекса сомкнутости:

$$C_w = c^2 \cdot 100. \quad (5)$$

Средняя высота древостоя (\bar{H} , м):

$$\bar{H} = \frac{h^2}{2,5} \cdot 100. \quad (6)$$

В качестве промежуточного звена для определения других показателей вычисляется индекс бонитета (b) как соотношение индексов высоты и прироста (в значении

возраста) согласно известной закономерности, устанавливающий предельную относительную высоту в данных условиях:

$$b = h^2 \cdot \sqrt{g}. \quad (7)$$

Индекс бонитета преобразуется в соответствии со стандартными таксационными таблицами [Лесотаксационный справочник, 1980] и может быть представлен как относительный бонитет условий произрастания (B_r , %):

$$B_r = \sqrt{b} \cdot 100. \quad (8)$$

Физический смысл показателя — доля от предельно возможной средней высоты древостоев с участием березы. Возможна его калибровка по принятой в России балльной шкале или представление бонитета в виде предельной в данных условиях абсолютной высоты древостоя (B_a , м):

$$B_a = \bar{H}_1 = \frac{\sqrt{b}}{2,5} \cdot 100. \quad (9)$$

Значения относительного бонитета для нормальных древостоев близки к значениям показателя сомкнутости в «окнах» ($B_r \sim C_w$), несколько превышая их, что иллюстрирует известную связь бонитета с сомкнутостью леса. В силу этой закономерности, сомкнутость целостного древостоя (C_c , %) в данных лесорастительных условиях хорошо описывается формулой

$$C_c = (B_r + B_r(1 - B_r)) \cdot 100. \quad (10)$$

(Примечание: здесь и далее в промежуточных вычислениях используется долевое, а не процентное представление показателей.)

Физиологический возраст насаждения [Фрей, 1985] определяется как отношение достигнутой высоты к максимально возможной в данных условиях, %:

$$A_f = \frac{\bar{H}}{\bar{H}_1} \cdot 100. \quad (11)$$

Относительный возраст древостоя во временном измерении (A_t , %), или отношение достигнутого срока жизни деревьев к максимально возможной продолжительности их жизни в данных условиях (%), соответствует квадрату физиологического возраста:

$$A_t = A_f^2 \cdot 100. \quad (12)$$

Средний диаметр древостоя (см) сильно зависит от состава лесообразователей. Он определяется для древостоя, эквивалентного чистому березняку. Средний диаметр насаждения с другим составом и прочих лесообразователей в отдельности может быть пересчитан относительно березы по лесотаксационным справочникам. В формуле используется известная связь диаметра ствола с его высотой:

$$\bar{D} = (\bar{H} \cdot (1 - gb) + \bar{H} \cdot \sqrt{d}) \cdot 100. \quad (13)$$

Удельный запас растущей древесины ($m^3/га$) определяется также для чистого по составу березового леса с привлечением показателей высоты, диаметра и сомкнутости:

$$V = h^2 \cdot (2,5\bar{D})^2 \cdot C_c \cdot 1000. \quad (14)$$

Приведенные формулы характеризуют структуру грибных сообществ и вмещающих их нормальных древостоев, где усыхание деревьев на корню обусловлено только ростовой конкуренцией. Однако возможно и аномальное усыхание, обусловленное пожарами, вредителями и другими факторами, находящимися вне внутренней логики развития древостоя. Оно также сопровождается развитием транскортикальных маргиналов, но связано с распадом древостоя и не описывается матричными значениями экологической функции. В таких случаях рассчитанные индексы отличаются рядом характерных диспропорций, не свойственных реальным древостоям. По отклонению расчетных параметров от фактических можно судить о степени аномальности развития древостоя, прежде всего о пирогенной аномальности.

Графическая модель и расчет устойчивости

Рассчитанные показатели наглядно представляются графической моделью в двумерной системе координат hd (рост): ag (распад), иллюстрирующий данный момент развития древостоя (рис. 8.1). Стандартной оболочкой модели является квадрат, соответствующий идеальному состоянию лесной среды при наибольших значениях (1) всех четырех исходных микологических индексов. Это состояние соответствует лесной экосистеме, содержащей только базальные элементы, при максимальных, только теоретически возможных полноте, сомкнутости и запасе древесины. В область идеального квадрата вписывается прямоугольник, соответствующий четырем исходным микологическим индексам реального исследуемого участка леса (реальный контур базальности). Стороны и секторы построенных фигур соответствуют параметрам древостоя согласно приведенным формулам. При этом параметры исследуемого участка наглядно представляются при визуальном сравнении вписанного и идеального прямоугольников.

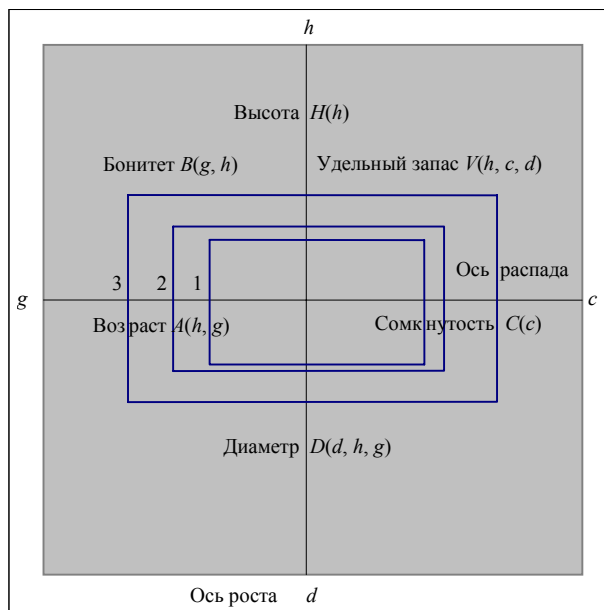


Рис. 8.1. Модель развития и устойчивости леса, представленная расчетными индексами базальности (0–1) вмещаемого сообщества дереворазрушающих грибов (залитый контур — идеальный лес с предельными показателями развития и устойчивости при $g, h, c, d = 1$)
 Контурные зональные древостоев Западной Сибири:
 1 — лесотундровая зона (Ямал); 2 — предлесотундровая зона (Красноселькуп);
 3 — северная тайга (Среднее Приобье).

Фигура идеального леса (квадрат) в силу наименьшего отношения периметра к площади и равновесного центрального положения в системе развития древостоя является наиболее устойчивой из возможных. Вписанный прямоугольник обычно не является квадратом вследствие неравновесности параметров реального леса, являющейся условием его развития. Степень отличия вписанного прямоугольника от квадрата рассматривается как степень отличия от устойчивого состояния. По мере развития леса и приближения его к климаксоному состоянию вписанный прямоугольник приближается к квадрату. Таким образом, модель позволяет судить об онтогенетической фазе леса.

Вышеизложенное позволяет рассчитать индекс микологической устойчивости вмещающего древостоя:

$$S = \frac{\sqrt{(p - \sqrt{a})^2 + (p - \sqrt{d})^2 + (p - c^2)^2 + (p - h^2)^2}}{4 \cdot p} \cdot 100, \quad (15)$$

где

$$p = \frac{\sqrt{a} + \sqrt{d} + c^2 + h^2}{4}. \quad (16)$$

Статистические ошибки показателей могут быть приближенно рассчитаны по формулам ошибок параметрического коэффициента корреляции и коэффициента вариации [Лакин, 1990].

Необходимо отметить, что изъятие части древесных субстратов (особенно тонкомерных) населением для разведения костров и хозяйственных нужд, обычное для лесов в окрестностях городов и поселков, вносит существенные искажения в структуру сообществ дереворазрушающих грибов и требует внесения поправок в расчеты. Другого рода искажения характерны для горельников, расчеты по которым, однако, хорошо восстанавливают показатели бонитета исходного древостоя.

8.4. Характеристика индикаторных видов микофлоры Ямала

Базальные виды, эдификаторы лесных сообществ:

Fomes fomentarius (трутовик настоящий) — мезофильный по требованиям к температуре и влажности вид, представленный в широком географическом диапазоне с ценооптимумом в срединной части лесной зоны. Гриб проникает в сухостойные или раневые стволы вскоре после их гибели через естественные перфорации коры. Образует многолетние (до 10 лет) плодовые тела. Развивается обычно в наиболее толстых частях стволов, разрушая основной объем древесины. Максимальной численности достигает в спелых ненарушенных высокопроизводительных лесах. На Ямале *F. fomentarius* утрачивает статус ценогенетического доминанта, свойственный ему в лесной зоне. Его численность в лучших условиях южного Ямала (леса долины Оби) достигает 16 % (табл. 8.3), значительно уступая численности квазибазальных стволовых паразитов. Севернее она становится еще ниже, в долине Яходьяхи, по данным В. А. Мухина, гриб уже не отмечается. Не найден он также в выходящих на плакор из долины Оби импактных мелколесьях г. Лабытнанги, в горельниках, однако довольно часто отмечается в зонах подтопления у ручьев в нижней части лесистой долины Оби.

Fomitopsis pinicola (трутовик окаймленный) — мезофильный вид, на субстратах обычно сопутствующий трутовику настоящему, но имеющий более узкое широтно-зональное распространение. Типичен для гидротермического оптимума лесной зоны. Наиболее характерен для хвойных пород; на березе развивается чаще в спелых, достаточно крупноствольных лесах с некоторой степенью изреженности древостоя. Гниль бурая, распространяется неравномерно, преимущественно в непроводящей ядровой древесине, куда гриб может привноситься насекомыми. Плодовые тела многолетние, сохраняются до поздних стадий разложения субстратов.

Численность дереворазрушающих макромицетов на древесине березы
в лесных сообществах Ямала (в %)

Таксоны	Участки					
	Учеты В. А. Мухина			Учеты автора		
	Леса долины Яходьяхи	Леса долины Хадытаяхи	Редколесья Южного Ямала	Заполярные леса долины Оби	Импактное мелколесье г. Лабитнанги	Горельники Южного Ямала
<i>PORIA</i>						
<i>Bjerkandera adusta</i>	–	–	–	–	<1	–
<i>Cerrena unicolor</i>	13	5	5	7	40	–
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	–	<1	4	1	<1	5
<i>Fomes fomentarius</i>	–	<1	9	16	–	–
<i>Fomitopsis pinicola</i>	–	–	<1	–	–	–
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	–	–	<1	–	–	11
<i>Gloeoporus dichrous</i>	3	1	4	5	<1	3
<i>Irpex lacteus</i>	–	–	–	–	–	5
<i>Piptoporus betulinus</i>	<1	2	18	1	<1	54
<i>Trametes hirsuta</i>	1	–	–	–	–	–
<i>T. versicolor</i> + <i>T. ochracea</i>	1	–	–	–	12	–
<i>HYMENOGASTRACEAE</i>						
<i>Inonotus obliquus</i>	27	24	15	36	4	16
<i>I. radiatus</i>	16	1	2	7	1	–
<i>Phellinus igniarius</i> + <i>Ph. nigrcans</i>	38	67	41	27	2	5
<i>Ph. laevigatus</i> + <i>Ph. lundellii</i>	–	–	–	–	<1	–
<i>CORTICIACEAE</i>						
<i>Chondrostereum purpureum</i>	–	–	–	–	21	–
<i>Cylindrobasidium laeve</i>	–	–	–	–	7	–
<i>Plicatura nivea</i>	–	<1	–	–	<1	–
<i>STEREACEAE</i>						
<i>Stereum hirsutum</i>	<1	<1	1	–	9	–
Всего, %	100	100	100	100	100	100
Экземпляров	307	1323	1072	151	206	37
Видов	9	10	11	8	14	7

Нами на территории Ямала гриб не найден. По данным В. А. Мухина, он изредка (<1 %) встречается в гипоарктических редколесьях крайнего юга полуострова.

Маргинальные транскортикальные, первичные:

Inonotus radiatus (трутовик радиально-морщинистый) — влаголюбивый холодостойкий гриб, обычно поражает небольшие усыхающие стволы березы; характерен для лесотундры, южнее — для влажных мелколесий. Наибольшей численности (16 % по учетам В. А. Мухина) гриб достигает на Ямале в лесах долины Яходьяхи — самом северном из лесных массивов. Южнее его численность составляет 1–7 %, гриб отсутствует в горельниках с их более сухим режимом. В целом гриб очень характерен для нативных лесов Ямала.

