

УДК 591.531.1+599.735+574.44

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ КОПЫТНЫХ

© 2011 г. И. С. Шереметьев\*, Ю. Н. Журавлев\*, Н. С. Корытин\*\*, В. Н. Большаков\*\*

\*Биолого-почвенный институт ДВО РАН

690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

E-mail: sheremetyev@ibss.dvo.ru

\*\*Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: nsk@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 01.06.2011 г.

В работе обобщены результаты многолетних исследований факторов, влияющих на структуру сообществ копытных юга Дальнего Востока и Среднего Урала. В сообществах юга Дальнего Востока влияние этих факторов в значительной степени осложнено межвидовыми отношениями копытных. На Среднем Урале роль межвидовых отношений не очевидна, а территориальное распределение копытных в значительной мере связано с антропогенной трансформацией местообитаний.

*Ключевые слова:* травоядные, соперничество, кормовые растения, сообщество, антропогенное воздействие.

Исследования биоразнообразия, вышедшие за рамки оценок степени разнообразия, обычно адресованы структуре сообществ, параметры которой часто описываются распределением видов по обилию (Гиляров, 2007; Adler et al., 2007; McGill et al., 2007). Как правило, основное внимание сосредоточено на сообществах одного трофического уровня, более того, на видах, совместно использующих ресурсы и в случае ограниченности последних соперничающих за них (Root, 1967; Chesson, 2000).

Сообщества парнокопытных являются удобным объектом исследования в этой области (Putman, 1996). Рассматривая распределение видов по обилию в любом сообществе травоядных, казалось бы, нетрудно составить список влияющих на него основных факторов. Для сообществ копытных – это корм, климат, свободное от хищника и человека пространство и, возможно, некоторые другие. Однако когда работа со списком выходит за теоретические рамки, проблемы возникают уже на стадии ранжирования факторов по важности. Определить механизм их влияния на структуру сообщества не просто, а прогноз потенциального соотношения по обилию сложен и требует громоздких исследований (Clark, 2010).

Взаимоотношения внутри сообщества протекают на фоне активной антропогенной трансформации местообитаний и прямого преследования человеком большинства видов копытных, соответственно каждое сообщество находится под одновременным влиянием внутренних конкурентных отношений и названных выше факторов.

Можно предположить, что на локальном уровне в сообществах копытных будут ярче проявляться конкурентные отношения, а на региональном уровне более заметными будут факторы антропогенной трансформации местообитаний, сходным образом влияющие в разных местообитаниях.

В настоящей работе представлены результаты исследования влияния различных факторов на структуру сообществ копытных в экосистемах юга Дальнего Востока и Среднего Урала.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа основана на сопоставлении данных по пространственному распределению копытных с изменением величины исследованных факторов. Влияние трофического фактора изучено путем сопоставления геоботанических описаний кормовой растительности местообитаний с диетами видов копытных (Шереметьев, Прокопенко, 2006; Шереметьев, 2009), включая оценки биомассы и числа видов растений. При определении степени антропогенной трансформации местообитаний использованы сведения по экспликации угодий в административных образованиях Свердловской области. Оценка бета-разнообразия местообитаний получена путем подсчета числа выделов на единицу площади лесорастительных карт (Корытин, Погорин, 2002; Корытин и др. 2003).

Для оценки плотности населения копытных на Среднем Урале использовали официальные сведения зимнего маршрутного учета численности за по-

следние 30 лет. На Дальнем Востоке данные о распределении копытных по обилию получены методами площадного и маршрутного учетов (Дунишенко, 2000). Кроме того, использованы обширные материалы Дальневосточного филиала ВНИИОЗ (г. Хабаровск). Обилие копытных выражали как в виде абсолютных, так и относительных величин.

На юге Дальнего Востока, где общее число видов копытных больше (7 – лось, косуля, пятнистый олень, благородный олень, кабан, кабарга, горал), анализировали преимущественно зависимость структуры сообществ копытных от трофических факторов. На Среднем Урале, где число видов копытных меньше (4 – лось, косуля, кабан, северный олень), анализировали преимущественно воздействие антропогенных факторов.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение взаимоотношений в системе “растительность – копытные” на Дальнем Востоке позволило выявить ряд зависимостей структуры сообществ копытных от состава, биомассы и других характеристик растительных ассоциаций.

