

## ВЛИЯНИЕ РОЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАБАНА *SUS SCROFA* НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2020 Панкова Н.Л.<sup>а,\*</sup>, Марков Н.И.<sup>б,\*\*</sup>, Васина А.Л.<sup>с,\*\*\*</sup>

<sup>а</sup>Окский государственный природный биосферный заповедник,  
Рязанская обл., п. Брыкин Бор 391072, Россия;

<sup>б</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург 620144, Россия;

<sup>с</sup>Государственный природный заповедник «Малая Сосьва» им. В.В. Раевского,  
Ханты-Мансийский автономный округ – Югра, г. Советский 628242, Россия;  
e-mail: \*n.l.pankova@mail.ru; \*\*nimarkov@mail.ru; \*\*\*msosva@gmail.com

Поступила в редакцию 27.08.2019. После доработки 07.08.2020. Принята к публикации 20.08.2020

Кабан – «экологический инженер», который в ходе своей кормодобывающей деятельности может оказывать существенное влияние на структуру и состав растительных сообществ. Цель данного исследования – анализ восстановления растительного покрова на пороях кабана в недавно заселённых видом районах севера Западной Сибири по сравнению с другими частями его ареала. Сбор данных проводили в четырёх типах растительных сообществ, характерных для подзоны средней тайги Западной Сибири. Роющая деятельность кабана в лесных сообществах средней тайги Западной Сибири приводила к снижению проективного покрытия и флористического богатства травянисто-кустарничкового и мохово-лишайниковых ярусов. Заращение пороев происходило исключительно за счёт видов, типичных для данного сообщества. В отличие от большинства других частей ареала кабана, в районе исследований не наблюдалось увеличение флористического видового богатства за счёт видов-эксплерентов. Вероятно, это связано с флористической бедностью изучаемых северных растительных сообществ.

**Ключевые слова:** кабан, *Sus scrofa*, Западная Сибирь, расширение ареала, растительные сообщества, роющая деятельность.

### Введение

Некоторые биологические виды в процессе жизнедеятельности способны изменять, создавать и поддерживать созданные ими местообитания [Jones et al., 1994]. К таким видам-эдификаторам относится кабан *Sus scrofa* L., 1758, трофическая активность которого является мощным фактором, определяющим неоднородность и динамические процессы растительного покрова используемых им местообитаний [Торопова, 1994; Kotanen, 1995; Онипченко, Голиков, 1996; Евстигнеев и др., 1999; Barrios-Garcia, Ballari, 2012]. Кабаны не только модифицируют растительность травянистого яруса, но и могут оказывать влияние на формирование древостоев как лиственных, так и хвойных лесов [Лебедева, 1956; Динесман, 1961; Ickes et al., 2001; Siemann et al., 2009]. В пределах исторического ареала кабан оказывается необходимым компонентом

биогеоценозов, его средообразующая деятельность способствует улучшению качества восстановительных процессов экосистемы и повышению её устойчивости [Булахов, 1975; Булахов и др., 2015], а также служит условием для нормального развития популяций некоторых видов растений [Горнов, 2005; Евстигнеев, Екимова, 2008; Горнов, 2014].

Однако, распространение видов-эдификаторов за пределы своего ареала, и внедрение их в аборигенные экосистемы может привести к изменению облика и дестабилизации природных сообществ [A global strategy..., 2001]. Это касается и кабана, который с середины XX в. начал активно расселяться от западных и южных окраин России на север и восток [Данилкин, 2002] и осваивать новые местообитания. В начале 1980-х гг. кабаны впервые были отмечены в северной части Западной Сибири в Ханты-Мансийском автономном

округе – Югре (ХМАО-Югре) [Азаров, 1995], а к настоящему времени в западной и южной части автономного округа сформировалась устойчивая популяция этого вида [Markov et al., 2019]. Вопрос о том, как реагируют местные экосистемы на появление в них нового вида – кабана, полифага, специализирующегося на поиске пищи в земле в гораздо большей степени, чем типичный для данной местности бурый медведь [Васин и др., 2015], представляет большой интерес с точки зрения сохранения природных сообществ таёжной зоны в условиях внедрения в них нового вида – «экологического инженера».

Целью данного исследования является оценка характера восстановления растительного покрова на пороях кабана в экосистемах, типичных для средней тайги Западной Сибири. В частности, мы 1) рассматриваем видовой состав растений и состояние растительного покрова на нарушенных кабаном участках по сравнению с контролем; 2) анализируем изменение этих показателей на пороях кабана разного возраста и 3) сравниваем тенденции изменения растительности на кабаньих пороях в разных регионах.

### Район исследований

Работы проводили в северо-западной части Западной Сибири, в подзоне средней тайги, в Берёзовском и Советском районах ХМАО-Югры на двух участках.

