

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Уральское отделение  
Институт экологии растений и животных

# **ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ДИНАМИКИ И УСТОЙЧИВОСТИ БИОТЫ**

**МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ  
МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ**

**19–23 апреля 2004 г.**



Издательство «Академкнига»  
Екатеринбург, 2004

УДК 574 (061.3)  
ББК 28.081  
Э 40

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке  
Президиума УрО РАН и Министерства природных ресурсов  
Свердловской области

Э 40 Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты:  
Материалы конф. молодых ученых, 19–23 апреля 2004 г. / ИЭРиЖ УрО РАН.  
— Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2004. — 332 с.

ISBN 5–93472–074–0

В сборнике представлены материалы Всероссийской конференции молодых ученых "Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты", которая проходила с 19 по 23 апреля 2004 г. в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Конференция была посвящена 60-летию Института экологии растений и животных УрО РАН и 60-летию биологического факультета УрГУ. Представленные работы молодых ученых посвящены исследованию теоретических проблем современной экологии, изучению биологического разнообразия, пространственной, временной и антропогенной динамики биоты.

Табл. 58, Илл. 96.

ISBN 5–93472–074–0

© Коллектив авторов, 2004  
© Оформление. Издательство  
«Академкнига», 2004

Следовательно, парцеллярная структура герпетобионтного населения на уровне основных парцелл объективно существует, однако, в каждой из однотипных парцелл имеются свои особенности.

## **ВЛИЯНИЕ ВЫПАСА ОЛЕНЕЙ НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ ЛИШАЙНИКОВОГО КОМПОНЕНТА ФИТОЦЕНОЗОВ**

**С.Н. Эктова**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

Воздействие выпаса северных оленей на растительность представляет часть фундаментальной проблемы экологии, состоящей в изучении взаимодействия растительноядных животных и растительного покрова, поскольку выпас определяет состав и структуру растительности региона, влияя на видовой состав, продуктивность, жизнеспособность растений (Воронов, 1964; Одум, 1986; Oksanen, Oksanen, 1989; и др.). Под влиянием выпаса на протяжении тысячелетий формировался облик современных тундр (Андреев, 1973, 1975; Zimov et al., 1995; Olofsson et al., 2004). Долгое время выпас оставался естественным зоогенным фактором. С развитием животноводства выпас становится антропогенным фактором, появляется проблема перевыпаса.

На склонах Полярного Урала и в его предгорьях расположены весенние, летние и осенние пастбища, а также прогонные пути. Лишайники здесь являются важным кормом даже летом. При этом огромное воздействие на лишайники оказывает выпаживание, поскольку пастбища используются в бесснежное время года; существует система перегонного выпаса, а также постоянно увеличивается поголовье выпасаемых оленей (Крючков, 1987; Магомедова, 1994; Южаков, Мухачев, 2001).

Изучение состояния лишайникового компонента растительного покрова требует особого внимания по двум причинам: при особой кормовой ценности лишайники являются самой уязвимой и плохо восстанавливающейся частью растительного покрова, а с другой стороны, именно оценка состояния лишайников позволяет судить о степени пастбищной трансформации экосистем. При этом, в силу общей направленности исследований, ранее описывались изменения разнообразия, покрытия, размеров кормовых видов лишайников (Андреев и др., 1935; Щелкунова, 1976; Полежаев, 1980; Карпов, 1991; Pegau, 1970). Однако, до сих пор не анализировались изменения в видовом составе всей лишайнобиоты, как и не выявлялось изменение видового и ценотического разнообразия лишайников под влиянием выпаса.

Цель работы заключается в изучении изменений лишайникового покрова в горных тундрах, происходящих под воздействием выпаса северного оленя.

Она реализуется по трем направлениям — изучение изменения видового разнообразия лишайников, изменения роли лишайников в фитоценозах, изучение изменения роли лишайников в растительном покрове.