Обилие копытных в пересчете на количество потребляемой ими фитомассы положительно коррелирует с видовым разнообразием кормовых растений в местообитаниях ( $r = 0.47-0.58$  при  $p = 0.001$ ). Виды, отличающиеся большой потребностью в корме, предпочитают местообитания с большим видовым разнообразием. К ним относятся кабарга и пятнистый олень. По расчетам, при средней современной плотности популяций большинство видов копытных не испытывает дефицита корма в своих местообитаниях, а при максимальной за последние полвека, известной из литературы, должно было испытывать. Поэтому, по крайней мере для вековой динамики численности копытных, трофический фактор имеет бесспорное значение (Шереметьев, Прокопенко, 2005).

Структура сообществ копытных в различной мере детерминирована структурой кормовой растительности (до  $r = 0.95$  при  $p = 0.001$ ). Чем больше потребляемая доля кормовых ресурсов, тем сильнее эта связь. Успех в межвидовом соперничестве зависит не только от адаптивных преимуществ потребителей, но и от кормовых льгот, которые обеспечены для этих видов растительностью местообитаний, а именно: чем больше кормовых растений включено в диету потребителя, тем больше его обилие в определенном местообитании (Шереметьев, 2009).

За прошедшее столетие в сообществах копытных на юге Дальнего Востока не произошло существенных структурных преобразований: ни один вид не доведен до почти полного уничтожения и, наоборот, ни один не совершил масштабных расселений. Тем не менее значительные изменения в соотноше-

нии видов по обилию имеются. В последние десятилетия на ряде участков юга Дальнего Востока значительно увеличилась плотность популяций пятнистого оленя; и он начал расселяться в основном в масштабах административных районов Приморского края, хотя имеются сообщения о его появлении и на юге Хабаровского края (Дунишенко, 2000). Это совпало с уменьшением плотности популяций благородного оленя и косули, особенно в общих местообитаниях, т.е. можно говорить о некоторой последовательности в смене доминантов сообществ. В тех сообществах копытных, которые хронологически могут считаться исходными, виды не соперничают, во всяком случае не вытесняют соперников, так как не имеют ни существенных кормовых льгот, ни адаптивных преимуществ. В новообразованных сообществах некоторые виды способны к доминированию и даже вытеснению остальных копытных, используя свои адаптивные преимущества сильнее, чем льготы, предоставляемые растительностью. Дефицит кормового ресурса и соперничество в сообществах потребителей могут быть показателями происходящей смены сообществ или, по крайней мере, новизны гильдий.

Конкурентные отношения в сообществах происходят на фоне значительного влияния факторов, трансформирующих местообитания, наиболее мощными из которых, вероятно, являются антропогенные. Изменение видового разнообразия кормовых растений в результате антропогенной трансформации растительности способствует изменению структуры сообществ копытных, что может быть продемонстрировано на примере смены ранжирования видов копытных по видовому разнообразию их кормовых растений. На рис. 1 видно, как в ходе рубок в кедрово-широколиственных лесах и соответствующих им флористических смен пятнистый олень приобретает значительные преимущества по сравнению с косулей и благородным оленем. При антропогенной трансформации местообитаний увеличивается число видов растений в диетах некоторых видов копытных. В результате эти потребители становятся более успешными соперниками, т.е. их обилие увеличивается, тогда как обилие других видов уменьшается.

На Среднем Урале интенсификация рубок леса способствовала увеличению численности лося и сокращению численности северного оленя – из-за вырубki одной из промежуточных стадий обитания боров-беломошников (Сыроечковский, 1986; Большаков и др., 2009).

На восточном макросклоне Среднего Урала и прилегающих равнинах лось образует пять группировок с различным уровнем плотности и характером динамики численности (Погодин, 1996). Их границы на 80% совпадают с границами лесорастительных округов и провинций по Б.П. Колесникову (1973). Следовательно, подзональные особенности

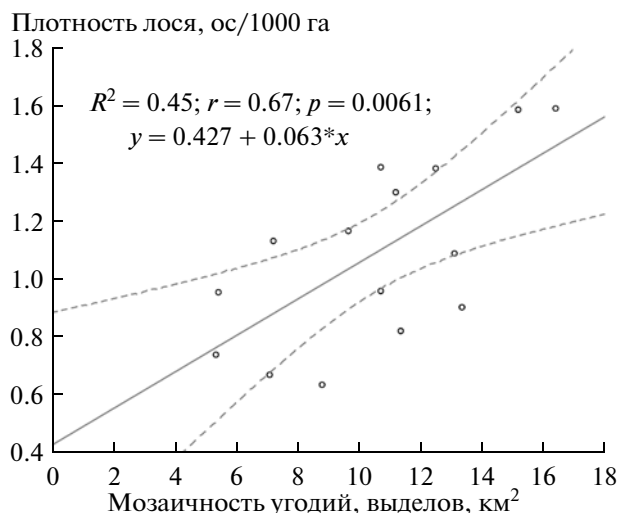


**Рис. 1.** Смена преимуществ по числу видов растений умеренного кормового значения в ходе антропогенной трансформации местообитаний трех видов копытных в кедрово-широколиственных лесах юга Дальнего Востока:

Контроль — ненарушенные кедровники; 1–3 стадии: 1 — выборочные рубки, 2 — леса без главных лесобразующих пород, 3 — травянисто-кустарниковые фитоценозы на месте кедровников.