Для изучаемой территории характерна суровая снежная продолжительная зима, короткое лето, поздние весенние и ранние осенние заморозки. Средняя годовая температура воздуха в заповеднике составляла  $-2.1\text{ }^{\circ}\text{C}$  (1950–1969 гг., станция «Хангокурт»). С 1981 г. наблюдается повышение среднегодовой температуры воздуха от десятилетия к десятилетию приблизительно на  $0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ . За последние 30 лет средняя годовая температура составила  $-1.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Самый холодный месяц в году – январь ( $-20.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), самый тёплый – июль ( $17.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Снежный покров залегает в среднем 194 дня (более 6 месяцев) и достигает высоты 40–87 см. Продолжительность безморозного периода в среднем 90 дней (с 6 июня по 4 сентября), вегетационного – 140 дней [Таланова, 2018].

Участок 1 располагался в бассейне р. Малая Сосьва, в северной части заповедника «Малая Сосьва» (координаты центра участка  $62^{\circ}22'$  с. ш.,  $64^{\circ}05'$  в. д.), где кабаны отмечаются с 1998 г. Северная часть заповедника находится в пределах Нижне-Обской впадины, характеризуется плоским рельефом (при общем уклоне к северу), нарушаемым системами прирусловых валов и гряд. Основные растительные сообщества: леса с преобладанием сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и сосны сибирской (*Pinus sibirica*) с преобладанием брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) и зелёных мхов (*Pleurozium schreberi* и др.), а также заболоченные сфагновые сосновые леса.

Участок 2 располагался в бассейне верхнего течения р. Конда, на территории заказника «Верхне-Кондинский» (координаты центра участка  $60^{\circ}45'$  с. ш.,  $63^{\circ}23'$  в. д.). Рельеф – равнинный. Вдоль русел рек тянутся возвышенные участки – увалы. Древостой образован преимущественно сосной обыкновенной, в наземном ярусе преобладают лишайники (*Cladonia* sp.), а также зелёные (*Pleurozium schreberi* и др.) и сфагновые мхи (*Sphagnum* sp.). В поймах рек, в болотистых низинах и на суглинках встречаются темнохвойные леса, образованные елью сибирской (*Picea obovata*) и сосной сибирской. Лиственные леса – берёзняки (*Betula pubescens*) и осинники (*Populus tremula*), распространены по берегам рек, ручьёв, на месте гарей, вырубок. Для южной части территории характерны обширные заболоченные пространства. Большую площадь в заказнике занимают различные типы болот.

### Материалы и методы

Работы проводили в июле 2017 и 2018 гг., в период максимального развития растительности. Обследовали районы, где ранее были замечены кабаны или следы их жизнедеятельности.

Пороями кабана считали участки поверхности земли со следами снятия напочвенного покрова при наличии поблизости других следов жизнедеятельности этого вида. Для оценки интенсивности роющей деятельности животных рассчитывали площади пороев. Если форма нарушенной поверхности была круглой или близкой к таковой, то измеряли два перпенди-

кулярных диаметра, а площадь порою рассчитывали, как произведение двух измерений. Если форма порою была овальной, то измеряли его максимальную длину и ширину в трёх точках – в центре и по краям. В этом случае для расчёта площади порою брали среднее арифметическое от трёх измерений ширины и умножали на длину. Определяли тип порою – подстилочный, почвенный (сплошной, диффузный, точечный) по Л.С. Лебедевой [1956].

Для сравнения кормовой активности кабанов в разных местообитаниях оценивали площадь (S) отдельных порою и индекс интенсивности роющей деятельности как площадь порою на 1000 м<sup>2</sup> обследованных выделов.

Порою делили на три группы по их «возрасту»: свежие (текущего года), 1–2 года и 2–3 года. При отнесении порою к той или иной группе учитывался его внешний вид, наличие/отсутствие прошлогоднего опада, рыхлость почвы, наличие/отсутствие возобновления растительности, возраст сеянцев хвойных деревьев. «Свежими» считали порою, на которых имелись чёткие отпечатки следов животных или не покрытые прошлогодним опадом листьев или хвои. Возраст порою, не отнесённых к категории «свежих», определяли по возрасту сеянцев хвойных деревьев, обнаруженных в порою. Учитывая, что зимние порою практически невозможно обнаружить в летний период, можно с высокой вероятностью предполагать, что все рассмотренные нарушения растительности кабаном были сделаны в бесснежный период.

Оценку изменения состояния растительных сообществ на местах порою старше 1 года проводили путём сравнения состава растительного покрова на порою с площадкой размером 0.25 м<sup>2</sup>, расположенной в том же биотопе на расстоянии не менее 1 м от порою. Растительность каждого зарастающего порою характеризовали флористическим списком, определяли общее проективное покрытие (в процентах) и проективное покрытие (далее ПП) каждого вида (или группы видов) растений; аналогично проводили описание соседней с порою контрольной площадки. Также проводили общее геоботаническое описание местообитания, в котором были обнаружены порою [Методы геоботанических исследований..., 1996].