Степень пастбищного воздействия определялась по состоянию растительного покрова в сравнении с участками, не используемыми для выпаса.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биота эпигейных лишайников Полярного Урала насчитывает 183 вида, относящихся к 26 семействам и 65 родам. Впервые для Полярного Урала приводятся *Brodoa intestiniformis* (Vill.) Govard, *Pannaria praeterrimissa* Nyl. in Chyd. & Furuhj., *Parmeliella arctophila* (Th.Fr.) Malme, *Polyblastia terrestris* Th.Fr., *P. gelatinosa* (Ach.) Th.Fr., *Protoblastenia terricola* (Anzi) Lynge.

Эпигейная биота характеризуется невысоким таксономическим разнообразием. Основу этой группы составляют таксоны семейств Cladoniaceae (48 видов или 26,2% от всего видового состава) и Parmeliaceae (40 видов или 21,8%). Вместе с семействами Peltigeraceae (14 видов), Pertusariaceae (13 видов), Stereocaulaceae (8 видов), Lecanoraceae (6 видов), Pannariaceae (5 видов), Physciaceae (5 видов) они включают 76% видов. Ведущими являются 8 родов, объединяющих 49% видов. Крупнейшим по числу видов является род *Cladonia* (43 вида) (табл. 1). Более половины родов представлены одним видом, что считается признаком динамичности эпигейной лишайнобиоты.

Таблица 1. Спектр ведущих семейств эпигейных лишайников в горных тундрах при разной пастбищной нагрузке

Семейства	Следы выпаса не отмечены		Умеренный выпас		Интенсивный выпас	
	1*	2**	1	2	1	2
Cladoniaceae	37 (1)	37,8	40 (1)	23,4	31 (2)	20,5
Parmeliaceae	17 (2)	17,3	39 (2)	22,8	37 (1)	24,5
Peltigeraceae	11 (3)	11,2	14 (3)	8,2	10 (4)	6,6
Pertusariaceae	4 (4-5)	4,1	13 (4)	7,6	13 (3)	8,6
Stereocaulaceae	4 (4-5)	4,1	8 (5)	4,7	7 (5)	4,6
Lecanoraceae	2 (7-12)	2	6 (6)	3,5	6 (6)	4,0
Pannariaceae	2 (7-12)	2	5 (7-8)	2,9	4 (8-11)	2,6
Physciaceae	1 (13-22)	1	5 (7-8)	2,9	5 (7)	3,3
Bacidiaceae	1 (13-22)	1	4 (9-11)	2,3	4 (8-11)	2,6
Lecideaceae	1 (13-22)	1	4 (9-11)	2,3	4 (8-11)	2,6
Mycobilimbiaceae	1 (13-22)	1	4 (9-11)	2,3	4 (8-11)	2,6
<b>Всего видов</b>	<b>98</b>		<b>171</b>		<b>153</b>	

Примечание: \* - число видов, шт. (в скобках - ранг семейства); \*\* - доля от общего числа видов, %.

Состав и соотношение лидирующих по числу видов семейств и родов характерны для бореальных биот, хотя географическая структура лишенобиоты отличается преобладанием арктоальпийских видов со значительным участием бореальных. Экологические особенности лишенобиоты связаны с преобладанием видов, приспособленных к местообитаниям с жестким гидротермическим режимом, чаще с достаточным или избыточным увлажнением. В напочвенном покрове высока доля кустистых лишайников, видов, предпочитающих каменистые местообитания (табл. 2).