растительности в некоторой степени определяют сходство динамики численности лося внутри группировок и различия между ними. Рост численности лося с конца 1940-х годов связан с увеличением лесосеки ( $r = 0.6$ ;  $p < 0.01$ ) и соответственно с увеличением запасов основных зимних кормов в молодняках на вырубках. Однако современное пространственное распределение лося не зависит от доли молодняков в структуре растительности (9% объясненной дисперсии изменения средней плотности лося в зависимости от доли молодняков в административном районе). Современная плотность популяций намного меньше рассчитанной нами емкости местообитаний по кормовому фактору. Это позволяет считать незначительным влияние запасов кормов на пространственное распределение лося (Большаков и др., 2009).

На севере Свердловской области при сравнительно низкой степени антропогенной трансформации местообитаний лось реагирует на степень мозаичности лесных угодий (формирующаяся в основном благодаря рубкам леса): чем она больше,



**Рис. 2.** Зависимость изменения плотности населения лося от мозаичности угодий на севере Свердловской области.

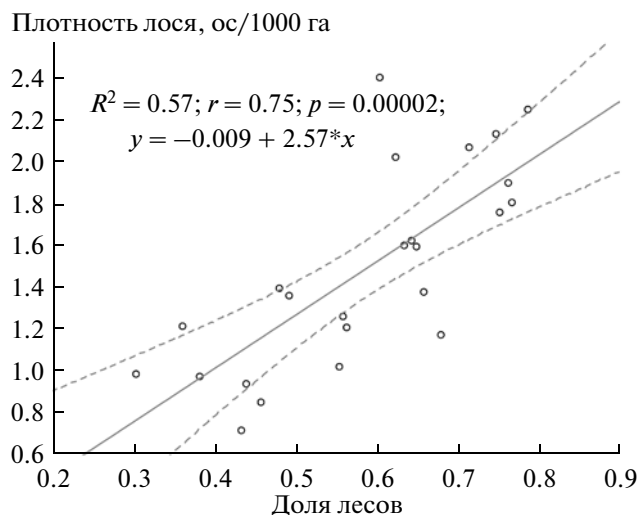
тем больше плотность населения лося (рис. 2). Пространственное размещение лося не зависит от доли сельхозугодий, которая здесь в среднем относительно низкая.

На юге области, при более высокой плотности популяций лося в южной тайге и сравнительно большей трансформации угодий, запасы на единицу площади изменяются прямо пропорционально доле лесопокрытой площади (рис. 3) и обратно пропорционально доле сельхозугодий ( $R^2 = 0.64$ ;  $r = -0.8$ ;  $p = 0.000005$ ), а связь с мозаичностью исчезает.

Группировки двух других видов копытных, кабан и косуля, находятся под еще более значительным воздействием антропогенной трансформации местообитаний. На севере области, в подзоне средней тайги, эти виды обитают только там, где достаточно хорошо представлены сельскохозяйственные угодья (рис. 4, 5) и выше мозаичность лесных угодий (кабан —  $R^2 = 0.29$ ;  $r = 0.54$ ;  $p = 0.037$ ; косуля —  $r = 0.55$ ;  $p = 0.035$ ). На юге, в подзонах южной тайги и предлесостепных сосново-березовых лесов, плотность их популяций также в значительной степени зависит от доли агроландшафтов (кабан —  $R^2 = 0.45$ ;  $r = 0.67$ ;  $p = 0.0006$ ; косуля —  $R^2 = 0.52$ ;  $r = 0.72$ ;  $p = 0.00007$ ).

Плотность населения косули максимальна в районах, где доля сельхозугодий превышает 50%. Косуля и кабан активно используют большие кормовые запасы на сельскохозяйственных полях. Лось здесь кормится реже и предпочитает местообитания с небольшой долей полей.