Описание растительности на порою проведено для четырёх типов лесных местообитаний (табл. 1), где была обнаружена роющая деятельность кабана: смешанный хвойно-лиственный лес (N=18), сосняк лишайниковый (N=45), березняк разнотравный (N=7), кедровник мелкотравный (N=13). Размер выборки определялся числом следов роющей активности кабанов. Для слежения за динамикой восстановления растительности проводили повторные (в 2017 и 2018 гг.) описания площадок, заложенных на порою в смешанных лесах (N=7), березняках (N=7) и сосняках лишайниковых (N=15)

Для оценки ценотической значимости видов растений на порою разного возраста, использован показатель встречаемости, рассчитанный как отношение числа площадок, где вид был отмечен, к общему числу площадок [Тихоходеева, 2015]. Этот показатель был выбран по причине очень низких значений проективного покрытия для всех видов растений на зарастающих порою.

Для оценки флористического сходства порою возрастом 1–2 года и ненарушенных участков рассчитывали два коэффициента:

1) Число видов травянистых растений (независимо от числа особей).

2) Коэффициент флористического сходства Жаккара (КЖ). Данный индекс, во-первых, рассчитывали для серии контрольных площадок, попарно сравнивая их между собой (КЖ1). Это позволило получить оценку изменчивости травянистого покрова внутри одного типа местообитаний. Также коэффициент Жаккара рассчитывали для пар площадок «контроль-порою», оценивая изменение видового состава растений на порою по сравнению с ненарушенным участком (КЖ2). Расчёт коэффициентов Жаккара проводили с помощью пакета программ PAST 3.0. Далее производили сравнение средних значений КЖ1 и КЖ2, проверяя гипотезу о том, что различие в видовом составе растений между порою и контролем будет больше, чем между контрольными площадками. Сравнение проводили по критерию Манна – Уитни в пакете программ STATISTICA 6.0.

Сравнение восстановления растительности на порою кабана в Западной Сибири с таковым

**Таблица 1.** Характеристика обследованных типов местообитаний кабана в Кондо-Сосьвинском Прибые

Тип местообитаний	Число описаний растительности на пороях	Преобладающие виды растений в ярусе			Проективное покрытие яруса (мин. – макс.), %	
		древесный	травянисто-кустарничковый	мохово-лишайниковый	травянисто-кустарничковый	мохово-лишайниковый
Смешанный хвойно-лиственный лес	18**	<i>Pinus sylvestris</i> , <i>Betula pubescens</i> , <i>Larix sibirica</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Diphysastrum complanatum</i> , <i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Linnaea borealis</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	40–85	0–70
Сосняк лишайниковый	45**	<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Cladonia</i> sp.	5–25	45–100
Березняк разнотравный	7*	<i>Betula pubescens</i>	<i>Maianthemum bifolium</i> , <i>Trientalis europaea</i> , <i>Orthia secunda</i> , <i>Pyrola minor</i>	–	25–35	–
Кедровник зеленомошный	13*	<i>Pinus sibirica</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Linnaea borealis</i>	<i>Pleurozium schreberi</i>	40–80	20–100

Примечание: \*один год наблюдений, \*\*два года наблюдений.

в других частях ареала вида проводили путём анализа литературы, приведённой в обобщающих публикациях [Данилкин, 2002; Barrios-Garcia, Ballari, 2012; Ecology, Conservation..., 2018]. В анализ были включены источники, в которых были приведены сведения об изменении проективного покрытия растительности, числа видов и видового состава растений на пороях по сравнению с контрольными участками.

### Результаты

Наибольшая интенсивность роющей деятельности и площадь пороев наблюдались в кедровнике зеленомошном (табл. 2), где были обнаружены обширные порои различного возраста, в основном, локализованные под кедрами. Нарушения носили поверхностный характер, почва разрыта неглубоко (до 5 см). Свежие порои часто перекрывали более старые (1–2 года). ПП травяно-кустарничкового яруса на пороях составляло в среднем  $2.9 \pm 0.5\%$  (от 0.5 до 5.0%), в возобновлении растительности принимали участие 7 из 10 растений, характерных для данного сообщества (*Equisetum sylvaticum*, *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt

и другие виды). Моховой ярус в местах пороев отсутствовал.

Порои кабана в смешанном лесу были меньше по площади (табл. 2), глубиной не более 10–15 см. В 2017 г. обнаружены свежие порои, предположительно сделанные весной текущего года (N=11) и порои возрастом 1–2 года (N=7). На свежих пороях возобновления растительности не наблюдалось. ПП травяно-кустарничкового яруса на пороях 1–2-летней давности составило в среднем  $2.6 \pm 0.7\%$  (от 0.5 до 5.0%), в возобновлении принимали участие 84.0% (16 из 19) видов растений, отмеченных на контрольных площадках. Моховой ярус в местах пороев отсутствовал. Повторное описание в 2018 г. этих пороев, перешедших в разряд 2–3-летних, показало увеличение среднего ПП травяно-кустарничкового яруса до  $7.8 \pm 1.1\%$  (11.0% от контроля) и возрастание числа видов до уровня контрольных площадок. Также, на пороях этого возраста были обнаружены всходы 9 видов деревьев и кустарников, из которых чаще всего встречалась *Picea obovata*.