Piptoporus betulinus (березовая губка) — умеренно влаголюбивый и холодостойкий вид, обычно поражает верхнюю часть усыхающих березовых стволов или небольшие стволы в молодняках и мелколесьях. На раневых субстратах отмечается значительно реже других транскортикальных видов. Распространен в Сибири повсеместно, но наиболее характерен для северной тайги. В большинстве лесов Ямала гриб встречается нечасто, составляя не более 1–2 % состава микоценоза, только в редколесьях крайнего юга полуострова, по данным В. А. Мухина, он становится ценотическим субдоминантом (18 %). Аномально высокая для лесотундровой зоны численность *Piptoporus betulinus* (54 %) зафиксирована нами в горельниках южного Ямала. Очевидно, большая сухость и прогреваемость горельников, несмотря на непостоянство

гидротермического режима, в целом несколько оптимизирует условия, что дает возможность развиваться этому не свойственному суровым условиям лесотундровой зоны виду.

Daedaleopsis confragosa (трутовик шершавый) — засухоустойчивый эвритермный вид, обычно поражает усыхающие небольшие стволы березы или вершинные части крупных стволов — усыхающих на корню или раневых. Характерен для лесостепи; в лесной зоне обычен, но немногочислен, чаще присутствует в разреженных хорошо прогреваемых нарушенных лесах и на гарях. В гипоарктических лесах численность гриба вновь несколько увеличивается в силу их редкостности. В нативных лесах Ямала численность *D. confragosa* обычно не превышает 1 %. В самом северном из лесных массивов, в долине Яходьяхи, этот вид, по данным В. А. Мухина, на березе уже не отмечается. Наибольшей численности, как и предыдущий вид, он достигает на гарях (5 %).

Маргинальные транскортикальные, вторичные:

Phellinus laevigatus (трутовик выровненный) — влаголюбивый, умеренно холодостойкий вид. Проникает в ствол через естественные перфорации коры, поражает мелкий сухостой и валежник или периферийную заболонную древесину крупных валежных стволов, сохраняясь в процессе гниения сравнительно долго. Плодовые тела многолетние, распростертые. Наряду с *Piptoporus betulinus* гриб весьма характерен для северной тайги. На Ямале *Ph. laevigatus* отмечен нами единично — в мелколесье г. Лабытнанги, что может свидетельствовать о некоторой оптимизации гидротермического режима в импактной зоне города.

Маргинальные раневые, пионерные:

Chondrostereum purpureum (хондростереум пурпурный) — влаголюбивый, холодостойкий вид. Поражает раневые деревья на 1–2-й год и вскоре отмирает. Гриб усваивает не столько лигноцеллюлозы древесины, сколько содержимое древесных клеток [Давыдкина, 1974]. Характерен для влажных и заболоченных лесов с элементами нарушенности. В импактном мелколесье г. Лабытнанги нами отмечена наибольшая по Западной Сибири численность *Ch. purpureum* в сообществах — 21 %. В других лесных местообитаниях Ямала вид нами не найден, но указывается В. А. Мухиным для лесов долины Хадытаяхи.

Cylindrobasidium laeve — эврибионтный кортициевый гриб, часто образующий мелкие тонкие шляпки. Развивается на свежих ранах древесины, иногда на живых поврежденных деревьях. Характерен для нарушенных лесов, поселков, складов древесины. Наряду с предыдущим видом найден нами только в импактном мелколесье г. Лабытнанги, где его численность весьма высока (7 %). В. А. Мухиным [1984; 1991] указывается в списках для всех обследованных им пунктов Ямала.

Маргинальные раневые, первичные:

Gloeophyllum sepiarium (столбовой, заборный гриб) — гриб, устойчивый к сильным колебаниям гидротермического режима, на березе отмечается только в северной части лесной зоны на гарях, по окраинам городов и поселков, нечасто. Поражает обгоревшую раневую древесину березы. Для Ямала гриб в этом качестве весьма характерен, отмечен в нативных редколесьях В. А. Мухиным; на гарях, по нашим данным, его численность достигает 11 % — самый высокий по Западной Сибири показатель.

Stereum hirsutum (стереум жестковолосистый) — эврибионтный по требованиям к температуре и влажности вид, обычно поражает ветви раневых березовых стволов или небольшие обескоренные субстраты, а также усыхающий подрост и поврежденные огнем сухостойные деревья. На порубочных пнях развивается редко. Гриб характерен для различных нарушенных лесов; присутствует практически во всех лесах Ямала, но обычно в количестве не более 1 %. Наибольшего участия в микоценозе (9 %) *Stereum hirsutum* достигает в импактном мелколесье г. Лабытнанги.

Vjerkandera adusta (трутовик опаленный) — умеренно теплолюбивый вид с широкой амплитудой условий влажности, обычно поражает обескоренную раневую дре-

весину, может широко распространяться по стволу. Гриб характерен для южной части лесной зоны, многочислен на вырубках, часто развивается на порубочных пнях. На Ямале вид отмечен нами единично в импактном мелколесье г. Лабытнанги, что, очевидно, связано с мезоклиматом города.

Irpex lacteus (ирпекс молочно-белый) — эврибионтный по требованиям к температуре и влажности вид, обычно поражает ветви срубленных берез на лесосеках или усыхшие вследствие ожога стволы. Характерен для горельников и вырубок по всей Западной Сибири. На Ямале гриб найден нами только в горельниках, где его численность сравнительно велика (5 %). В. А. Мухиным указан в списках для лесов долины Хадытаяхи. Гриб более характерен для кустарниковых форм, в частности для рябины.

Trametes hirsuta (шерстистая кожистая губка) — засухоустойчивый эвритермный вид, обычно поражает раневую обгорелую древесину. Гриб редок на березе, отмечается в горельниках, сильно нарушенных лесах. На Ямале гриб отмечен В. А. Мухиным в долине Яходьяхи.

Trametes pubescens (опушенная кожистая губка) — эвритермный умеренно влаголюбивый вид, образующий довольно крупные плодовые тела. Характерен для нарушенных местообитаний по влагоизбыточной северной части лесной зоны. Гриб указан Б. В. Красуцким [Krausutskii, 1996] для юга полуострова и найден нами [Агефьев, 1998] в приямальских нарушенных лесотундрах близ г. Нового Уренгоя.

Trametes versicolor (бархатистая кожистая губка) и *T. ochracea* — виды, хорошо отличимые по типичным формам, но обычно образующие непрерывный ряд переходных трудноразличимых форм, эврибионтные по требованиям к температуре и влажности грибы, при этом *T. ochracea* несколько более влаголюбив. Имеют практически одинаковое распространение и рассматриваются нами как один вид с широкой изменчивостью. Обычно поражает обескоренную раневую древесину, характерен для порубочных пней. Встречается повсеместно в лесах с элементами нарушенности, особенно многочислен на вырубках. По нашим данным, наибольшей численности (12 %) гриб достигает в импактном мелколесье г. Лабытнанги. В условиях Ямала гриб является хорошим индикатором антропогенной нарушенности лесов. Вид отмечен В. А. Мухиным на березе в долине Яходьяхи (1 %).

Маргинальные раневые, вторичные:

Cerrera unicolor (церрена одноцветная) — эврибионтный по требованиям к теплу и влажности вид, чаще отмечается в пессимальных условиях на северной и южной маргиналях лесной зоны. Поражает различные раневые субстраты, способен быстро и широко распространяться по стволу, вызывая гибель поврежденных деревьев. На пораженной древесине сохраняется до ее глубокого распада. Плодовые тела многолетние. Гриб очень характерен для Ямала, где развивается преимущественно на раневом отпаде естественного происхождения (бурелом, снеголом и др.). В нативных лесах его участие составляет 5–13 %, в горельниках численность вида резко падает. Наибольшая численность отмечена в импактном мелколесье г. Лабытнанги (40 %), где он обретает статус ценотического доминанта.

Gloeoporus dichrous (трутовик двухцветный) — эврибионтный вид, чаще отмечается в пессимальных условиях. Обычно развивается на погибших березах, ранее пораженных *Inonotus obliquus* (чагой); по характеру распространения и численности сопутствует последнему. *Gloeoporus dichrous* осуществляет глубокий распад древесины, начатый паразитом. Очень характерен для Ямала, отмечается в самых разнообразных условиях с численностью 1–5 %.

Plicatura nivea — холодостойкий влаголюбивый вид. На Ямале очень характерен для душекии. На березе отмечается единично, нами найден на обнаженных корнях ветровального ствола в окрестностях г. Лабытнанги. Отмечался также В. А. Мухиным в долине Хадытаяхи.

Квазибазальные (эдификаторы лесотундровых сообществ):

Inonotus obliquus (чага) — эврибионтный по характеру своего географического распространения вид, но чаще отмечается в пессимальных лесорастительных условиях по маргиналиям лесной зоны. Стволовой паразит березы, заражение осуществляет через различные повреждения ствола, вызывает интенсивную желтоватую гниль его центральной части. На живых деревьях в месте заражения образует стерильные наросты, содержащие хламидоспоры. Они используются для заварки чая и являются ценным лекарственным сырьем. Настоящие бизидиальные спороношения образуются под корой после гибели пораженного дерева, при этом гриб сохраняет свою жизнеспособность по меньшей мере до 3–4 лет.

Inonotus obliquus очень характерен для лесов Ямала, где отмечается в самых разнообразных условиях, чаще в перестойных лесах (до 36 %). С продвижением на север относительная численность гриба увеличивается, он может становиться доминантом или содоминантом сообществ наряду с другим стволовым паразитом — *Phellinus igniarius*. В импактных лесах *Inonotus obliquus* встречается сравнительно часто, в горельниках численность гриба сильно уменьшается (до 4 %).

Phellinus igniarius (ложный трутовик) — по характеру своего распространения умеренно влаголюбивый эвритермный вид. Стволовой паразит березы, заражение осуществляет через мертвые сучки и различные повреждения ствола. В местах заражения образуются многолетние плодовые тела. Гниль центральная, светло-желтая с черными септами. После гибели пораженного дерева гриб продолжает развиваться в древесине до ее глубокого распада.

Phellinus igniarius очень характерен для Ямала, являясь доминантом большинства нативных грибных сообществ. Наибольшей численности гриб достигает в центральной части лесотундровой зоны, в лесах долины Хадытаяхи (67 %). В еще более экстремальных условиях, в частности в лесах долины Яходьяхи, его численность, очевидно, несколько уменьшается. В импактных лесах и горельниках численность вида резко падает (до 2–5 %), что связывается с влаголюбивостью гриба и относительным уменьшением числа живых деревьев.

8.5. Видовое разнообразие индикаторных сообществ и микокомплексы

В целом на территории Ямала нами отмечено 16 видов дереворазрушающих грибов из 50, входящих в индикаторную группу (табл. 8.3, 8.4). На конкретных участках (включая данные В. А. Мухина) число видов составляет от 7 до 14. В нативных сообществах оно закономерно уменьшается с продвижением на север (с 11 до 9), а также с уменьшением объема учета. Наибольшее число видов (14) обнаружено в импактном мелколесье г. Лабытнанги. Наибольшим своеобразием видового состава отличаются горельники.

Состав нативных грибных сообществ в целом однотипен. Основу его составляют квазибазальные стволовые паразиты *Phellinus igniarius* (обычно доминант, долго сохраняющийся и после гибели дерева) и *Inonotus obliquus* (со- или субдоминант). На усыхающих в обычных условиях деревьях развивается *Inonotus radiatus*, на буреломе и ветровале — *Cerrena unicolor*. На деревьях, прижизненно пораженных *Inonotus obliquus*, после их гибели развивается *Gloeoporus dichrous*. В лучших условиях к этому лесотундровому комплексу из 5 видов присоединяются базальные виды лесного комплекса, обычно *Fomes fomentarius*.

Остальные виды можно считать случайными, с низкой вероятностью встречающимися за пределами своего основного ареала или связанными с аномальными, часто антропогенными, условиями. В импактных зонах городов и объектов инфраструктуры с обилием механически поврежденной древесины и сравнительно мягким мезоклима-

том развиваются рудерально-раневые сообщества грибов. Статус ценотического доминанта в них переходит к *Cerrena unicolor*, высокой численности достигают *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*, а также пионерные виды — *Chondrostereum purpureum*, *Cylindrobasidium laeve*, свидетельствующие об интенсивных свежих по времени разрушительных воздействиях на лес. Появляются нехарактерные для лесотундровой зоны виды: на раневых субстратах — *Bjerkandera adusta*, на сухостое — *Phellinus laevigatus*. В таких условиях понижается ценотический статус большинства видов нативного лесотундрового комплекса, особенно длительно развивающегося вторичного стволового паразита *Phellinus ignarius*, однако все эти виды сохраняются на достаточно высоком численном уровне.