Таблица 2. Географическая, морфологическая и экологическая структура эпигейной лишенобиоты Полярного Урала в целом и при разной пастбищной нагрузке

Элементы структуры	Полярный Урал	Район интенсивного выпаса (северная часть Полярного Урала)	Район слабого выпаса (южная часть Полярного Урала)
<b>Морфологическая структура</b>			
кустистые	77 (41,2) *	66 (39,8)	64 (54,2)
листоватые	52 (27,8)	46 (27,2)	31 (26,3)
накипные	58 (31,0)	54 (32,5)	23 (19,5)
<b>Экологическая приуроченность</b>			
мезофиты	95 (50,8)	77 (46,4)	66 (55,9)
криофиты	41 (21,9)	39 (23,5)	23 (19,5)
психрофиты	35 (18,7)	33 (19,9)	21 (17,8)
ксеромезофиты	14 (7,5)	13 (7,8)	9 (7,6)
ксерофиты	2 (1,1)	2 (1,2)	0
<b>Субстратная приуроченность</b>			
почва	97 (51,9)	80 (48,2)	88 (74,6)
мхи	33 (17,6)	31 (18,7)	16 (13,6)
растительные остатки	18 (9,6)	15 (9,0)	8 (6,8)
каменистый субстрат	39 (20,9)	40 (24,1)	7 (5,9)
<b>Географическая структура</b>			
арктоальпийский	78 (41,7)*	65 (39,2)	45 (38,1)
бореальный	44 (23,5)	34 (20,5)	32 (27,1)
гипоарктомонтанный	29 (15,5)	25 (15,1)	20 (16,9)
полizonальный	29 (15,5)	27 (16,3)	18 (15,3)
арктический	3 (1,6)	3 (1,8)	1 (0,8)
арктобореальный	4 (2,1)	2 (1,2)	3 (2,5)

Примечание: \* - число видов, шт. (в скобках - доля от общего числа видов, %).

Выпас северных оленей до определенного уровня интенсивности увеличивает видовое и ценоотическое разнообразие эпигейных лишайников в ходе пастбищной трансформации, что отмечалось и другими исследователями (Пристяж-

нюк, 1998; Ahti, Oksanen, 1990). Вне воздействия выпаса на Полярном Урале выявлено 98 видов напочвенных лишайников, в сообществах со следами пастбищной трансформации обнаружен 171 вид. Высокое видовое разнообразие лишайников сохраняется, в том числе, и на стадии полного нарушения лишайникового покрова — в таких сообществах отмечено 153 таксона. Следует отметить, что речь идет не о новых видах для территории, а о появлении в эпигейных группировках видов, которые ранее были характерны для эпилитных или эпифитных субстратов. Увеличение видового богатства связано с активизацией под влиянием выпаса динамики субстрата и со структурными перестройками в пределах лишайниковых группировок (угнетением доминантов лишайниковых синузий, дроблением монотонного лишайникового покрова на фрагменты с разным соотношением компонентов).

Таксономический анализ показал сохранение, при увеличении пастбищной нагрузки, ведущего положения пяти первых семейств в том же порядке — Cladoniaceae, Parmeliaceae, Peltigeraceae, Pertusariaceae, Stereocaulaceae. Отмечено значительное увеличение числа представителей семейств Parmeliaceae и Pertusariaceae. Увеличение видового разнообразия на пастбищных территориях происходит в большей мере за счет увеличения числа видов в исходных родах (на 68%), чем за счет появления новых (см. табл. 1). Отмечено появление представителей 6 семейств и 24 родов.

На пастбищах, по сравнению с территориями, не подверженными пастбищным нагрузкам, увеличивается разнообразие и усиливается ценотическая позиция листоватых и накипных видов преимущественно арктоальпийского распространения, тяготеющих к эпилитным (до 7 раз) или эпифитным местообитаниям. Увеличение числа накипных лишайников на пастбищах обусловлено появлением видов, поселяющихся на отмерших в результате интенсивного выбивания мхов. Другие виды и листоватые лишайники появляются в сообществах на каменистых почвах при увеличении площади пятен голого грунта. Число листоватых видов возрастает в 2 раза, а накипных лишайников — в 3 раза. При интенсивных пастбищных нагрузках отмечается сокращение числа видов с бореальным распространением, прежде всего листоватых крупнолопастных и кустисторазветвленных форм. Экологическая структура лишайнобиоты отличается устойчивостью в градиенте нагрузки: ведущей по числу является группа мезофитов (см. табл. 2). Лишь на стадиях значительного нарушения лишайникового покрова выявлено возрастание роли криофитов и психрофитов — видов, тяготеющих к условиям жесточенного гидротермического режима.