Сообщества копытных на Среднем Урале за последнее столетие значительно изменились. В конце XIX в. здесь обитали северный олень, лось, косуля, благородный олень (Кириков, 1966; Сабанеев,

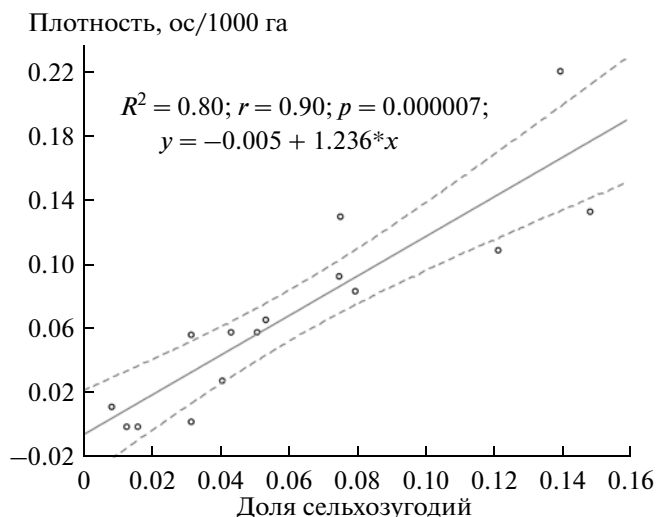


**Рис. 3.** Зависимость изменения плотности населения лося от доли лесопокрытой площади в административных районах южной половины Свердловской области.

1988) — виды перечислены в порядке убывания плотности населения и размеров ареала. Северный олень обитал в северной, средней, южной тайге и в горных лесах до южной оконечности Урала. Косуля и благородный олень обитали на ограниченной территории. К началу XX в. благородный олень исчез полностью, во второй половине XX в. произошла существенная редукция ареала северного оленя, совпавшая по времени с аналогичным процессом на европейской части его ареала. В настоящее время северный олень обитает отдельными небольшими очагами в малонаселенных горных местностях, в северной тайге и северной части средней тайги. Факторами исчезновения благородного оленя и сокращения численности северного оленя признаются охота и антропогенная трансформация местообитаний.

Лось и косуля, наоборот, в течение XX в. расширили свой ареал, заняв подзону предлесостепных сосново-березовых лесов и северную лесостепь. В 1970-х—1980-х годах на Среднем Урале был интродуцирован кабан. Интродукция совпала по времени с расширением ареала вида в европейской части России. Восточный макросклон Среднего Урала кабан частично заселил самостоятельно.

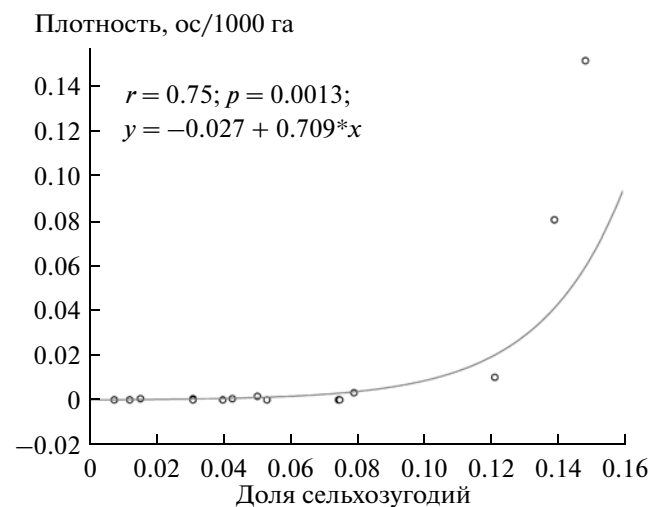
Современный перечень копытных в таком же порядке убывания по плотности населения и занимаемой территории будет следующим: лось, косуля, кабан, северный олень. Таким образом, изменения плотности населения и распространения копытных за прошедшее столетие достаточно хорошо объясняются непосредственным истреблением как в случае с благородным оленем, или расширением площадей антропогенных ландшафтов. Тем не менее последнее выражается не только в увеличении сте-



**Рис. 4.** Зависимость плотности населения кабана от доли сельхозугодий на севере Свердловской области.

пени мозаичности местообитаний, но может быть связано и со сменой структуры пастбищ, обеспечивающих теперь больше преимуществ новым доминантам.