Т а б л и ц а 8.4

**Видовое разнообразие макромицетов на древесине березы
в лесных сообществах Ямала**

Показатели	Участки					
	Учеты В. А. Мухина			Учеты автора		
	Леса долины Яходыяхи	Леса долины Хадытаяхи	Редколесья южного Ямала	Заполярные леса долины Оби	Импактное мелколесье г. Лабытнанги	Горельники южного Ямала
Число видов:						
Всего	9	10	11	8	14	7
Первичных	6	6	7	5	9	5
Вторичных	3	4	4	3	5	2
Базальных	-	1	2	1	-	-
Транскортикальных	2	3	3	3	4	2
Раневых	5	4	4	2	8	3
Паразитических	2	2	2	2	2	2
Разнообразие Шеннона, <i>H'</i> :						
Всего	-1,51	-0,98	-1,75	-1,62	-1,78	-1,44
Первичных	-0,91	-0,52	-1,50	-1,03	-1,66	-1,20
Вторичных	-0,74	-0,34	-0,62	-0,82	-0,36	-0,64
Базальных	-	0	-0,17	0	-	-
Транскортикальных	-0,10	-0,87	-0,77	-0,69	-1,24	-0,30
Раневых	-0,92	-0,63	-1,01	-0,69	-1,47	-0,96
Паразитических	-0,68	-0,58	-0,59	-0,68	-0,62	-0,56

На лесотундровых гарях, часто также приуроченных к импактным зонам, в силу лучшей прогреваемости и большей сухости, гидротермический режим в целом, очевидно, оптимизируется. Это дает возможность обильно развиваться видам, для которых характерно более южное распространение,— *Piptoporus betulinus*, *Daedaleopsis confragosa*. Появляются также специфические гаревые виды — *Irpex lacteus*, *Gloeophyllum sepiarium*. Статус видов нативного лесотундрового комплекса на гарях понижается значительно сильнее; выпадает влаголюбивый холодостойкий *Inonotus radiatus*, резко уменьшается численность *Cerrena unicolor* и стволовых паразитов; особенно сильно уменьшается численность вторичных видов, требующих длительного развития и определенной ценотической преемственности.

Таким образом, более половины видового разнообразия дереворазрушающих грибов Ямала, судя по индикаторной группе, связано с различными нарушениями нативных экосистем, часто антропогенными — в импактных зонах населенных пунктов, объектов промышленности и инфраструктуры. При импактизации существенно возрастает значение и разнообразие маргинальных, преимущественно раневых, видов, многие из которых проникают из более южных областей. Число базальных видов, определяющих типологическое и историческое лицо лесных сообществ, напротив, имеет тенденцию к сокращению. Общее число видов при импактизации сообществ возрастает до некоторого уровня. Наибольшим разнообразием, судя по абсолютным и

индексным показателям, характеризуются умеренно нарушенные импактные сообщества грибов, сочетающие в себе нативный и рудерально-раневый микокомплексы, близкие по своей представленности.

В распределении плотности нативных сообществ по индикаторной матрице (табл. 8.5) происходит заметный сдвиг плотности из первой строки, вмещающей гигрофильный лесотундровый комплекс, ко второй строке, вмещающей основу лесного комплекса. Так, учеты грибов в лесах долины Яходьяхи дают картину почти чисто лесотундрового сообщества. В долине Хадытаяхи уже ощутимо присутствуют лесные виды. В лесах крайнего юга Ямала лесотундровые виды, включая квазибазальных паразитов, все еще преобладают по численности, но находятся уже на одном уровне с лесными видами. Присутствующие здесь в небольшом числе грибы лесостепного и рудерально-раневого комплексов находятся в рамках единого для всего сообщества центра плотности, или рудерально-раневые концентры только намечаются. Такая картина показывает ненарушенность леса. Расширение концентров к югу Ямала вызывает ослабление лимитирующих сообщество абиотических факторов. Импактное сообщество г. Лабитнанги по соотношению первой и второй строк матрицы также относится к явно лесотундровому типу, но обилие таких видов, как *Stereum hirsutum*, указывает на нарушенность естественной его структуры, а явное преобладание рудерально-раневого центра — на практическое отсутствие леса как такового. Гаревое сообщество по соотношению первой и второй строк матрицы является скорее лесным, чем лесотундровым. Существование двух концентров плотности в нем также указывает на нарушенность естественной структуры леса, а явное преобладание маргинальных видов (*Piptoporus betulinus*) в лесном центре свидетельствует об отсутствии леса как такового.

Таблица 8.5

Распределение численности дереворазрушающих грибов Ямала в экологической матрице, %

А. Леса долины Яходьяхи, учеты В. А. Мухина [1984]

№	1 Первичные							2 Вторичные (дополнительные)						ΣВ	ΣПВ
	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6			
1	163	Транскорти- гипоарктические:					163	Пессимум						–	163
2	3	кальные лесные:					3							–	3
3	–	лесостепные:												–	–
4	–	Сл. специал.												–	–
5	3	Ран.					(5)							29	32
6	20	13		7		(6)		Оптимум						274	127
7	–													381	381
8	–					Пионерные								–	–
ΣП	189	13	7	3	–	3	163	–	–	–	303	508	–	811	1000
Видов:	9	Субстратов: ?		Особей: 307			163	3	–	306	515	13	ΣПВ		

Б. Леса долины Хадытаяхи, учеты В. А. Мухина [1984]

№	1 Первичные							2 Вторичные (дополнительные)						ΣВ	ΣПВ
	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6			
1	10	Транскорти- гипоарктические:					10	Пессимум						–	10
2	21	кальные лесные:					18							–	21
3	2	лесостепные:					2							–	2
4	–	Сл. специал.												1	1
5	1	Ран.					(5)							13	14
6	–					(6)		Оптимум						238	49
7	–													665	665
8	–					Пионерные								–	–
ΣП	34	–	–	1	–	20	13	–	–	–	252	714	–	966	1000
Видов:	10	Субстратов: ?		Особей: 1323			13	20	–	253	714	–	ΣПВ		

В. Гипоарктические редколесья Южного Ямала, учеты В. А. Мухина [1984]

№	1 Первичные						2 Вторичные (дополнительные)						ΣВ	ΣПВ	
	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6			
1	23	Транскорти-	гипоарктические:			23								–	23
2	267	кальные	лесные:		177	90	4							4	271
3	45	лесостепные:			45									–	45
4	1	Сл. специал.	1											–	1
5	12	Ран.		12		(5)					35			35	47
6	–					(6)					154	50		204	204
7	–										408			408	408
8	–													–	–
						Пионерные								–	–
ΣП	348	–	–	13	–	222	113	4	–	–	189	458	–	651	1000
Видов:	11	Субстратов:	?	Особей:	1072	117	222	–	202	458	–	ΣПВ			

Г. Заполярные леса долины Оби близ п. Октябрьский

№	1 Первичные						2 Вторичные (дополнительные)						ΣВ	ΣПВ	
	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6			
1	66	Транскорти-	гипоарктические:			66								–	66
2	166	кальные	лесные:		7	159								–	166
3	13	лесостепные:			13									–	13
4	–	Сл. специал.												–	–
5	–	Ран.				(5)					53			53	53
6	–					(6)					364	66		430	430
7	–										272			272	272
8	–													–	–
						Пионерные								–	–
ΣП	245	–	–	–	–	20	225	–	–	–	417	338	–	755	1000
Видов:	8	Субстратов:	127	Особей:	151	225	20	–	417	338	–	ΣПВ			

Д. Импактный лес у г. Лабитнанги

№	1 Первичные						2 Вторичные (дополнительные)						ΣВ	ΣПВ	
	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6			
1	15	Транскорти-	гипоарктические:			15	5							5	20
2	5	кальные	лесные:		5									–	5
3	5	лесостепные:			5									–	5
4	–	Сл. специал.									5			5	5
5	92	Ран.		92		(5)					5			5	97
6	122			117	5	(6)	68				44	403		447	637
7	–					214					19			19	233
8	–													–	–
						Пионерные								–	–
ΣП	239	–	117	97	–	10	15	5	–	–	54	422	–	481	1000
Видов:	14	Субстратов:	187	Особей:	206	20	10	–	151	607	214	ΣПВ			

Е. Горельники Южного Ямала

№	1 Первичные						2 Вторичные (дополнительные)						ΣВ	ΣПВ	
	6	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5	6			
1	–	Транскорти-	гипоарктические:											–	–
2	526	кальные	лесные:		526									–	526
3	79	лесостепные:		26	53									–	79
4	105	Сл. специал.	105											–	105
5	53	Ран.		53		(5)					26			26	79
6	–					(6)					158			158	158
7	–										53			53	53
8	–													–	–
						Пионерные								–	–
ΣП	763	–	53	105	26	579	–	–	–	–	184	53	–	237	1000
Видов:	8	Субстратов:	37	Особей:	38	–	579	26	289	106	–	ΣПВ			

8.6. Анализ структуры и состояния вмещающих лесов

Расчетный бонитет всех исследованных насаждений Ямала близок, составляя 23–31 % от максимально возможного бонитета лесов с участием березы, что соответствует предельно достижимой средней высоте 9–12 м (табл. 8.6). Хотя наибольший бонитет рассчитан для самого южного массива в низовьях Оби, четкой картины улучшения лесорастительных условий с севера на юг Ямала по имеющимся материалам не прослеживается. Некоторое уменьшение показателей бонитета отмечается в старых древостоях с наибольшей средней высотой (долина р. Хадытаяхи), что отражает известную закономерность самодеградации сомкнутых лесов по мере их роста в условиях Крайнего Севера, связанную с усилением мерзлотных процессов под пологом леса и развивающимся моховым покровом. Расчетный бонитет исследованных импактных лесов Ямала несколько ниже, чем нативных, что связано не столько с действительным ухудшением лесорастительных условий, сколько с преобладанием радиального роста над ростом в высоту, характерным для изреженных древостоев.

Таблица 8.6

Таксационные характеристики лесов Ямала, рассчитанные по составу сообществ дереворазрушающих грибов

Расчетные показатели	Учеты В. А. Мухина [1984]			Учеты автора		
	Леса долины Яходыяхи	Леса долины Хадытаяхи	Гипоарктические редколесья	Заполярные леса долины Оби	Леса г. Лабытнанги, импактные	Горельники Южного Ямала
Средняя высота H , м	8,6	10,5	9,5	11,1	8,1	3,9
Средний диаметр D , см	10,5	12,6	11,5	13,2	13,9	4,8
Сомкнутость C_c , %	44	41	50	52	41	40
Сомкнутость в окнах C_w , %	25	26	28	29	5	22
Бонитет B_r , %	25	23	29	31	23	23
Бонитет $B_a = H_{\max}$, м	10,1	9,3	11,6	12,3	9,2	9,0
Возраст A_j , %	86	(100)	82	90	88	43
Возраст A_t , %	74	(100)	67	81	77	18
Удельный запас V , м ³ /га	49	60	63	83	49	13
Дисбаланс S_c , %	15,3	15,8	17,0	17,4	24,9	24,8
Дисбаланс в окнах S_w , %	6,2	6,6	9,6	8,8	40,4	28,5

Разница в достигнутой средней высоте различных исследованных лесов (4–11 м) определяется преимущественно их возрастом. Так, сравнительно низкая высота самого северного массива в долине Яходыяхи (8,6 м), по нашим расчетам, есть следствие их относительно небольшого возраста и составляет только 86 % от предельной высоты, возможной при дальнейшем росте. Во временном исчислении возраст березы составляет 74 % максимального возраста березовых древостоев, в то время как в долине Хадытаяхи этот показатель близок к 100 %. Достижение такого предельного возраста весьма характерно для северных лесов [Колин, 1987]. Полученные результаты могут косвенно свидетельствовать о сравнительно недавнем массовом появлении березы в долине Яходыяхи и распространении ее на север Ямала. Для импактных лесов отмечаются невысокие показатели возраста, что связано с заменой поврежденных деревьев молодыми и усилением возобновления березы в импактной зоне в целом. Показатели производительности импактных и нативных лесов Ямала близки.

Данные учетов позволяют рассчитать сомкнутость целостного древостоя и древостоя в окнах элиминации. Средняя сомкнутость может находиться в любой точке указанного промежутка, в ненарушенных лесах и молодняках ближе к максимуму, в

нарушенных и перестойных — к минимуму. Для окон, образованных погибшими деревьями, характерна сомкнутость 25–30 %, для целостных древостоев 40–50 %. Исходя из представленной выше модели может быть рассчитана также оптимальная сомкнутость $C = \sqrt{g}$, обеспечивающая максимальную устойчивость структуры. Она обычно значительно ближе к сомкнутости в окнах элиминации, чем к аналогичному показателю целостного древостоя. Таким образом, постепенный распад стареющего древостоя можно трактовать как стремление к наиболее устойчивому состоянию.