Реакция лишайников в градиенте пастбищных нагрузок проявляется, прежде всего, в изменении фитоценотического статуса видов, что определяется изменением с усилением нагрузки их встречаемости и роли в сообще-

стве. Лишайники отчетливо дифференцируются по степени чувствительности к выпасу (табл. 3). Выделено 5 категорий видов. *Неустойчивые виды* исчезают из сообществ с появлением фактора воздействия, резко сокращают обилие, снижают класс встречаемости, чаще всего вообще не встречаются в сообществах под воздействием выпаса, но в его отсутствие могут быть доминантами в сообществах. *Чувствительные виды* резко снижают свой ценотический статус уже при небольших нагрузках, что выражается в значительном снижении обилия, при этом их встречаемость на территории пастбищ может оставаться высокой. *Индифферентные виды* слабо реагируют на увеличение нагрузок, сохраняют свой фитоценотический статус в сообществах на том же уровне, что и вне выпаса. *Устойчивые виды* повышают свой ценотический статус за счет увеличения встречаемости в сообществах при относительно стабильном или пониженном обилии в условиях умеренного выпаса. *Положительно реагирующие на выпас виды* отличаются увеличением в градиенте пастбищных нагрузок обилия и повышения ценотической роли вплоть до доминирования.

Таблица 3. Примеры изменения фитоценотического статуса лишайников под воздействием выпаса

Виды	Вне выпаса		В условиях выпаса		Чувствительность к выпасу
	1*	2**	1	2	
<i>Cladina stellaris</i>	50	доминант	15	редкий	неустойчивый
<i>Cladina arbuscula</i>	79	доминант	82	сопутствующий	чувствительный
<i>Peltigera malacea</i>	16	сопутствующий	18	сопутствующий	индифферентный
<i>Cetraria nigricans</i>	24	сопутствующий	62	содоминант	устойчивый
<i>Pannaria pezizoides</i>	8	редкий	29,5	константный	устойчивый
<i>Melanelia commixta</i>	0	-	19,4	константный	положительно реагирующий
<i>Ochrolechia upsaliensis</i>	0	-	30,3	доминант	положительно реагирующий

Примечание: \* - встречаемость (% пробных площадей, где вид регистрируется, от общего их числа); \*\* - статус в сообществе.

Чувствительность лишайников выражается и в уменьшении роли в структуре лишеносинузий. В градиенте пастбищных нагрузок отмечается сокращение покрытия лишайников, уменьшение высоты и плотности лишайникового

покрова, что приводит к снижению запасов лишайниковых кормов. Лишайниковый покров разбивается на участки с разным видовым составом, соотношением видов, покрытием (табл. 4). Покрытие лишайников рода *Cladina* в среднем сокращается с 50–30% до 1–5% и менее. В местах сильного сбоя покрытие накипных лишайников (*Brodoa intestiniformis*, *Lecidea lapicida*, *Ochrolechia androgina*, *O. inaequatula*, *O. upsaliensis*, *Pertusaria glomerata* и др.) может достигать до 40%, в среднем составляя 10–15%. Однако чаще всего, покрытие каждого из них в отдельности незначительно.