В березняке разнотравном в 2017 г. были обнаружены свежие (летние) порои, в основном, небольшие по площади, неглубокие (до 5 см). Описания, произведённые спустя год, показали развитие на пороях 56.0% (13 из 23)



**Таблица 2.** Основные характеристики пороев кабана в разных типах растительных сообществ Западной Сибири

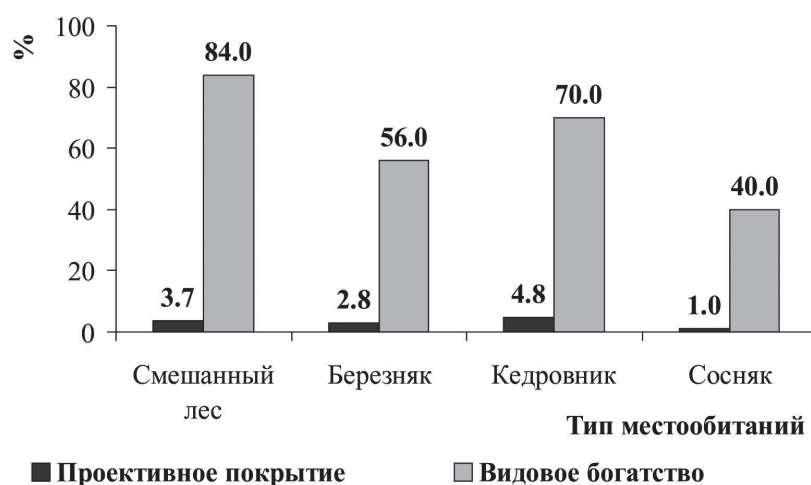
Показатель	Березняк разнотравный	Кедровник зеленомошный	Сосняк лишайниковый	Смешанный хвойно- лиственный лес
Число пороев	49	44	69	18
Площадь пороя, м <sup>2</sup> : медиана (минимум–максимум)	4.8 (0.06–8.8)	32.3 (0.7–1103)	11.2 (0.1–18.1)	20.3 (0.24–24.6)
Интенсивность роющей дея- тельности (площадь пороев в м <sup>2</sup> на 1000 м <sup>2</sup> )	1.9	25.3	3.0	1.7

видов растений, присутствующих в контроле. ПП составляло не более 1.0%.

В сосняках лишайниковых в 2017–2018 гг. обнаружены порою от свежих до 2–3-летних. На ненарушенных участках травянистые растения были представлены 6 видами (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Carex ericetorum* Poll., *Festuca ovina* L., *Silene nutans* L., *Vaccinium vitis-idaea* L.), из которых только *Carex ericetorum* и *Festuca ovina* были представлены более или менее обильно (проективное покрытие достигало 10.0%). Остальные виды растений встречались единично. На пороях годичной давности в лишайниковом сосняке (N=19) растительность практически полностью отсутствовала (ПП=0), за исключением единичных особей *Festuca ovina*, *Carex ericetorum* и *Silene nutans*. Таким образом, видовой состав травянистых растений на пороях практически не отличался от такового в контроле, однако, были обна-

ружены семена сосны (0.45 шт. на 1 м<sup>2</sup>), а также лишайницы, не отмеченной в составе древесного яруса данного растительного сообщества. На пороях старше 2 лет (2–3 года, N=26) плотность произрастания проростков сосны увеличивается до 1 шт. на 1 м<sup>2</sup>. Травяно-кустарничковый ярус также практически отсутствовал, а проективное покрытие мохово-лишайникового яруса составляло в среднем около 7.2±1.3% (2.0–20.0%) от контроля. Кустистые лишайники рода *Cladonia* отсутствовали на нарушенных участках, возобновление на данной стадии происходило только за счёт мхов рода *Polytrichum* (рис. 1).

Таким образом, для зарастающих пороев во всех четырёх типах местообитаний было характерно снижение ПП (см. рис. 1). В течение 1–2 лет после нарушения восстанавливалось не более 5.0% от исходного ПП травяно-кустарничкового яруса. Степень восстановления видовой состава была максимальной в



**Рис. 1.** Восстановление растительности (проективное покрытие и видовое богатство) на 1–2-летних пороях в разных местообитаниях (% от контроля) Западной Сибири.

**Таблица 3.** Сравнение пороев и ненарушенных участков по числу видов травянистых растений

Тип местообитаний	Число описаний растительности на пороях	Среднее число видов $\pm$ стандартное отклонение		Mann-Withney U*	p**
		порой	контроль		
Березняк разнотравный	7	4.2 $\pm$ 2.4	9.2 $\pm$ 2.3	0.5	0.0010
Сосняк лишайниковый	15	0.2 $\pm$ 0.4	4.5 $\pm$ 0.5	0.0	0.0001
Кедровник зеленомошный	4	2.8 $\pm$ 1.5	5.5 $\pm$ 1.3	1.0	0.0850
Смешанный хвойно-лиственный лес	7	5.0 $\pm$ 1.9	7.3 $\pm$ 1.9	10.0	0.0740

*Примечание:* \* значение коэффициента Манна – Уитни при сравнении числа видов травянистых растений на пороях и ненарушенных участках; \*\* уровень статистической значимости различий пороев и ненарушенных участков по среднему числу видов.