Удельный запас древесины в максимально сомкнутых лесах Ямала со значительным участием березы по расчетам не превышает 30–70 м³/га. Рассчитанные высоты и запасы ниже таковых, приводимых Л. Ф. Семериковым и др. [Природа Ямала, 1995] преимущественно для хвойных лесов долин Яходьяхи и Хадьгтаяхи. Для этих массивов нами использованы материалы учетов грибов В. А. Мухина [1984], не детализированные по составляющим их сообществам. Однако, поскольку береза, на которой сделаны учеты, более характерна для участков с худшими лесорастительными условиями, а высота березовых лесов даже в равных условиях меньше, чем лиственных, рассчитанные таксационные показатели, очевидно, соответствуют действительным характеристикам обследованных древостоев. Полученные нами результаты близки к таксационному описанию березняков долины Хадьгтаяхи, приведенному Б. А. Мироновым и Л. И. Агафоновым [1992]. По учетам из массива Хадьгтаяхи нами рассчитана достигнутая высота древостоя, несколько превышающая предельно возможную (единственный случай в нашей практике).

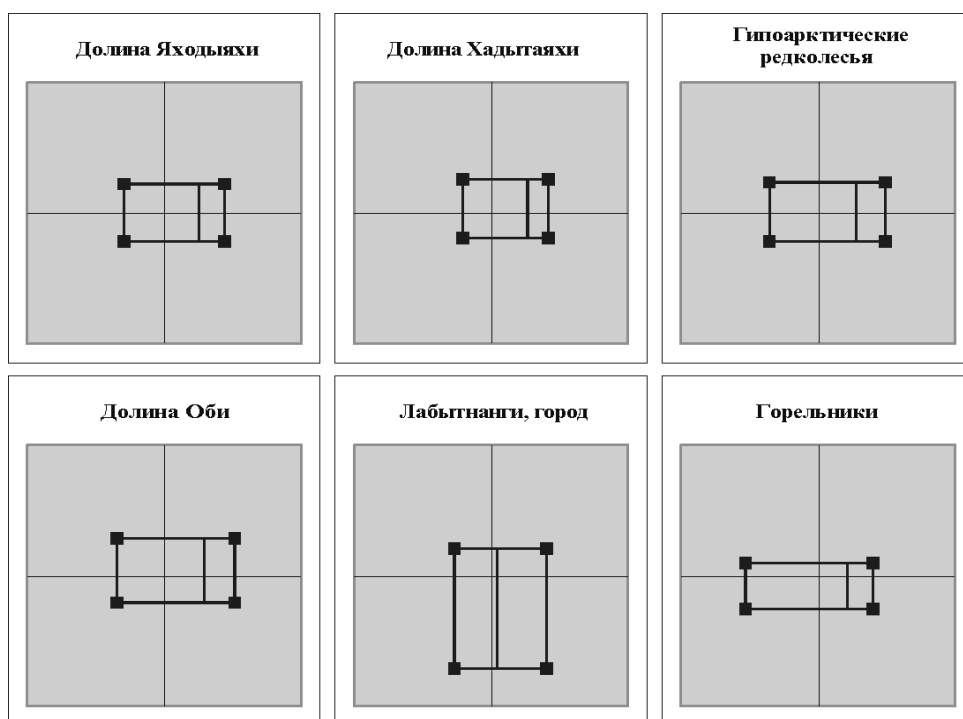


Рис. 8.2. Графическое представление лесов Ямала по микологическим индексам прироста g , высоты h , сомкнутости c и толщины d древостоя (маркерами отмечены индексы для целостных древостоев, без маркеров — индексы для окон элиминации). Обозначения по рис. 8.1.

По большинству исследованных нативных массивов для целостных древостоев рассчитан средний уровень внутренней устойчивости (дисбаланс параметров $S = 15\text{--}17\%$), характерный для средневозрастных таежных древостоев. Показательно, что в окнах, образованных погибшими деревьями, сбалансированность обычно выше, чем в целостном древостое, и соответствует наиболее высоким показателям по Западной Сибири. Подобное самоизреживание древостоя увеличивает индивидуальные ресурсы сохраняющихся деревьев, что компенсирует уменьшение интенсивности их ростовых процессов при старении и мерзлотной деградации лесных почв. Микологическими индексами это описывается как восстановление баланса $\sqrt{a} = c^2$, обеспечивающего устойчивость онтоценогенетической серии. Таким образом формируются гипоарктические редколесья как наиболее устойчивая форма существования древесной растительности на Крайнем Севере. Оптимальная, сбалансированная с физиологическим возрастом сомкнутость, рассчитанная для массива долины Хадытаяхи, составляет 21 %. Это значение близко к сомкнутости данного древостоя в окнах элиминации и обеспечивает весьма высокий уровень устойчивости ($S = 6\%$).

Для искусственно изреженных импактных лесов Ямала характерен низкий уровень устойчивости, дисбаланс параметров $S = 30\text{--}40\%$, причем в окнах элиминации последний, напротив, выше, чем на более сомкнутых участках (рис. 8.2). Восстановление баланса здесь возможно через увеличение сомкнутости при развитии подроста, усиленном радиальном росте деревьев и соответствующем затухании роста в высоту. Так, оптимальная расчетная сомкнутость древостоя на зарастающем горельнике на текущем этапе составляет 53 %. Низкая устойчивость импактных лесов показывает, что их современное состояние при естественном ходе развития очень недолговечно и может поддерживаться только при регулярном антропогенном воздействии определенной интенсивности.

9. ИССЛЕДОВАНИЕ РАДИАЦИОННОЙ ОБСТАНОВКИ НА ЯМАЛЕ И СМЕЖНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Внимание к радиационной обстановке на Ямале связано прежде всего с его близостью к Новоземельскому полигону испытаний ядерного оружия. Актуально также ее возможное изменение, вызванное завозом радиоактивных материалов извне или поступлением из недр в условиях современного освоения газоконденсатных месторождений полуострова. Серьезных исследований требуют вопросы миграции и накопления радионуклидов в специфических условиях Арктики и Субарктики. Исследования в этом направлении начаты сравнительно недавно. Группой екатеринбургских ученых в 1990 году предприняты достаточно крупные изыскания в ряде пунктов Ямала, включавшие определение доз внешнего гамма-излучения и концентраций радионуклидов в различных компонентах биоты и организме людей [Природа Ямала, 1995]. Их результаты показали, что фоновое внешнее гамма-излучение открытых ландшафтов полуострова находится в пределах 10–16 мкР/ч на поверхности и 8–17 мкР/ч на высоте 1 м, что в целом не превышает средних значений по стране. Сделан вывод об отсутствии заметного влияния техногенного и глобального загрязнения почв на дозу внешнего облучения местного населения.

В июле — августе 1998 года нами были проведены измерения уровня гамма-излучения у поверхности на территории Ямала и прилегающих к нему районов Тюменского Севера. Охвачена ранее не обследованная трасса строящейся железной дороги Обская — Бованенково, а также г. Надым с его окрестностями, верховья рек Надым и Казым (п. Нумто) и район п. Юильск в бассейне р. Казым. Всего с применением рентгенометра РМ-1203 обследовано 16 участков, на каждом из них измерения сделаны в 5–7 точках с 10-кратной повторностью. Основной целью исследований было определение уровня гамма-излучения в пунктах промышленного освоения, на объектах инфраструктуры и сравнение его с фоновым уровнем. Важнейшие статистические показатели, рассчитанные по результатам измерений, представлены в табл. 9.1.

Наиболее низкий средний уровень внешнего гамма-излучения определен для малоосвоенных северотаежных территорий бассейна Казыма — 6,8–7,4 мкР/ч. В районе г. Надыма (лесотундровая зона) он составляет 7,1–8,2 мкР/ч, на Ямале — 7,3–9,5 мкР/ч, причем наиболее низкий показатель относится к крайнему югу полуострова. Прослеживается хотя и статистически недостоверная для данного объема выборки, но в целом показательная тенденция к увеличению гамма-фона к северу, по мере приближения к Новоземельскому полигону. Отмечается также аналогичное увеличение показателей варьирования измерений гамма-излучения.

По антропогенным участкам, в городах и поселках обычно определяется более высокий уровень гамма-излучения, чем по контрольным участкам, расположенным в непосредственной близости. Так, разница между центральным парком г. Надыма (8,2 мкР/ч) и загородным лесотундровым участком (7,1 мкР/ч) составляет 15 % ($P = 0,01$). Между естественными и антропогенными участками Ямала в районе строящейся железной дороги в целом также отмечена достоверная ($P = 0,05$), хотя и меньшая разница уровней гамма-излучения (соответственно 8,2 и 8,8 мкР/ч). Однако по отдельным участкам имеются отклонения от этой общей закономерности. Так, по естественным береговым обнажениям р. Паеаяхи уровень гамма-излучения (9,4 мкР/ч) существенно выше такового на тундровых участках (7,6–8,5 мкР/ч) и близок к уровню техногенных территорий. Это может быть связано с выносом рекой погребенных пород, характеризующихся обычно более высоким содержанием радиоактивных веществ, или привнесением их из верховий реки.

Таблица 9.1

Показатели уровня гамма-излучения у поверхности на Ямале и прилегающих территориях Тюменского Севера

Пункты измерений	Статистические показатели							
	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	s_x^2	$s_{\bar{x}}^2$	C_v	C_s	$ts_{\bar{x}}$
П-ов Ямал, зона тундр								
267 км. Вершины холмов	50	8,2	0,37	6,7	2,6	31,6	4,5	0,72
267 км. Низины, ручьи	50	8,5	0,44	9,8	3,1	36,9	5,2	0,87
222 км. Берег р. Паегайхи	50	9,4	0,40	8,2	2,9	30,5	4,3	0,79
222 км. Холмистая тундра	50	7,6	0,36	6,4	2,5	33,4	4,7	0,70
189 км. Холмистая тундра	70	8,3	0,39	10,4	3,2	38,7	4,6	0,75
0 км. Долина р. Оби	50	7,3	0,28	4,0	2,0	27,7	3,9	0,56
Контрольные в целом	320	8,2	0,16	8,0	2,8	34,6	1,9	0,31
267 км. Песчаная отсыпка	50	9,6	0,41	8,6	2,9	30,6	4,3	0,81
267 км. Гравийная отсыпка	50	9,1	0,60	18,0	4,2	46,4	6,6	1,18
259 км. Вахтовый поселок	50	9,5	0,55	15,2	3,8	41,1	5,8	1,08
222 км. Канары, ж/д насыпь	60	8,2	0,37	8,1	2,8	34,9	4,5	0,72
189 км. Паюга, ж/д насыпь	50	9,1	0,35	6,0	2,4	26,9	3,8	0,68
158 км. Скальный, ж/д насыпь	50	7,4	0,38	7,2	2,7	36,3	5,1	0,75
Антропогенные в целом	310	8,8	0,19	10,8	3,3	37,5	2,1	0,37
Надым, зона лесотундры								
Окрестности города	50	7,1	0,32	5,0	2,2	31,4	4,4	0,62
Городской парк	50	8,2	0,23	2,6	1,6	19,7	2,8	0,45
Таежная зона								
Территория п. Нумто	70	6,8	0,30	6,2	2,5	36,5	4,4	0,58
Окрестности п. Юильск	70	7,4	0,23	3,8	2,0	26,5	3,2	0,46

Антропогенные, точнее, техногенные участки представлены песчаными и гравийными отсыпками полотна железнодорожной и автомобильной дороги, чаще на территориях железнодорожных развязок и вахтовых поселков. Среди них сравнительно низким уровнем (7,4 мкР/ч), ниже среднего естественного фона (8,2 мкР/ч), отличается значение гамма-излучения отсыпки на развязке Скальном, самом южном из обследованных (158 км). Возможно, это связано с использованием другого по происхождению и составу отсыпного материала, нежели на более северных участках. Уровень гамма-излучения на песчаной отсыпке оказался несколько выше такового по отсыпкам гравийным.

Показатели вариации гораздо более неоднозначны. В целом по Ямалу на техногенных участках стандартное отклонение измерений гамма-излучения выше, чем на контроле ($P = 0,01$), выше и коэффициент вариации ($P < 0,05$). В районе г. Надыма антропогенный участок в центре города, напротив, характеризуется более низкими показателями вариации по сравнению с контрольным загородным. В целом высоким средним значениям гамма-излучения обычно соответствуют высокие показатели вариации. Однако высокий коэффициент вариации может сопровождать и низкие, даже самые низкие средние значения.