Подобную смену структуры растительного пастбища, объясняющую изменения в структуре сообществ копытных, можно наблюдать в ходе антропогенных преобразований растительности юга Дальнего Востока (см. рис. 1). Результаты исследования позволяют говорить о существенном влиянии трофического фактора на обилие и пространственное распределение видов копытных при незначительном воздействии антропогенного фактора по сравнению со Средним Уралом, где сообщества копытных в последние 100—150 лет изменялись так же ин-



**Рис. 5.** Зависимость изменения плотности населения косули от доли сельхозугодий на севере области.

тенсивно, как на Дальнем Востоке с началом голоцена (Матюшкин, 1972; Оводов, 1977). На Дальнем Востоке за тот же период не истреблен полностью ни один вид копытных. Существенно не изменились на региональном уровне и границы ареалов. Вероятно, степень антропогенной трансформации местообитаний на Дальнем Востоке ниже, чем на Среднем Урале, о чем можно судить по средней плотности населения человека, которая в Приморском крае практически вдвое меньше, чем в Свердловской области.

Соотношение видов копытных по обилию на Дальнем Востоке в значительной мере может быть объяснено и соответственно спрогнозировано на основании соотношения их кормовых растений в местообитаниях. Это позволяет предполагать наличие определенного влияния межвидового соперничества за кормовые ресурсы, наиболее заметным результатом которого являются одновидовые сообщества копытных. Влияние истребления как одного из антропогенных факторов на структуру сообществ копытных велико только в масштабе административных районов. Воздействие антропогенных смен растительности демонстрирует в динамике те же закономерности, что выяснены при изучении связи соотношения копытных по обилию с соотношением их кормовых растений в ненарушенных местообитаниях.

Авторы выражают искреннюю признательность Е.А. Пименовой, В.П. Верховлат и С.В. Прокопенко за помощь в сборе геоботанического материала, Н.И. Маркову и Н.Л. Погодину — за помощь в сборе и подготовке материала по численности и распространению копытных.

Работа выполнена при поддержке Дальневосточного и Уральского отделений РАН (гранты № 06-П-УО-06-010 и 09-С-4-1003), а также Президиума РАН (грант № 09-И-ОБН-05).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н., Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л.* Копытные (Mammalia, Artiodactyla) на Среднем Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 160 с.
- Гиляров А.М.* От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // *Природа*. 2007. № 11. С. 29–37.
- Дунищенко Ю.М.* Ловцам охотничьей удачи. Хабаровск: ВНИИОЗ, 2000. 192 с.
- Кириков С.В.* Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 346 с.
- Колесников Б.П.* Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: Изд. УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.
- Корытин Н.С., Погодин Н.Л.* Пространственное размещение лося в Свердловской области и факторы, его определяющие // *Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства: Мат-лы междунауч.-практич. конф., посвященной 80-летию ВНИИОЗ*. Киров, 2002. С. 276–278.
- Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л.* Мозаичность угодий как фактор, определяющий уровень плотности населения копытных // *Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Мат-лы III междунауч. симпозиума*. Петрозаводск, 2003. С. 119–122.
- Матюшкин Е.Н.* “Смешанность” териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах среднего Сихоте-Алиня // *Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие)*. М.: Изд-во МГУ, 1972. С. 86–144.
- Оводов Н.Д.* Позднеантропогенная фауна млекопитающих (Mammalia) юга Уссурийского края // *Фауна и систематика позвоночных Сибири*. Новосибирск: Наука, 1977. С. 157–177.
- Погодин Н.Л.* Оценка степени сходства динамики численности лося в различных районах Свердловской области // *Проблемы общей и прикладной экологии*. Екатеринбург, 1996. С. 173–183.
- Сабанеев Л.П.* Охотничьи звери / Сост. Е.А. Калганов. М.: Физкультура и спорт, 1988. 480 с.
- Сыроечковский Е.Е.* Северный олень. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Шереметьев И.С.* Влияние количественных параметров кормовой растительности на структуру гильдий жвачных // *Экология*. 2009. № 5. С. 356–362.
- Шереметьев И.С., Прокопенко С.В.* Общий анализ лесной растительности южной части Дальнего Востока в аспекте питания диких жвачных (Artiodactyla, Ruminantia) // *Экология*. 2006. № 4. С. 243–251.
- Adler P.B., HilleRisLambers J., Levine J.M.* A niche for neutrality // *Ecol. Let.* 2007. V. 10. № 2. P. 95–104.
- Chesson P.* Mechanisms of maintenance of species diversity // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2000. V. 31. P. 343–366.
- Clark J.S.* Individuals and the variation needed for high species diversity in forest trees // *Science*. 2010. V. 327. P. 1129–1132.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S.* et al. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecol. Let.* 2007. V. 10. № 10. P. 995–1015.
- Putman R.* Competition and resources partitioning in temperate ungulate assemblages. London Staines BW; Welch: Chapman & Hall, 1996. 131 p.
- Root R.B.* The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // *Ecol. Monogr.* 1967. V. 37. P. 317–350.