смешанном лесу (84.0%) и минимальной – в сосняке-беломошнике (40.0%). Число видов на нарушенных участках было существенно ниже на пороях по сравнению с ненарушенными участками, для березняка и сосняка, где различие было статистически высоко значимым ( $p < 0.01$ ), для кедрача и смешанного леса различия были близки к статистически значимым (табл. 3).

По составу видов (табл. 4) значимых различий между ненарушенными участками и пороями не наблюдалось. Это свидетельствует о том, что восстановление растительности на пороях происходит практически исключительно за счёт представителей коренных сообществ.

Рассмотрим изменения встречаемости представителей травяно-кустарничкового яруса в местах разновозрастных пороев на примере смешанного леса (табл. 5). На пороях

1–2 лет присутствовали, в основном, единичные растения, уцелевшие при перекапывании, или развившиеся из оставленных кабанами в земле вегетативных частей (корневищ, луковиц). Встречаемость практически всех видов на этом этапе ниже, чем на контрольных площадках. В пороях 2–3 лет встречаемость большинства растений возрастает за счёт как вегетативного, так и генеративного возобновления, и, для ряда видов (*Carex globularis*, *Dactylorhiza hebridensis*, *Equisetum sylvaticum*, *Luzula pilosa*, *Melampyrum pratense*, *Trientalis europaea*) начинает заметно превышать таковую в контроле (табл. 5). Все вышеперечисленные виды относятся к типичным таёжно-лесным видам и, очевидно, способны проявлять элементы эксплерентности (R-стратегии) при нарушении местообитаний [Дёгтева, Новаковский, 2011].

**Таблица 4.** Сравнение коэффициентов флористического сходства травянистых растений на пороях кабана и ненарушенных участках

Тип местообитаний	Коэффициент Жаккара (среднее значение $\pm$ стандартное отклонение)		Mann-Withney U***	p****
	КЖ1*	КЖ2**		
Березняк разнотравный	0.31 $\pm$ 0.187	0.18 $\pm$ 0.122	43.5	0.11
Сосняк лишайниковый	–	–	–	–
Кедровник зеленомошный	0.51 $\pm$ 0.148	0.53 $\pm$ 0.452	12.0	1.00
Смешанный хвойно-лиственный лес	0.42 $\pm$ 0.185	0.32 $\pm$ 0.148	48.5	0.19

*Примечание:* \* среднее значение коэффициента флористического сходства ненарушенных участков; \*\* среднее значение коэффициента флористического сходства пороев и ненарушенных участков; \*\*\* значение коэффициента Манна – Уитни при сравнении средних коэффициентов Жаккара для серий «контроль – контроль» и «контроль – порой»; \*\*\*\* уровень статистической значимости различий средних коэффициентов Жаккара для серий «контроль – контроль» и «контроль – порой».

**Таблица 5.** Изменение встречаемости (о) видов растений травяно-кустарничкового яруса на зарастающих пороях кабана в смешанном лесу по сравнению с контрольными площадками ( $S_o$  – ошибка встречаемости)

Вид растений	Контроль		Порой 1–2 года		Порой 2–3 года	
	о	$S_o$	о	$S_o$	о	$S_o$
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	1.00	0.00	0.43	0.12	0.57	0.12
<i>Carex globularis</i> L.	0.29	0.11	0.00	0.00	0.57	0.12
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Scop.	0.14	0.08	0.00	0.00	0.14	0.08
<i>Dactylorhiza hebridensis</i> (Wilmott) Aver.	0.14	0.08	0.14	0.08	0.57	0.12
<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub	0.14	0.08	0.14	0.08	0.29	0.11
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	0.14	0.08	0.14	0.08	0.71	0.11
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newm.	0.57	0.12	0.29	0.11	0.14	0.08
<i>Galium boreale</i> L.	0.29	0.11	0.29	0.11	0.29	0.11
<i>Linnaea borealis</i> L.	0.86	0.08	0.86	0.08	1.00	0.00
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	0.57	0.12	0.43	0.12	1.00	0.00
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	0.43	0.12	0.29	0.11	0.29	0.11
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W.Schmidt	0.43	0.12	0.29	0.11	0.57	0.12
<i>Melampyrum pratense</i> L.	0.29	0.11	0.29	0.11	0.71	0.11
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House	0.43	0.12	0.14	0.08	0.14	0.08
<i>Oxalis acetosella</i> L.	0.57	0.12	0.29	0.11	0.14	0.08
<i>Rubus humilifolius</i> C.A.Mey.	0.14	0.08	0.00	0.00	0.14	0.08
<i>Trientalis europaea</i> L.	0.29	0.11	0.00	0.00	0.71	0.11
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	0.14	0.08	0.14	0.08	0.29	0.11
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	1.00	0.00	0.86	0.08	1.00	0.00

Результаты сравнения процессов восстановления растительности на пороях кабана в различных частях его ареала представлены в таблице 6.