Таким образом, проведенные исследования показали, что на всех исследованных участках Ямала — техногенных, возникших в ходе строительства железной дороги, и контрольных — уровень гамма-излучения не превышает средних значений по стране и даже существенно ниже их. Он оказался также несколько ниже отмеченного ранее

по другим районам Ямала [Природа Ямала, 1995]. Однако в этих рамках обнаружено статистически достоверное увеличение уровня гамма-излучения на техногенных участках, выполненных завозным или местным ископаемым материалом, по сравнению с контрольными естественными участками тундр. Отмечается также более высокий уровень гамма-излучения естественных речных обнажений Паеаяхи. В географическом плане отмечена тенденция увеличения уровня гамма-излучения в направлении от Сибирских Увалов к среднему Ямалу, что может быть обусловлено влиянием испытаний на Новоземельском полигоне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенные материалы показывают, что программа «Ямал», выполнявшаяся с конца 1980-х годов, дала результаты, сопоставимые с результатами биологических исследований на полуострове за весь предшествующий период. Однако вследствие масштабности задачи многие ее аспекты остаются недостаточно изученными и каждое новое обращение к ним существенно расширяет имевшиеся знания. К таковым, в частности, можно отнести вопросы исследования биологического разнообразия, актуальность которых ныне широко известна. Даже по такой сравнительно изученной группе, как позвоночные животные, за прошедшее пятилетие сделаны новые фаунистические находки, позволившие существенно расширить представленные ранее списки, включив в них 221 вид птиц и 53 вида млекопитающих. Еще больший резерв для исследований представляет разнообразие беспозвоночных животных Ямала, в частности в эстуарных водоемах, отличающихся высокой биологической продуктивностью. Так, из 130 видов зообентоса Обской губы, известных ныне, 50 представленных выше видов выявлено в последние годы. Из другой экологической группы гидробионтов, ранее совершенно не изученной на Ямале, — зооперифитона только в водотоках юго-востока полуострова найдено 80 видов и таксонов, из них 33 — новые для региона. Особую значимость представляет неожиданно богатая фауна мшанок, реликтовые ракообразные солоноватых вод Обской губы. Среди новых интересных находок мшанка *Plumatella corraloides* (Allman), турбеллярии рода *Placelis*, несколько видов хирономид, ручейников, представители других таксонов.

Высокие показатели разнообразия были выявлены и на уровне биологических сообществ Ямала. Так, в дельтовой части Оби выделено 30 типов сообществ зооперифитона из 110 типов, выделяемых для Обского бассейна. Этот участок представляет собой уникальный по биоразнообразию и биомассе экотон, вызванный к жизни соединением речных вод Оби и относительно стационарных вод Обской губы. Именно здесь расположены важнейшие нагульные угодья многих видов ценных рыб. Другой такой экотонный участок, расположенный на выходе из Обской губы, образует соединение ее относительно пресных вод с солеными водами Карского моря.

Реакция показателей биоты, и в частности ее видового разнообразия, на факторы промышленного освоения Ямала неоднозначна. Что касается сообществ детально исследованной Обской губы и дельты Оби, примыкающих к полуострову с востока, убедительных свидетельств влияния на них нефтепродуктов и других загрязнителей, выносимых из Обского бассейна, не обнаружено. Видовой состав и структура сообществ гидробионтов в настоящее время соответствуют описаниям, сделанным десятилетия назад. По всем гидробиологическим показателям исследованные водоемы являются чистыми. Лишь в водах, примыкающих к п. Салемал, отмечено негативное влияние на естественные водные сообщества органики животноводческих стоков. Вероятно, аналогичные локальные явления могут наблюдаться и в импактных зонах других населенных пунктов и промышленных объектов побережья Ямала. В целом же самоочищительная способность экосистемы Оби пока достаточно высока, что, однако, не должно вселять излишнего оптимизма и безответственности, учитывая масштабы возможного освоения Ямала и особую хрупкость субарктических экосистем.

Исследование влияния факторов освоения на разнообразие и структуру сообществ наземных позвоночных в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково и на территории Бованенковского и Харасавэйского ГКМ также не показало пока их необратимых изменений. Вместе с тем выявленные закономерности неоднозначны. Так, разнообразие птиц на трансформированных участках тундры, прилегающих к трассе железной дороги, существенно выше, чем на контроле, что обуслов-

лено большим разнообразием импактных местообитаний. В связи с подвижностью птиц качественные отличия их разнообразия в негнездовой период не всегда четко прослеживаются. Данные по обилию показывают различную реакцию видов на факторы импактизации. Явно увеличивается в непосредственной близости от трассы численность таких видов, как белая трясогузка, каменка, кулик-воробей, галстучник, поморники и ряда других — в основном мелких и слабо специализированных видов. Напротив, значительно чаще отмечаются на удаленных от трассы контрольных участках чернозобая гагара, морская чернеть, морянка, ржанка, фифи, турухтан, рогатый жаворонок, коньки, лапландский подорожник и др. Среди них виды разных размеров и экологического статуса, но в целом много крупных, охотничье-промысловых, специфических тундровых видов. Вероятнее всего, низкая их численность вдоль трассы обусловлена не столько отсутствием подходящих местообитаний, сколько фактором беспокойства и, возможно, преследованием со стороны человека и собак. Некоторых крупных птиц, например хищных, трасса может привлекать наличием удобных мест, обилием жертв, ведущих синантропный образ жизни. Несмотря на более высокое разнообразие и обилие птиц в импактной зоне, устойчивость импактных их сообществ, рассчитанная по количественным соотношениям видов, ниже, чем в контроле. Это подчеркивает временный статус антропогенных сообществ птиц и соответствует низкой устойчивости антропогенных местообитаний, требующих искусственного поддержания.

Значительно меньшее разнообразие характерно для млекопитающих. Так, в зоне строительства железной дороги отмечено всего 7 видов — небольшие по размеру представители Грызунов, Зайцеобразных и Хищных (птиц — 77 видов). Судя по отловам, видовое разнообразие и численность млекопитающих в импактной зоне намного меньше, чем на контроле. Это может быть связано с меньшей, чем у птиц, подвижностью зверьков и их преследованием со стороны собак. Вместе с тем находка такого нетипичного для Ямала вида, как полевка красно-серая, возможно, связана с его продвижением вдоль железнодорожной насыпи из более южных приуральских районов, где зверек приурочен к щебенистым местообитаниям. Со строительством трассы связано, возможно, также глубокое проникновение на север речной крачки, отмеченной на техногенном водоеме у р. Паюты, и некоторых других птиц.

Подробная картина изменения биоразнообразия на техногенных участках получена при исследовании почвенной мезофауны Бованенковского и Харасавэйского ГКМ. Наибольшие показатели таксономического разнообразия и численности педобионтов характерны для умеренного уровня нарушений, при сочетании исходных и новообразованных экологических ниш (почвенные гурты, колеи, некоторые искусственно рекультивированные участки). Показатели параболически уменьшаются при коренной трансформации ценоза (отсыпки, расчистки), с одной стороны, и, в меньшей степени, на контрольных ненарушенных участках — с другой. Во временном плане также имеет место параболическая закономерность: наибольшие показатели наблюдаются на средних стадиях восстановления нарушенных ценозов, для свеженарушенных участков характерны наименьшие показатели, ближе к завершению восстановительного процесса они также несколько уменьшаются. Речь идет об общем разнообразии, для показателей видового своеобразия характерно пропорциональное изменение с ростом степени трансформации (уменьшение) и по ходу восстановления ценоза (увеличение). Данные по позвоночным в принципе вписываются в названные закономерности.

Аналогичные закономерности получены при исследовании индикаторного сообщества дереворазрушающих грибов в биогеоценозах лесного ряда на юге Ямала. Наибольшее видовое разнообразие этой группы (до 14 видов из 17 найденных на Ямале и 50 — по Западной Сибири) отмечено в антропогенно трансформированных насаждениях импактных зон крупных населенных пунктов. Специфичен видовой состав ми-

коценоза в горельниках. Для естественных лесных биогеоценозов Ямала характерно ограниченное число видов трутовиков (5–7 видов). Вместе с тем для них определяются показатели внутренней устойчивости (сбалансированности экологических компонентов), соответствующие достаточно высокому для лесов Западной Сибири уровню. Низкие абсолютные значения рассчитанных микологических индексов, отражающих основные параметры вмещающих древостоев, напротив, соответствуют небольшому ресурсу их устойчивости к внешним разрушающим факторам. Примечательно, что высокое разнообразие дереворазрушающих грибов характерно для несбалансированных импактных микоценозов Ямала. В этом усматривается не только специфика биологических деструкторов, но и общеэкологическая закономерность.

Разнообразие и структура вмещаемых сообществ детерминированы структурой и состоянием вмещающей среды, что особенно закономерно для свободно расселяющихся споровых организмов. Для сообществ дереворазрушающих грибов жесткость связи такова, что позволяет по соотношениям различных компонентов сообщества рассчитать основные параметры древостоев — сомкнутость, среднюю высоту и диаметр, физиологический возраст, бонитет, удельный запас древесины и др. Это позволило разработать универсальную методику микоиндикации состояния лесов, давшую удовлетворительные результаты и на Ямале. В той или иной степени подобная биотопическая детерминация разнообразия существует для всех биологических групп, что еще раз подчеркивает необходимость охраны биотопов.

Интересные сведения по состоянию экосистем Ямала и отдельных видов животных может дать исследование паразитофауны. Кроме того, что паразитические беспозвоночные являются неотъемлемой частью биоразнообразия, их развитие связано с определенным эколого-физиологическим состоянием хозяев, что переводит исследования на новый качественный уровень. На сегодняшний день на Ямале выявлено 72 вида эндопаразитов позвоночных животных, что еще далеко не полно характеризует паразитофауну полуострова.

Для оценки климатогенных изменений в тундровой зоне Ямала проведены достаточно масштабные исследования годичных колец кустарников в ряде его пунктов и на смежных территориях. Важно, что прирост кустарников не только несет климатический сигнал, но и содержит комплексную информацию о реакциях и состоянии продуцентов, составляющих основу экологической пирамиды. Хронологии, самая ранняя из которых датируется 1872–1995 годами (березка карликовая, Бованенковское ГКМ), демонстрируют неоднократную смену климатогенных тенденций биоты на Ямале за прошедшее столетие. В этом плане, хотя относительно холодные 1990-е годы и были стрессовыми для состояния кустарников, особенно на севере Ямала в районе Бованенковского ГКМ, отклонения не превысили отмеченных ранее в XX столетии значений. Это свидетельствует о том, что современные климатические подвижки регионального уровня, очевидно, пока не привели к радикальному изменению существующих биогеоценозов, а изменение численности и ареалов ряда видов имеет пульсирующий характер.

Обращает на себя внимание то, что в 1998 году в зоне южных и типичных тундр наблюдалась очень низкая численность пеночек, дроздов, камышевки-барсучка, при том что в конце 1980-х — начале 1990-х годов эти характерные для лесотундровой зоны виды были широко распространены по кустарникам Ямала вплоть до Бованенковского ГКМ. Можно предположить, что это связано с наступившим в 1990-х годах похолоданием с неблагоприятными для представителей более южной фауны условиями 1992, 1994–1998 годов (позднее лето с неустойчивой прохладной погодой). Эта же тенденция, судя по всему, отчетливо проявится и в 1999 году. Противоположная тенденция проникновения более южных элементов биоразнообразия на Ямал, очевидно, имела место в предшествовавший теплый период второй половины 1980-х годов, когда фаунистические (и другие) исследования на полуострове получили наи-

большее развитие. Вероятно, что современное похолодание (вместе с «замораживанием» объектов освоения) может положительно сказаться на статусе характерных для Ямала исторически адаптированных видов, сняв с них излишний биотический пресс и стабилизируя их криогенные местообитания.

На фоне общего похолодания кустарниковые хронологии показывают смягчение субклиматических условий в импактных зонах городов и поселков Севера, примыкающих к Ямалу. О нем можно судить по синхронизированному с их возникновением и развитием увеличению радиального прироста кустарников. Такая ситуация может стимулировать локальный рост формальных показателей биоразнообразия за счет проникновения в антропогенные ландшафты прежде всего антропофильных эксплентных видов с юга. Исторически свойственные региону виды, составляющие его своеобразие и имеющие приоритетное значение по Конвенции ООН о биологическом разнообразии (1992), напротив, могут испытывать в этих условиях дополнительный биотический пресс, пока, вероятно, локальный. При сравнении показателей прироста березки карликовой и кустарниковых ив отмечаются также признаки некоторой континентализации (увеличения сухости) климата в южной части Ямала, хорошо выраженной в 1980-х годах в более южных зонах Западной Сибири. В перспективе это может вести к усилению восточносибирских элементов в биоразнообразии Ямала.