Таблица 4. Изменение покрытия и структуры лишайносинузий под воздействием выпаса на примере некоторых типов тундровых сообществ

Внутрисинузальное покрытие и покрытие групп видов	Покрытие, %		
	Вне выпаса	Умеренный выпас	Интенсивный выпас
<b>Лишайниковая тундра</b>			
Внутрисинузальное покрытие	90	60	-
<i>Cladina</i>	70	30	-
<i>Cladonia</i>	10	10	-
<i>Cetraria</i>	10	20	-
<b>Лишайниково-моховая тундра</b>			
Внутрисинузальное покрытие	50	50	30
<i>Cladina</i>	21	10	<1
<i>Cladonia</i>	12	9	2
<i>Sphaerophorus</i>	14	24	7
Накипные	3	7	23
<b>Пятнистые кустарничково-мохово-лишайниковая тундра</b>			
Внутрисинузальное покрытие	40	40	20
<i>Cladina</i>	13	4	<1
<i>Cladonia</i>	3	3	<1
<i>Sphaerophorus</i>	25	19	7
Накипные	2	4	12
Остальные	2	10	<1
<b>Ериковая кустарничково-лишайниково-моховая тундра</b>			
Внутрисинузальное покрытие	50	37	5-10
<i>Cladina</i>	43	21	<1
<i>Cladonia</i>	3	5	3
<i>Cetraria</i>	1	3	2
<i>Stereocaulon</i>	1	10	7

Высота лишайниковой дернины сокращается прямо пропорционально увеличению нагрузки. В среднем, различия по толщине дернины на участках вне выпаса и на территориях с высокими пастбищными нагрузками различаются в 5–6 раз. Особенно значительное уменьшение размеров отмечено в каменистых и лишайниковых горных тундрах. В наименьшей степени они изменяются в ку-

старниковых горных тундрах, где степень повреждения лишайников сокращают кустарники, моховой покров и относительно мощный слой почвы (табл. 5).

Таблица 5. Изменение высоты лишайников под воздействием выпаса и среднего возраста представителей рода *Cladina*

Типы тундр	Стадии трансформации *	<i>Cladina arbuscula</i>		Высота лишайникового покрова, см
		высота, см	возраст, лет	
Лишайниковая тундра	I	6,4±0,3	9,6±0,4	7,5
	II	4,9±0,1	5,3±0,2	4,7
	III	0,5±0,8	-	1,0 (труха)
Лишайниково-моховая	I	5,7±1,4	7,6±0,4	5,2
	II	2,9±0,3	4,2±0,5	3,4
	III	1,3±0,4	3,7±0,6	1,5-2 (труха)
Пятнистая кустарничково-мохово-лишайниковая	I	4,1±0,3	5,6±0,4	4,8
	II	2,6±0,7	4,8±0,3	3,2
	III	0,5±0,3	1,8±0,4	1,0
Ерник кустарничково-лишайниково-моховой	I	6,2±0,7	7,4±0,5	7,4
	II	4,0±0,4	5,2±1,1	4,6
	III	1,3±0,2	2,4±0,5	2,5

Примечание: I - вне выпаса; II - умеренный выпас; III - интенсивный выпас.

Сравнение наших данных с данными 30-х годов XX в. (Андреев и др., 1935; Игошина, 1937) демонстрируют значительное сокращение общих запасов лишайников. Территория Полярного Урала характеризовалась как обладающая значительным запасом лишайниковых кормов. Изменение запаса массы, демонстрирующее изменение фитоценотической роли некоторых видов лишайников, показано в таблице 6. В среднем, при переходе к следующей стадии трансформации растительного покрова запасы лишайников уменьшаются в 2–2,5 раза. В целом это сокращение составит 5–7 раз. Снижение запасов лишайников сопровождается значительными изменениями их структуры, сходными для сообществ лишайниковых, кустарничковых, кустарниковых тундр и для различных вариантов каменистых и пятнистых тундр. Значительное количество полезной в кормовом отношении биомассы переводится в мортмассу. Изменение видового состава приводит к изменению структуры массы лишайников, что сопровождается исчезновением ценных кормовых видов и усилением позиций видов, менее ценных в кормовом отношении.