Из таблицы видно, что в весьма разнообразных природных сообществах характер воздействия кабана на растительные сообщества в целом сходен. Во всех регионах основным следствием роющей деятельности кабана является снижение проективного покрытия травяно-кустарничкового и мохового ярусов в местах пороев. Темпы восстановления ПП могут различаться в зависимости от свойств исходного сообщества. Так, в пойменных широколиственных лесах на 2–3-й год после нарушения восстанавливается до 40.0% покрытия, на 4–5-й год – 90.0–100.0% [Евстигнеев и др., 1999]. Ещё быстрее зарастают порою на лугах, восстанавливая 40.0% проективного покрытия всего за один год [Большаков и др., 2009]. Темпы зарастания нарушенных участков в среднетаёжных сообществах Западной Сиби-

ри были значительно ниже: порою 2–3-летней давности в смешанном лесу восстановили 11.0% от исходного проективного покрытия, лишайниковые сосняки – 7.0%, но только за счёт разрастания мхов рода *Polytrichum*, так как рост кустистых лишайников происходит очень медленно [Абдульманова, 2014]. Низкопродуктивные сообщества на бедных и сухих почвах восстанавливаются особенно долго. Так, порою кабана на альпийских лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника отчётливо выделялись и через 15 лет после нарушения [Онипченко, Голиков, 1996].

В подавляющем большинстве публикаций сообщается о росте числа видов на пороях по сравнению с контрольными участками. Обратная тенденция описана для буковых лесов Северной Каролины (США), альпийских пустошей и растительных сообществ севера Западной Сибири, где число видов на пороях оставалось ниже, чем в контроле. Ещё одной особенностью исследованного региона стало

**Таблица 6.** Особенности процессов восстановления растительности на пороях кабана, по литературным источникам и собственным данным

Тип местообитаний	Снижение ПП, по сравнению с контролем	Рост числа видов на пороях, по сравнению с контролем	Участие в зарастании видов-эксплерентов, отсутствующих в контроле
<i>Пойменная ясеневая дубрава, Брянская область</i> [Евстигнеев и др., 1999]	+	+	+
<i>Пойменные болота, Центральная Флорида</i> [Arrington et al., 1999]	+	+	+
<i>Прибрежные луга, Калифорния</i> [Kotanen, 1995]	+	+	+
Пойменные луга, Свердловская область [Большаков и др., 2009]	+	+	+
<i>Ольховые и сосновые леса, Швеция</i> [Welander, 1995]	Нет данных	+	+
<i>Буковые леса, Северная Каролина</i> [Bratton, 1975]	+	–	–
<i>Ельник кисличный, Вологодская область</i> [Пилипко, 2015]	+	+	+
<i>Среднетаёжные леса, Западная Сибирь</i> (наши данные)	+	–	–
<i>Альпийская лишайниковая пустошь, Северный Кавказ</i> [Онипченко, Голиков, 1996]	+	–	–

отсутствие на восстанавливаемых пороях видов-эксплерентов, не представленных в контроле, кроме единичных семян лиственницы на пороях в сосняках беломошнных. Данная тенденция наблюдалась ещё в двух регионах, тогда как в большинстве случаев видовой состав растений на нарушенных участках отличался от контроля.

### Обсуждение

Раскапывая землю в поисках животных и растительных кормов, кабан создаёт в сомкнутых ценозах участки, лишённые растительности, и этим запускает процессы демутиации [Евстигнеев и др., 1999].

Восстановительные процессы на оголённых кабанями участках почвы проходят по-разному в биогеоценозах, различающихся по географическому положению, богатству почвы, положению в рельефе. Общим для всех исследованных растительных сообществ средней тайги Западной Сибири было снижение проективного покрытия растительности. Различия между сообществами состояли, главным образом, в темпах восстановления проективного покрытия и видового богатства растений. Быстрее эти процессы шли в смешанном лесу, где исходные сообщества характеризовались наиболь-

шим видовым богатством и разнообразием. Медленнее – в самых флористически бедных сообществах лишайниковых сосняков. Низкие темпы восстановления растительного покрова и привлекательность лишайниковых сосняков для кабанов, удаляющих напочвенный покров в поисках личинок хрущей [Данилкин, 2002], делает эти сообщества особенно уязвимыми. Увеличение пресса кабанов на сосняки-беломошники может отрицательно сказаться на кормовой базе лесного северного оленя, для которого наземные лишайники являются важным кормом в зимнее время [Лаптев, 1958]. Тем не менее, влияние кабанов на данный биотоп не является однозначно отрицательным, так как они массово истребляют личинок хрущей – вредителей сосны, поражающих корни молодых деревьев и препятствующих восстановлению сосновых лесов на месте пожаров и вырубок [Березина, 1960]. Также кабаны способствуют возобновлению сосны, в процессе роющей деятельности создавая условия для укоренения семян, как это уже было показано в литературе [Ходзинский, 2007]. Исследователи отмечают положительное влияние роющей деятельности кабана на возобновление некоторых древесных пород и в других типах леса, так как на нарушенных участках ослабляется конкуренция