Исследование радиационной обстановки на Ямале в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково и на смежных с ним территориях весьма опосредованно связано с биологическим разнообразием. Однако и оно показывает характерные черты состояния природной среды Ямала, а также дискутируемых по этому поводу проблем. В целом по району исследований зарегистрирован низкий радиационный фон (7,4–9,6 мкР/ч), по мере продвижения от Ямала к Сибирским Увалам он еще более уменьшается. Возможно, такая тенденция обусловлена близостью Ямала к Ново-земельскому испытательному полигону. На техногенных участках трассы радиационный фон в целом оказался достоверно выше, чем на контрольных, но абсолютная разница очень невелика (8,2 и 8,8 мкР/ч) и по санитарным нормам незначительна. Полученные данные характеризуют исследованную территорию Ямала как чистую в радиационном отношении, но показывают и негативные тенденции, на которые необходимо обратить внимание в условиях хрупких субарктических экосистем.

В целом проведенные исследования показывают, что промышленное освоение Ямала, вероятнее всего, пока не привело к необратимым изменениям биоты, и в частности биоразнообразия. Большинство негативных изменений носит локальный характер или связано, скорее, с сопутствующей освоению неконтролируемой деятельностью человека, некоторые из них имеют естественные причины. Однако в современных условиях природная среда Ямала подвержена многим непрогнозируемым изменениям, и, сколь бы ни были полны исследования отдельных лет, окончательные выводы вряд ли возможны. Очевидно, что работы по исследованию природной среды Ямала должны быть продолжены в мониторинговом режиме.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глава 1

- Арефьев С. П.* Оценка устойчивости кедровых лесов Западно-Сибирской равнины // Экология. 1997. № 3. С. 149–157.
- Арефьев С. П.* Хронологическая оценка состояния кустарниковых тундр Ямала // Сиб. экол. журн. 1998. № 3–4. С. 237–243.
- Богачева И. А.* Компенсация потерь листвы у ивы в лесотундре в период массового размножения листогрызущих насекомых // Лесоведение. 1994. № 6. С. 62–69.
- Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазена В. С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с.
- Западная Сибирь.* М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.
- Коломыц Э. Г.* Прогноз влияния глобальных антропогенных изменений климата на экосистемы природоохранных территорий Волжского бассейна // Проблемы заповедного дела. 25 лет Висимскому заповеднику: Матер. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1996. С. 26–28.
- Кондратьев К. Я.* Глобальный климат. СПб.: Наука, 1992. 359 с.
- Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Ловелиус Н. В.* Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л.: Наука, 1979. 230 с.
- Мальшев Л. И.* Флористическое районирование на основе количественных признаков // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1588.
- Несветайло В. Д.* К вопросу об ускоренном приросте деревьев в районе падения Тунгусского метеорита // Следы космических воздействий на Землю / СО АН СССР. Ин-т геологии и геофизики. Новосибирск, 1990. С. 165–171.
- Полюшкин Ю. В.* Экологическая интерпретация формы кривых и амплитуд радиального прироста деревьев // Дендрохронология и дендроклиматология. Новосибирск: Наука, 1986. С. 38–39.
- Природа Ямала.* Екатеринбург: Наука, 1995. 436 с.
- Природная среда Ямала / Цибульский В. Р., Валеева Э. И., Арефьев С. П. и др.* В 2 т. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1995. Т. 1. 168 с.
- Прогноз изменения природных условий Западной Сибири / Под ред. А. И. Попова, В. Г. Трофимова.* М.: Изд-во МГУ, 1988. 236 с.
- Ситников П. С.* К созданию регионального кадастра редких насекомых Тюменской области // Ежегодник ТОКМ. Тюмень, 1992. С. 200–228.
- Шиятов С. Г.* Датировка деревянных сооружений Мангазеи дендрохронологическим методом // Белов М. Н., Овсянников О. В., Старков В. Ф. Мангазея. Мангазейский морской ход. Л.: Наука, 1980. Ч. 1. С. 93–107.
- Boll S. G., Procter D. A., Holmes P.* Quantifying the quality of invertebrate faunas for the purposes of site conservation // 5th Eur. Congr. of Entomol., 29 Aug. 2 Sept. 1994, York, UK: Abstr. / Univ. Of York. York, 1994. P. 148.
- Brooks D. R., Mayden R. L., McLennan D. A.* Phylogeny and biodiversity: conserving our evolutionary legacy // Trends Ecol. And Evol. 1992. 7. № 2. P. 55–59.
- Cornell H. V., Lawton J. H.* Species interections, local and regional progresses, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective // J. Anim. Ecol. 1992. 61. № 1. P. 1–12.
- Douglass A. E.* Climatic cycles and tree growth: A study of cycles // Wash.: Carnegie Inst., 1936. V. 3. P. 1095–1107.
- Methodology Sheets.* Indicators for Environmental Aspects of Sustainable Development. New York: UN Commision on Sustainable Development, 1996. 428 p.

Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences / Eds. E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.

Schultze-Dewitz Gunter. Some anatomical considerations with special reference to the wood of Dwarf beech (*Betula nana* L.) // *Drev. Vysk.* 1992. № 133. С. 1–10.

Главы 2 и 3

Азаров В. И. Редкие животные Тюменской области и их охрана. Тюмень: «Вектор Бук», 1996. 239 с.

Азаров В. И., Бахмутов В. А. и др. О переходах диких копытных животных на трассах строительства нефтегазопроводов и других транспортных магистралей // *Современные проблемы охот. хоз-ва: Сб. тр. ЦНИЛ охот. хоз-ва и заповедников.* М., 1989. С. 95–103.

Барбаков М. М., Будьков С. Т. Социально-экономические проблемы охраны окружающей среды в северных районах Западной Сибири. Тюмень: Тюм. индустр. ин-т, 1987. 116 с.

Беликов С. Е. Экосистемы Арктики и антропогенные факторы // *Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население позвоночных животных»* М., 1987. Ч. 1. С. 94–98.

Бучкина Н. П. Особенности тундровых почв, формирующихся в колеях вездеходов // *Криопедология-97: Тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар, 1997.* С. 164.

Быков И. Ю. и др. Буровой шлам // *Защита от коррозии и охрана окружающей среды: Экспресс-информ.* 1993. № 3. С. 10–16.

Владышевский А. Д. Значение фактора беспокойства для птиц // *Тез. докл. Орнитол. конф. Якутск, 1979.* С. 131–132.

Вольперт Я. Л., Сапожников Г. В. Реакция населения мелких млекопитающих при различных формах техногенных воздействий на арктические ландшафты // *Экология.* 1998. № 2. С. 133–138.

Гаврин В. Ф. Значение фактора беспокойства в охотничьем хозяйстве // *Матер. к конф., посвященной 50-летию ВНИИОЗ. «Вопросы охот. хоз-ва».* Киров, 1972. Ч. 2. С. 116–117.

Галицкая Г. В. Химический состав и загрязненность атмосферного воздуха, почвенно-растительного покрова, поверхностных и грунтовых вод // *Инженерно-геологический мониторинг промыслов Ямала. В 2 т. Т. II. Геокриологические условия освоения Бованенковского месторождения / Баулин В. В., Аксенов В. И., Дубиков Г. И. и др.* Тюмень, 1996. Гл. 5. С. 208–226.

Гашев С. Н. О распространении домового воробья на север Западной Сибири // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири.* Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 44–45.

Гашев С. Н. Герпетофауна Тюменской области (аннотированный список) // *Ежегодник ТОКМ.* 1995. Тюмень: ТОКМ, 1998а. С. 112–127.

Гашев С. Н. К вопросу о распространении ряда видов позвоночных в Тюменской области // *Тез. конф. «Словцовские чтения-98».* Тюмень: ТОКМ, 1998б. С. 158–160.

Гашев С. Н. Статистический анализ для биологов (пакет программ «STATAN-1996»). Тюмень: Тюм. ун-т, 1998в. 51 с.

Гашев С. Н. Устойчивость экологических систем: *Матер. 5-й Междунар. открытой межвузовской науч.-практич. конф. «Региональные проблемы прикладной экологии»* (22–25 сентября 1998 г., г. Белгород). Белгород: Белгор. ун-т, 1998г. С. 132–134.

Гречищев С. Е. Региональный прогноз криогенных физико-геологических процессов и вопросы экологии криолитозоны Западной Сибири // *Геокриологические исследования в арктических районах: Матер. Междунар. симп. «Человек, криосфера и охрана Арктики».* Тюмень, 1990. С. 3–14.

Данилов А. Н. К вопросу об антропогенной трансформации пространственного распределения грызунов // Актуальные проблемы экологии: экологические системы в естественных и антропогенных условиях среды. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1989. С. 28–29.

Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М., 1984. 134 с.

Добринский Н. Л., Сосин В. Ф. Опыт оценки влияния обустройства Бованенковского газоконденсатного месторождения в районе среднего Ямала на динамику численности песка // Экология. 1995. № 3. С. 227–231.

Дунаева Т. Н., Кучерук В. В., Осмоловская В. И. Экология наземных позвоночных полуострова Ямала // Тр. Ин-та географии. М.; Л., 1948. Вып. 41. 164 с.

Залесов А. С. Методический подход к оценке ущерба, нанесенного охотхозяйственной отрасли в результате деятельности нефтедобычи. Киров: ВНИИОЗ, 1994. 10 с.

Злобин Б. Д. Об оптимальном комплексе животных в охотничьих хозяйствах Подмосковья // Матер. конф. «Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охот. животных и среду их обитания». Киров: ВНИИОЗ, 1980. Т. 2. С. 160–161.

Копеин К. И., Оленев В. Г. О заходах в тундру животных других ландшафтных зон // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию: Тр. Салехардского стационара УФАН СССР. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 363.

Корытин Н. С., Добринский Л. Н., Данилов А. Н. и др. Млекопитающие // Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. Гл. 12. С. 226–270.

Кучерук В. В. Материалы по экологии мышевидных грызунов Южного Ямала // Сб. студ. науч. работ МГУ (зоология — ботаника). М., 1940. Вып. 16. С. 16–21.

Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. 84 с.; 1997. 192 с.; 1998. 236 с.

Материалы по истории и современному состоянию фауны Севера Западной Сибири. Челябинск: «Рифей», 1997. 180 с.

Мельцер Л. И. Устойчивость биогеоценозов Крайнего Севера к техногенному воздействию и отображение ее на картах // Геокриологические исследования в арктических районах: Матер. Междунар. симп. «Человек, криосфера и охрана Арктики». Тюмень, 1990. С. 39–50.

Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1971. 150 с.

Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспортировки газа. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1997. 192 с.

Морозова Л. М., Магомедова М. А. Воздействие объектов газодобывающей промышленности на растительный покров тундровых и лесотундровых зон и его мониторинг // Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 18–36.

Московченко Д. В. Оценка геохимической трансформации ландшафтов полуострова Ямал как элемент мониторинга состояния полярных геосистем // Комплексный мониторинг и практика. М., 1991. С. 206–207.

Новиков В. Экологическая экспертиза строительных проектов нефтегазового комплекса // Югра. 1992. № 12. С. 19–23.

Обзор «Экологическое состояние, использование природных ресурсов, охрана окружающей среды Тюменской области». Тюмень: ТОКООСипР, 1998. 218 с.

Одишария Г. Э., Садыков О. Ф. Перспективы освоения газовых месторождений полуострова Ямал и региональные проблемы экологической безопасности // Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 407–424.

Одум Ю. Экология. В 2 т. М.: Мир, 1986. 704 с.

Отчет о НИР «Изучить воздействие газодобычи на предтундровые леса и разработать методы их восстановления на землях, нарушенных при разведке, обустройстве и эксплуатации газовых месторождений». Тюмень: ТЛОС ВНИИЛМ, 1991. 139 с.

Отчет о НИР «Устойчивость компонентов ландшафта на трассе газопровода Ямал — Запад (от Бованенково до границ Тюменской области)» / Рук. М. Ю. Андрицкий. Свердловск: ИЭРиЖ УРО РАН, 1991. 120 с.

Оценка воздействия антропогенных факторов при обустройстве нефтегазовых месторождений на наземный животный мир (промысловые позвоночные животные) в бассейне нижнего течения р.Таз, Тазовский полуостров. Киров: ВНИИОЗ, 1998. 144 с.