В результате интенсивной эксплуатации пастбищ на Полярном Урале и в его предгорьях значительно снизились общие запасы лишайниковых кормов, на значительной части территории запасы утрачены. Считается, что вытеснение лишайников из растительных сообществ сопровождается отравляванием тундр и ростом их продуктивности (Андреев, 1972, 1975; Полежаев, 1980;

Таблица 6. Запас массы некоторых видов лишайников в лишайниковых и кустарничково-лишайниковых тундрах, г/м<sup>2</sup>

Виды лишайников	30-е годы XX в. (средние запасы) *	2000-2003 гг.		
		вне выпаса	умеренный выпас	интенсивный выпас
<i>Cladina stellaris</i>	100-600	400-800	<200	-
<i>C. arbuscula</i>	100	100-370	30-70	<10
<i>C. rangiferina</i>	100-300	150-240	50-110	<10
<i>Cladonia uncialis</i>	<100	30-50	10-160	1-15
<i>C. amaurocraea</i>	<100	10-40	10-20	1-10
<i>Flavocetraria nivalis</i>	10-100	<30	<30	<20
<i>F. cucullata</i>	10-100	<10	<10	<10
<i>Cetraria delisei</i>	50	<70	<20	1-5
<i>Stereocaulon</i>	<50	10-70	<30	10-30
<i>Alectoria ochroleuca</i>	100-600	до 100	<10	<5
Общий запас	400-1000	800	260-490	90-192

Примечание: \* - данные К.Н. Игошиной (1937).

Oksanen, 1978; Zimov et al., 1995). Но на Полярном Урале не наблюдается увеличения запасов зеленых кормов, в целом кормовая база оскудела (Морозова, 2002), поэтому экологические последствия выпаса состоят в падении продуктивности экосистем. Не реализуется даже тот скудный производственный потенциал территории, который обеспечивается комплексом условий подзоны субарктических тундр.

Влияние выпаса оленей на лишайниковый компонент растительного покрова выражается в сокращении площадей, занимаемых сообществами с доминированием лишайников. По данным К.Н. Игошиной (Андреев и др., 1935) на сообщества, где лишайники являются доминантами, приходится 42% территории, при этом на лишайниковые тундры — до 8%. В местах с особенно высокой пастбищной нагрузкой и на прогонных путях лишайниковые тундры в обычном понимании — как сомкнутые покровы кустистых лишайников — практически уничтожены. В настоящее время, они встречаются фрагментарно лишь в поясе холодных гольцовых пустынь. Особенно чувствительны к выпасу лишайниковые, кустарничково-лишайниковые и каменистые тундры, что определяется доминированием в структуре этих сообществ наиболее чувствительных к выпасу видов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Влияние выпаса оленей на лишайниковый компонент растительности выражается в сокращении площадей, занимаемых сообществами с доминированием лишайников, приводит к перестройке состава и структуры лишайниковых групп-

пировок в сообществах, а также к глубокой трансформации видового состава лишенобиоты эпигейных группировок. Выпас до определенного уровня увеличивает разнообразие лишайников в градиенте пастбищных нагрузок. На стадии полного нарушения лишайникового покрова резкого снижения числа видов не происходит. Видовое разнообразие эпигейных сообществ лишайников на пастбищных территориях увеличивается за счет появления видов, характерных для эпилитных или эпифитных группировок. Главным образом, это листоватые и накипные формы, проявляющие устойчивость к вытаптыванию.