древесно-кустарниковых пород с напочвенным растительным покровом [Динесман, 1961]. Особенно это заметно в сообществах с сомкнутым моховым покровом, который мешает приживаться семенам деревьев. Так в моховых ельниках Тянь-Шаня на пороях наблюдалось обильное прорастание семян ели [Корелов, 1947 цит. по Динесман, 1961], в ельниках-зеленомошниках Беловежской Пути еловый подрост был приурочен к пороям кабана [Лебедева, 1956]. На старых пороях в ельнике-зеленомошнике Вологодской области число всходов древесных пород увеличивалось на 39.7% по сравнению с контролем [Булахов и др., 2015]. Исследования, проведённые на юго-востоке США (Техас), показали, что создаваемые кабанами нарушения в два раза увеличивали численность китайского сального дерева *Sapium sebiferum*, являвшегося для той территории экзотическим видом [Siemann et al., 2009].

Итак, в результате роющей деятельности, кабан создаёт открытые участки почвы, давая возможность различным видам растений осваивать их. К заселению пороев наиболее приспособлены растения с выраженной R-стратегией («реактивные» виды, эксплеренты – растения с низкой конкурентной мощностью, но способные быстро захватывать свободные пространства). Благодаря их появлению на нарушенных участках видовое богатство растений значительно возрастает по сравнению с ненарушенными участками, как это наблюдалось в ряде луговых и лесных растительных сообществ Евразии и Северной Америки (см. табл. 6) [Kotanen, 1995; Welande, 1995; Евстигнеев и др., 1999; Arrington et al., 1999; и другие]. По мнению некоторых исследователей, свежие порою кабана оказываются необходимым условием существования в ценозе реактивных видов «номадного типа», приспособленных для стремительного освоения зоогенных нарушений [Евстигнеев и др., 1999]. В таких случаях деятельность кабана способствует повышению флористического богатства и ценотической мозаичности. Такой ответ на воздействие кабана характерен для растительных сообществ, видовой пул которых формировался в условиях регулярных умеренных зоогенных или антропогенных нарушений растительного покрова, и содержит в

себе значительное число видов-эксплерентов.

Иная картина наблюдалась в среднетаёжных лесах Западной Сибири, где уровень трансформации (антропогенной или зоогенной) был минимален. Созданные кабанами открытые участки почвы оказались, фактически, не востребованными, по причине отсутствия в видовом пуле растительных сообществ видов с эксплерентной жизненной стратегией. Постепенно (на 2-й вегетативный сезон после нарушения) растительность начинала восстанавливаться за счёт таёжных видов, присущих исходному сообществу. В результате этого флористическое богатство на 1–2-летних пороях не только не возрастало, но и было снижено (40.0–84.0% от контроля, в зависимости от типа сообщества). В широколиственном лесу [Евстигнеев и др., 1999] на пороях того же возраста число видов увеличивалось в 2.5–3 раза за счёт вселения R-стратегов. Снижение на пороях видового богатства в отсутствие эксплерентов отмечает и S. Bratton [1975] для буковых лесов Северной Каролины, подвергшихся нарушению со стороны инвазивного вида – кабана.

По подобному же сценарию развивалось восстановление растительности на лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника [Онипченко, Голиков, 1996]. Флористическая насыщенность на нарушенных участках достигла уровня контроля лишь на 10-й год. Как и суходольные сосняки-беломошники Западной Сибири, это существующие в условиях крайней бедности почвы низкопродуктивные сообщества, флору которых составляют, многолетние виды с низкой конкурентной способностью (S-стратеги). Некоторые из них проявляют черты эксплерентности (*Festuca ovina*, *Polytrichum juniperinum*) и участвуют в зарастании пороев интенсивнее, чем другие.

### Заключение

Роющая деятельность кабанов, вселившихся менее полувека назад в среднетаёжные леса Западной Сибири, приводила к образованию участков со сниженным проективным покрытием травяно-кустарничкового и мохово-лишайниковых ярусов. Флористическое разнообразие на нарушенных участках также

было снижено, зарастание пороев происходило исключительно за счёт видов, типичных для данного сообщества. Увеличения видового богатства на свежих пороях за счёт быстрого освоения нарушенных участков видами-эксплерентами, описанного для других частей ареала кабана, не происходило. Вероятно, это связано с флористической бедностью изучаемых северных сообществ и отсутствием диаспор видов, имеющих соответствующую жизненную стратегию.

### Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность О.С. Загайновой за помощь в редактировании рукописи.

### Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 17-04-00533).