Природа Тюменского Севера / Под ред. В. К. Рябицева. Свердловск: Средне-Урал. кн. изд-во, 1991. 192 с.

Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. 436 с.

Природная среда Ямала / Цибульский В. Р., Валеева Э. И., Арефьев С. П. и др. В 2 т. Тюмень: ИПСО СО РАН, 1995. Т. 1. 168 с.; Т. 2. 104 с.

Равкин Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае*. Новосибирск: Наука, 1967. С. 66–75.

Рахманин Г. Е. Пушной промысел Ямало-Ненецкого национального округа и мероприятия по его рационализации // *Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию*: Тр. Салехардского стационара УФАН СССР. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 101–176.

Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал. Екатеринбург: Наука, 1995. 216 с.

Темлятников М. Ю. Антропогенная трансформация растительного покрова типичных тундр // *География и природные ресурсы*. 1993. № 2. С. 51–57.

Тюлин А. Н. Промысловая фауна острова Белый. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1938. Вып. 1. С. 5–39.

Тюлин А. Н. Экология размножения обского и ошейникового леммингов // *Экол. конф. по проблемам массового размножения животных и их прогнозам*. Киев, 1940. С. 27–28.

Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий / Под ред. Л. Н. Добринского и В. Ф. Сосина. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. 104 с.

Черноусова Н. Ф., Бердюгин К. И. К вопросу о роли роющей деятельности грызунов в почвенных процессах тундры Среднего Ямала на территориях, подвергшихся антропогенному воздействию // *Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал*. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 204–214.

Чувашиев Г. И. Гыданско-Тазовская природная зона. СПб.: Гидрометеиздат, 1997. 180 с.

Штро В. Г. Экологические условия норения песцов на Ямале // *Териология, орнитология и охрана природы*: Тез. докл. 11-го Всесоюз. симп. «Биологические проблемы Севера». Якутск, 1986. Вып. 3. С. 84–85.

Штро В. Г. К методике учета нор песца // *Матер. Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира*. Уфа, 1989. Ч. 1. С. 351–352.

Ямало-Гыданская область (физико-географическая характеристика). Л.: Гидрометеиздат, 1997. 310 с.

Ernst D. Elektrische Stuhle für Vogel // *Vogelschutz*. 1983. № 1. P. 11–13.

Houdant M. Lignes electriques a tris haute tension et avifaune // *Amenag et nature*. 1985. 20. № 79. P. 20–21.

Schmidt J. et al. HVDC transmission and the environment // *Power Eng. J.* 1996. № 10. P. 204–210.

Глава 4

Балахонов В. С., Штро В. Г. Некоторые виды наземных позвоночных в подзоне кустарничковых // *Современное состояние растительного и животного мира полуострова Ямал*. Екатеринбург, 1995. С. 159–193.

Бессонов А. С., Горохов В. К., Дарченкова Н. И. и др. Эпизоотическая ситуация в районах Севера России и риск заражения людей биогельминтозами // МП и ПБ. 1998. № 3. С. 19–23.

Бойков Д. А. Особенности фенэкологии оводов северных оленей на Ямале и меры борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень: ВНИИВЭА, 1999. 18 с.

Демидов Н. В. Гельминтозы животных. М.: Наука, 1987. 335 с.

Дроздов В. Н., Шпилько В. Н. Некоторые данные о природной очаговости описторхоза в Западной Сибири // Природноочаговые инфекции и инвазии Западной Сибири. Тюмень: ТНИИКИП, 1969. С. 196–198.

Дроздов В. Н., Федоров В. Г., Шпилько В. Н. Распространение трихинеллеза у животных Западной Сибири // Тюмень: ТНИИКИП, 1969. С. 203–206.

Золотухин В. А. К вопросу о природной очаговости описторхоза в низовье Оби // Проблемы природной очаговости гельминтозов человека. Тюмень: ТНИИКИП, 1969. С. 72–73.

Золотухин В. А., Михайлова Н. Б., Ситков В. И., Альтман И. И., Жиленко А. И., Никитин А. С. Особенности распространенности эндемичных гельминтозов в северных районах Тюменской области // Паразитарные болезни человека Западной Сибири. Омск: ТНИИКИП, 1987. С. 26–38.

Клебановский В. А., Климишин А. А., Шпилько В. Н. К распространению тениаринхоза на полуострове Ямал // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень: ТНИИКИП, 1974. С. 172–174.

Копеин К. И. Экология популяции большой узкочерепной полевки и обского лемминга на Ямале: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УФАН СССР, 1958. 109 с.

Корзинкина Е. М. Экология и динамика численности мышевидных грызунов Южного Ямала. Тр. Арктического ин-та. 1946. Т. 194. С. 17–113.

Лужков А. Д. Случай обнаружения *Opisthorchis felinus* (Rivolta, 1884) у белого песца на полуострове Ямал // МП и ПБ. 1961. № 3. С. 361.

Лужков А. Д. Экологическое изучение гельминтофауны белого песца на полуострове Ямал // Матер. ВОГ. М., 1962. Ч. 2. С. 106–108.

Лужков А. Д. К эпизоотологии и эпидемиологии альвеококкоза на полуострове Ямал // МП и ПБ. 1963. № 2. С. 180–182.

Лужков А. Д. Паразитические черви леммингов и полевок полуострова Ямал // Матер. ВОГ. М., 1964. Ч. 1. С. 234–238.

Лукашенко Н. П., Бржеский В. В. // МП и ПБ. 1959. № 4. С. 192–194.

Лукашенко Н. П., Бржеский В. В. // МП и ПБ. 1963. № 3. С. 130–133.

Осипов А. С. Паразитофауна сибирской ряпушки из различных районов ее обитания на севере Тюменской области // Болезни и паразиты рыб водоемов Западной Сибири. Л.: Промрыбвод, 1984. С. 32–35.

Природная среда Ямала / Цибульский В. Р., Валеева Э. И., Арефьев С. П. и др. В 2 т. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1995. Т. 1. 168 с.

Пугачев О. Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Изд-во ЗИН 1984. 153 с.

Пугачев О. Н. Зоогеографические особенности паразитофауны рыб Ледовитоморской провинции // Паразиты и болезни гидробионтов Ледовитоморской провинции. Новосибирск: Наука, 1990. С. 5–15.

Сафиуллин Р. Т., Газинский В. Н., Моисеев И. А. Паразитофауна северного оленя Ямало-Ненецкого автономного округа (Обдорская тундра) // Взаимоотношения паразита и хозяина. М.: Наука, 1998. С. 57.

Сердюков А. М. Обнаружение природного очага дифиллоботриозов на полуострове Ямал // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень: ТНИИКИП, 1970. С. 181–187.

Сердюков А. М. Дифиллоботрииды Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1979. 119 с.

Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. М. Л.: Наука, 1950. Т. 4. С. 87–282.

Солопов Н. В. О биологии оводов северных оленей в Зауралье и разработка методов борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент: Ташкентский ветеринарный ин-т, 1982. 22 с.

Строительство гельминтологической науки и практики / Под ред. К. И. Скрябина, Н. П. Шихобаловой, А. М. Петрова, М. М. Левашова. М.: Наука, 1963. Т. 2. 414 с.

Титова С. Д., Гундризер А. Н., Пронин Н. М. Зоогеографический анализ паразитофауны рыб водоемов Сибирского округа Ледовитоморской провинции // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Тюмень: ТНИИКИП, 1971. С. 69–73.

Фаттахов Р. Г. Проблемы природноочаговых заболеваний полуострова Ямал // Медицина и охрана здоровья. Тюмень: Тюменская медицинская академия, 1996. С. 126.

Шпилько В. Н. Особенности эпидемиологии тениаринхоза в Ямало-Ненецком национальном округе // Матер. ВОГ. М., 1966. Ч. 1. С. 312–314.

Шпилько В. Н. Материалы к познанию эпидемиологии эхинококкоза и альвеококкоза на севере Тюменской области // Вопросы краевой инфекционной патологии. Тюмень: ТНИИКИП, 1967. С. 101–102.

Шпилько В. Н., Клебановский В. А. Природная очаговость гельминтозов человека в Западной Сибири // Проблемы природной очаговости гельминтозов человека. Тюмень: ТНИИКИП, 1969. С. 45–46.

Глава 5

Бруснынина И. Н. Питание муксуна и ерша из Обской губы // Тр. Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР, 1966. С. 55–64.

Бруснынина И. Н. К изучению пищевых отношений рыб Обской губы // Биология и продуктивность водных организмов: Тр. Ин-та экологии растений и животных. Вып. 72. Свердловск, 1970. С. 8–13.

Гундризер А. Н., Иоганзен Б. Г., Кафанова В. В., Петлина А. П. Ихтиология и гидробиология в Западной Сибири. Томск, 1982. 320 с.

Иоффе Ц. И. Донная фауна Обь-Иртышского бассейна и ее рыбохозяйственное значение // Изв. ВНИОРХ. 1947, 25, 1. С. 116–123.

Кузикова В. Б. Донная фауна прибрежных участков средней части Обской губы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1988, 288. С. 83–85.

Кузикова В. Б. Донные зооценозы Обской губы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1989, 305. С. 66–73.

Кузикова В. Б. Зообентос водоемов Обского бассейна и его использование для оценки качества водной среды // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1995, 327. С. 64–78.

Кузикова В. Б., Бутакова Т. А., Садырин В. М. Современное состояние донной фауны Нижней Оби и ее эстуария // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала: Сб. науч. тр. Свердловск: УФ АН СССР, 1989. С. 92–102.

Лецинская А. С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база рыб // Тр. Салехардского стационара УФ АН СССР, 1962, 2. С. 27–76.

Уварова В. И., Кучумова Л. Н., Бархович О. А. Степень загрязнения вод и грунтов некоторых водоемов Обь-Иртышского бассейна // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по рыбохозяйственной токсикологии. Ч. 2. Рига, 1989. С. 163–165.

Юхнева В. С. Донные биоценозы дельты Оби и закономерности их распределения // Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск: Изд-во УрО РАН, 1970. С. 189–191.

Глава 6

- Баканов А. И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. Рук. деп. в ВИНТИ, № 8593 — В87. 63 с.
- Виноградов А. В.* Дополнение к фауне современных мшанок (*Bryozoa, Phylactolaemata*) Подмосковья // Зоологический журнал. 1990, Т. 69, 7. С. 142–143.
- Волга и ее жизнь.* Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Зимбалевская Л. Н.* Зоофитос // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1989. С. 54–72.
- Кузикова В. Б.* Донные зооценозы Обской губы // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1989, вып. 305. С. 66–73.
- Монаков А. В.* Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. С. 14–19.
- Плигин Ю. В.* Макрозообентос // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1989. С. 95–116.
- Протасов А. А.* Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка, 1994. 305 с.
- Протасов А. А., Афанасьев С. А.* Перифитон Дуная и оценка качества воды в реке (по материалам I Международной экспедиции, 1988 г.) // Матер. I Междунар. комплексной экспедиции по изучению Дуная. Киев, 1988. Ч. 2. Рук. деп. в ВИНТИ, № 210 — В89. С. 26–31.
- Скальская И. А.* Мшанки волжских водохранилищ // Фауна и биология пресноводных организмов // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. Л.: Наука, 1987. Вып. 54(57). С. 191–206.
- Скальская И. А.* Стрессовые состояния сообществ зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 59–72.
- Шарапова Т. А.* Зообентос р. Щучья // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1995. Вып. 327. С. 56–63.
- Шарапова Т. А.* Материалы по фауне затопленной древесины бассейна р. Таз // Биоразнообразие Западной Сибири — результаты исследований. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1996. С. 37–42.
- Шарапова Т. А.* Биоразнообразие фауны перифитона водоемов Западной Сибири // Биологическое разнообразие животных Сибири: Матер. науч. конф. Томск, 1998а. С. 114–115.
- Шарапова Т. А.* Зооперифитон водоемов Западной Сибири (состав и структура сообществ): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1998б. 19 с.
- Юхнева В. С.* Донные биоценозы дельты Оби и закономерности их распределения // Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск: Изд-во УрО РАН, 1970. С. 189–191.

Глава 7

- Богачева И. А.* Антропогенные изменения комплексов членистоногих мезофауны почвы и подстилки в березовых редколесьях Нижнего Приобья // Фауна и экология насекомых Урала. Пермь: УрО РАН, 1993. С. 8–18.
- Ольшванг В. Н.* Беспозвоночные животные // Природа Ямала. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1995. Гл. 16. С. 325–337.
- Освоение Севера и проблема рекультивации:* Тез. докл. Междунар. конф. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1991. 200 с.
- Освоение Севера и проблема рекультивации:* Докл. II Междунар. конф. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1994. 498 с.
- Порядина Н. М.* Мезофауна лесных почв Западно-Сибирской равнины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1991. 21 с.