Чувствительность лишайников в градиенте пастбищных нагрузок проявляется, прежде всего, в снижении фитоценологического статуса, во-вторых, в уменьшении роли в структуре лишеносинузий: сокращается покрытие лишайников, уменьшается высота и плотность лишайникового покрова, что приводит к снижению запасов лишайниковых кормов. Изменение видового состава приводит к изменению структуры запасов лишайников — исчезновению ценных кормовых видов, проникновению менее ценных в кормовом отношении.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 02–05–64863, 02–05–65148) и гранта Президиума УрО РАН для молодых ученых (2003 г.).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андреев В.Н. Изучение антропогенных воздействий на растительность тундры и лесотундры в связи с общим направлением развития тундрового биота // Почвы и растительность мерзлотных районов. Магадан, 1973. С. 173–179.
- Андреев В.Н. Современная динамика тундровых экосистем // Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л., 1975. 176 с.
- Андреев В.Н., Игошина К.Н., Лесков А.И. Олени пастбища и растительный покров Полярного Приуралья // Сов. оленеводство. 1935. № 5. С. 171–406.
- Воронов А.Г. Влияние животного населения на растительные сообщества // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 451–500.
- Игошина К.Н. Пастбищные корма и кормовые сезоны в оленеводстве Приуралья // Сов. оленеводство. 1937. № 10. С. 125–195.
- Карпов Н.С. Влияние выпаса северных оленей на растительность пастбищ субарктических тундр Якутии. Якутск, 1991. 116 с.
- Крючков В.В. Север на грани тысячелетий. М., 1987. 268 с.
- Магомедова М.А. Мониторинг состояния растительного покрова на оленьих пастбищах // Проблемы регионального природопользования. Вып. 3: Региональный мониторинг. 1994. С. 76–80.
- Морозова Л.М. Кормовые ресурсы пастбищ Горно-Хадатинского заказника // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург, 2002. С. 93–96.
- Одум Ю. Экология: в 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.
- Полежаев А.Н. Изменения растительности на пастбищах Чукотки под влиянием выпаса // Экология. 1980. № 5. С. 5–13.

- Присяжнюк С.А. Лишайники южных субарктических тундр Ямала и перевыпас // Сибирский экол. ж. 1998. № 2. С. 197–200.
- Щелкунова Р.П. Закономерности распределения кормовых запасов на Таймыре // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VII симп. Петрозаводск, 1976. С. 257–258.
- Южаков А.А., Мухачев А.Д. Этническое оленеводство Западной Сибири: ненецкий тип. Новосибирск, 2001. 112 с.
- Ahti T., Oksanen J. Epigeic lichens of taiga and tundra regions // Vegetatio. 1990. V. 86. P. 39–70.
- Oksanen L. Lichen grounds of Finnmarksvidda, northern Norway, in relation to summer and winter grazing by reindeer // Kevo Subarctic Stat. Rep. 1978. V. 14. P. 64–71.
- Oksanen L., Oksanen T. Natural grazing as a factor shaping out barren landscapes // J. Arid. Envir. 1989. V. 17. P. 219–233.
- Olofsson J., Stark S., Oksanen L. Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra // Oikos. 2004. V. 105. P. 386–396.
- Pegau R.E. Effect of reindeer trampling and grazing on lichens // J. of Range Management. 1970. V. 23. № 2. P. 95–97.
- Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko F.S., Chapin III F.S., Reynolds J.F., Chapin M.C. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene // The American Naturalist. 1995. V. 146. P. 765–794.

## АРЕАЛ КОСУЛИ НА УРАЛЕ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЯХ В ГОЛОЦЕНЕ

---

**Д.А. Явшева**

*Уральский госуниверситет, г. Екатеринбург*

Цель исследования — определить ареал косули и его динамику в голоцене на Урале и прилегающих территориях.

Проанализированы фаунистические списки крупных млекопитающих из 162 голоценовых местонахождений с территории Урала, западной части Западно-Сибирской равнины и восточной части Восточно-Европейской равнины (рисунок). Работа выполнена на основе базы данных о голоценовых местонахождениях крупных млекопитающих Зоомузея ИЭРиЖ УрО РАН и литературных данных (Смирнов, 1975; Петренко, 1984). Все местонахождения являются археологическими памятниками, и их датирование проведено по археологическим материалам.

Первые находки костей косули в регионе отмечены в раннеголоценовом местонахождении Баринка 1 (57°06' с.ш., 51°30' в.д., возраст около 8500 лет назад). В среднем и позднем голоцене ареал косули занимал территорию лесостепной, юга лесной и севера степной зоны Поволжья, Урала и Западной Сибири. Изученный материал указывает на относительно постоянный ареал косули в ре-