Соромотин А. В. Влияние нефтяного загрязнения на мезофауну таежных лесов Среднего Приобья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: ИЭРиЖ УрО АН СССР, 1991. 24 с.

Глава 8

Авессаломова И. А., Смирнова Р. С. О биоиндикационной роли грибов при оценке состояния окружающей среды // Биохимические методы при оценке состояния окружающей среды. М.: Наука, 1989. С. 135–146.

Арефьев С. П. Консортивные связи ксилотрофных грибов с сосной сибирской // Экология. 1993. № 2. С. 85–88.

Арефьев С. П. Распространение грибов-биоагрессоров при антропогенной трансформации западносибирской тайги // Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 1997. С. 7.

Арефьев С. П. Опыт микомониторинга в лесах Тюменского региона // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. Тюмень: Изд-во Тюм. ун-та, 1998. Вып. 6. С. 85–98.

Арефьев С. П. Определение параметров устойчивости и развития лесных экосистем из соотношений базальных и маргинальных компонентов // Наука Тюмени на рубеже веков. Новосибирск: Наука, 1999. С. 125–140.

Арефьев С. П. Признаки устойчивости леса при матричном сканировании вмещающего сообщества дереворазрушающих грибов // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Матер. итоговой науч. сессии Ученого совета ИПОС СО РАН 1999 г. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. Вып. 1. С. 93–97.

Арефьев С. П., Мухин В. А. Структурно-функциональная организация ценоза ксилотрофных базидиомицетов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. IV Междунар. конф. Москва, 1997. С. 7–9.

Большаков В. Н., Кряжмский Ф. В., Павлов Д. С. Перспективные направления развития экологических исследований в России // Экология. 1993. № 3. С. 3–16.

Бондарцева М. А., Свищ Л. Г. Изменение видового состава трутовых грибов в условиях антропогенного воздействия // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах Европейской части СССР. Петрозаводск, 1991. С. 9–11.

Василяускас Р. А. Дереворазрушающие грибы как биоиндикаторы антропогенного воздействия в лесных биогеоценозах Литвы // Проблемы лесопатологического мониторинга в таежных лесах Европейской части СССР. Петрозаводск, 1991. С. 15–17.

Давыдкина Т. А. О значении биологических признаков для систематики грибов рода *Stereum* Pers. ex S. F. Gray s. lato // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 2. С. 78–81.

Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений // Тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова РАН. СПб., 1993. Вып. 9. 120 с.

Комин Г. Е. Условия дендрохронологических исследований в Западной Сибири // Дендрохронологические методы в лесоведении и экологическом прогнозировании: Матер. междунар. совещ. Иркутск, 1987. С. 40–44.

Конвенция о биологическом разнообразии // Охрана живой природы. Вып. 2. Декабрь 1994. Международное законодательство по охране живой природы: Инф.-метод. матер. / Под ред. А. И. Бакка, О. В. Мокиевского. Нижний Новгород, 1994. С. 20–26.

Коптюг В. А. Конференция ООН по окружающей среде и развитию (Рио-де-Жанейро, июнь 1992 года). Информационный обзор. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1992. 62 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Лесотаксационный справочник / Грошев Б. И., Сеницын С. Г., Мороз П. И., Сеперович И. П. М.: Лесная промышленность, 1980. 288 с.

Малеев К. И., Мехоношин Л. Е., Переведенцева Л. Г. и др. Влияние промышленного загрязнения на грибы и ассоциированные с ними лесные растения (на примере Пермского завода СМС) // Эколого-экономические аспекты охраны природы и рационального использования природных ресурсов Прикамья: Тез. докл. Пермь, 1989. С. 41–43.

Мионов Б. А., Агафонов Л. И. Лесная растительность поймы Нижней Оби // Природа Нижней Оби. Наземные экосистемы. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1992. Т. 1. С. 92–116.

Мухин В. А. Ксилотрофные базидиальные грибы Приобской лесотундры (эколого-флористический очерк). Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 84 с.

Мухин В. А. Широтная дифференциация грибной биоты Западно-Сибирской равнины // Эколого-флористические исследования по споровым растениям Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. С. 70–78.

Мухин В. А. Ксилотрофные базидиомицеты кустарниковых тундр Ямала // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 394–397.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.

Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. М.: Наука, 1992. 221 с.

Переведенцева Л. Б., Мехоношин Л. Е. Экологические группы агариковых грибов лесных ценозов в условиях промышленного загрязнения // Экологические основы воспроизводства хвойных лесов Прикамья. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1990. С. 60–66.

Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. 436 с.

Природная среда Ямала / Цибульский В. Р., Валеева Э. И., Арефьев С. П. и др. В 2 т. Тюмень: ИПОС СО РАН, 1995. Т. 1. 168 с.

Рипачек Р. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная промышленность, 1967. 276 с.

Степанова Н. Т., Мухин В. А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Фрей Т. Э.-А. Некоторые аспекты моделирования продуктивности древостоев // Математическое моделирование биогеоэкологических процессов. М.: Наука, 1985. С. 51–58.

Юпина Г. А. Дереворазрушающие грибы антропогенных территорий // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 224–225.

Arefyev S. P. Communities of xylophilic fungi in urban centres of the North of Western Siberia // Arctic and Alpine Mycology 5: Proc. of the Fifth Intern. Sympos. on Arcto-Alpine Mycology (Labytnangi, Russia, Aug. 15–27, 1996) / Ed. V. A. Mukhin & H. Knudsen. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ., 1998. P. 18–25.

Krausutskii B. V. Wood-rotting Basidiomycetes and mycetophilous Coleoptera (Insecta) in the Polar Urals and Southern Yamal // Arctic and Alpine mycology: Abstracts of ISAM V / Ed. V. A. Mukhin. Ekaterinburg, 1996. P. 26–27.

Mukhin V. A. Rare species of wood-decaying fungi from the West Siberian plan // Fungi of Europe: Investigation, Recording and Conservation. Royal Botanic Gardens, Kew, 1993. P. 139–145.

Глава 9

Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. 436 с.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АН СССР — Академия наук СССР
ВИНИТИ — Всесоюзный институт научной и технической информации
ВНИИВЭА — Всероссийский научно-исследовательский институт ветеринарии, энтомологии и арахнологии
ВНИИгаз — Всероссийский научно-исследовательский институт природных газов
ВНИИЛМ — Всесоюзный научно-исследовательский институт лесоводства и механизации лесного хозяйства
ВНИИОЗ — Всесоюзный научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства
ВНИОРХ — Всесоюзный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства
ВОГ — Всесоюзное общество гельминтологов
ГосНИОРХ — Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства
ИЭМЭЖ АН СССР — Институт эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР
ИЭРиЖ УрО АН СССР (РАН) — Институт экологии растений и животных УрО АН СССР (РАН)
Коми НЦ УрО РАН — Коми научный центр УрО АН СССР
МГУ — Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
МП и ПБ — журнал «Медицинская паразитология и паразитарные болезни»
РАН — Российская академия наук
СибрыбНИИпроект — Сибирский научно-исследовательский и проектно-конструкторский институт рыбного хозяйства
СО АН СССР — Сибирское отделение АН СССР
ТЛОС ВНИИЛМ — Тюменская лесная опытная станция Всесоюзного (Всероссийского) научно-исследовательского института лесоводства и механизации лесного хозяйства
ТНИИКИП — Тюменский научно-исследовательский институт клинической инфекционной патологии
ТОКМ — Тюменский областной краеведческий музей
ТОКООСиПР — Тюменский областной комитет по охране окружающей среды и природных ресурсов
УНЦ АН СССР — Уральский научный центр АН СССР
УрО АН СССР — Уральское отделение АН СССР
УФАН СССР — Уральский филиал АН СССР
ЦНИЛ — Центральная научно-исследовательская лаборатория

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ (С. П. Арефьев).....	3
1. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ ЯМАЛА ПО КУСТАРНИКОВЫМ ХРОНОЛОГИЯМ (С. П. Арефьев).....	5
1.1. Природно-историческая детерминация биоразнообразия.....	5
1.2. Особенности древесно-кольцевых хронологий кустарников.....	6
1.3. Анализ кустарниковых хронологий по показателям продуктивности и устойчивости.....	8
2. ФАУНА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ ЯМАЛА (С. Н. Гашев).....	21
2.1. Герпетофауна.....	21
2.2. Орнитофауна.....	22
2.3. Териофауна.....	30
3. ВЛИЯНИЕ ОСВОЕНИЯ ГАЗОКОНДЕНСАТНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ ЯМАЛА НА ФАУНУ И СООБЩЕСТВА НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ (С. Н. Гашев, С. П. Арефьев).....	33
3.1. Состояние проблемы (С. Н. Гашев).....	33
3.2. Фауна и сообщества птиц антропогенных ландшафтов Ямала (С. Н. Гашев, С. П. Арефьев).....	36
3.2.1. Материалы и методика.....	36
3.2.2. Систематический обзор птиц исследованной территории.....	37
3.2.3. Видовое разнообразие птиц зоны строительства железной дороги Обская — Бованенково.....	44
3.3. Фауна и сообщества млекопитающих антропогенных ландшафтов Ямала (С. Н. Гашев).....	46
3.3.1. Материалы и методика.....	46
3.3.2. Характеристика сообществ мелких млекопитающих в зоне строительства железной дороги Обская — Бованенково.....	47
3.3.3. Териофауна антропогенно-трансформированных ландшафтов газовых месторождений полуострова Ямал.....	49
3.4. Основные закономерности трансформации фауны позвоночных в условиях освоения Ямала (С. Н. Гашев).....	51
4. ПАРАЗИТОФАУНА ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ЯМАЛА (Р. Г. Фаттахов).....	52
5. ДОННАЯ ФАУНА ОБСКОЙ ГУБЫ (В. Б. Степанова, С. И. Степанов).....	61
6. ФАУНА ПЕРИФИТОНА ВОДОТОКОВ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЯМАЛА (Т. А. Шарпова).....	73
6.1. Таксономический состав.....	74
6.2. Структурно-функциональные характеристики зооперифитона.....	79

7. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ ОСВОЕНИЯ ГАЗОКОНДЕНСАТНЫХ МЕСТО- РОЖДЕНИЙ НА РАЗНООБРАЗИЕ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ЯМАЛА (С. П. Арефьев, С. Н. Гашев).....	89
8. МИКОИНДИКАЦИЯ СОСТОЯНИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЯМАЛА (С. П. Арефьев)	96
8.1. Теоретические основы микоиндикации	97
8.2. Матричный анализ грибного сообщества	99
8.3. Индикаторные соотношения грибов и расчет параметров вмещающего древостоя.....	102
8.4. Характеристика индикаторных видов микофлоры Ямала.....	106
8.5. Видовое разнообразие индикаторных сообществ и микокомплексы.....	110
8.6. Анализ структуры и состояния вмещающих лесов.....	114
9. ИССЛЕДОВАНИЕ РАДИАЦИОННОЙ ОБСТАНОВКИ НА ЯМАЛЕ И СМЕЖНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ (С. П. Арефьев, С. Н. Гашев).....	117
ЗАКЛЮЧЕНИЕ (С. П. Арефьев).....	120
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	124
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ.....	133

Научное издание

Авторы:

С. П. Арефьев, С. Н. Гашев, В. Б. Степанова,
Р. Г. Фаттахов, Т. А. Шарапова, С. И. Степанов

Природная среда Ямала
Том 3. Биоценозы Ямала
в условиях промышленного освоения

Редакторы	Е. М. Зах, С. В. Кожурова, А. Д. Дегтярева
Компьютерная верстка	Е. Н. Капкаева
Художник	М. Е. Петров
Перевод на английский	А. А. Рыбинская

ЛР № 021008 от 10.08.1995. Сдано в набор 06.12.1999. Подписано в печать 15.06. 2000.
Печать офсетная. Бумага офсетная № 1. Усл. п. л. 11. Уч.-изд. л. 12,9. Формат 70×100 1/16.
Гарнитура «Таймс». Тираж 400 экз.
Заказ № 173.

Издательство Института проблем освоения Севера СО РАН.
625026, Тюмень, ул. Таймырская, 76.

Отпечатано с готовых диапозитивов
в Сибирском полиграфическом предприятии «Наука».
630077, Новосибирск, ул. Станиславского, 25.