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

### Литература

- Абдульманова С.Ю. Динамика прироста и продуктивности кустистых лишайников в ходе восстановительных сукцессий // Экология: популяция, вид, среда. Мат. конф. молодых учёных. Екатеринбург, 14–18 апреля 2014 г. Екатеринбург, 2014. С. 6–12.
- Азаров В.И. Редкие животные Тюменской области и их охрана. Амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие. Тюмень: Вектор Бук, 1995. 272 с.
- Березина В.М. Географическая зональность стационального распределения восточного майского хруща на территории СССР // Тр. ВИЗР. Вып. 15. Л.: ВИЗР, 1960. С. 87–128.
- Большаков В.Н., Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Копытные (Mammalia, Artiodactyla) на Среднем Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 158 с.
- Булахов В.Л. Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические и биоценоотические свойства почв в лесных биоценозах // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 159–161.
- Булахов В.Л., Пахомов А.Е., Пилипко Е.Н. Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* Linnaeus,

1758) на компоненты различных биогеоценозов // Известия Иркутского гос. университета. Серия: Биология. Экология. 2015. Т. 13. С. 16–26 (Электронный документ) // (<https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-royushey-deyatelnosti-kabana-sus-scrofa-linnaeus-1758-na-komponenty-razlichnyh-biogeotsenozov>). Проверено: 16.05.2019.

- Васин А.М., Лыхварь В.П., Буйдалина Ф.Р., Загузов А.В., Сыжко В.В. Позвоночные животные заповедника «Малая Сосьва» (Северное Зауралье): Аннотированный список и краткий очерк. Ижевск: ИП Пермьяков С.А., 2015. 136 с.
- Горнов А.В. Роль кабанов в поддержании популяций некоторых видов луговых растений в Неруссо-Деснянском полесье // Бюл. Брянского отд. РБО. 2014. Т. 2 (4). С. 42–47.
- Горнов А.В. Кабан и особенности самоподдержания ценопопуляций пальчатокоренника балтийского в Неруссо-Деснянском полесье // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области: Мат. по ведению Красной книги Брянской области. Трубчевск, 2005. Вып. 1. С. 86–91.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиные (Suidae). М.: ГЕОС, 2002. 309 с.
- Дёгтева С.В., Новаковский А.Б. Эколого-ценотические группы сосудистых растений в фитоценозах ландшафтов бассейна верхней и средней Печоры. Екатеринбург: УрОРАН, 2011. 195 с.
- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: АН СССР Лаборатория лесоведения, 1961. 167 с.
- Евстигнеев О.И., Екимова Г.А. Роль кабанов в поддержании ценопопуляций любки двулистной // Экспедиционные исследования: состояние и перспективы. Первые межд. науч. чтения памяти Н.М. Пржевальского (мат. конф.). Смоленск: Смоленская городская типография, 2008. С. 188–190.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Браславская Т.Ю., Чупаченко В.Г. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Нерусско-Деснянского Полесья) // Бюл. МОИП. 1999. Т. 104, вып. 6. С. 3–8.
- Лаптев И.П. Млекопитающие таёжной зоны Западной Сибири. Томск: ТГУ, 1958. 285 с.
- Лебедева Л.С. Экологические особенности кабана Беловежской пуши // Учёные записки Московского педагогического ин-та им. В.П. Потёмкина. 1956. Т. 61, вып. 4–5. С. 105–271.
- Методы геоботанических исследований: Методическое пособие / Сост. А.С. Боголюбов. М.: Экосистема, 1996. 21 с.
- Онипченко В.Г., Голиков К.А. Демутационные смены после пороев кабанов на альпийских лишайниковых пустошах в Тебердинском заповеднике // Бюл. МОИП. Отдел биологический. 1996. Т. 101. № 4. С. 49–54.
- Пилипко Е.Н. Влияние роющей деятельности дикого кабана (*S. scrofa*) на физико-химические показатели почвы в Устюженском районе Вологодской области // Фундаментальная наука и технологии – перспек-

- тивные разработки. Мат. V Межд. науч.-практ. конф. 24–25 февраля 2015 г. Create Space, North Charleston, USA. 2015. Т. 2. С. 7–9.
- Таланова Г.И. Климат заповедника «Малая Сосьва»: многолетние данные // Динамика окружающей среды и изменения климата. 2018. Т. 9. №1. С. 22–45.
- Тиходеева М.Ю. Практическая геоботаника: анализ состава растительных сообществ: Учебное пособие. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 2015. 164 с.
- Торопова Н.А. Роль гетеротрофов в организации мозаично-ярусной структуры лесов // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: 1994. С. 228–241.
- Ходзинский В.П. О влиянии роющей деятельности млекопитающих на рост всходов сосны обыкновенной // В сб.: Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Мат. Межд. науч.-практ. конф., посвящённой 85-летию ВНИИОЗ. Киров, 22–25 мая 2007 г. Киров: ГНУ ВНИИОЗ, 2007. С. 460–461.
- Arrington D.A., Toth L.A., Koebel J.W. Effects of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage // Wetlands. 1999. 19 (3). P. 535–544.
- Barrios-Garcia M.N., Ballari S.A. Impact of wild boar (*Sus scrofa*) in its introduced and native range: A review // Biol. Invasions. 2012. 14. P. 2283–2300.
- Bratton S.P. The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on Grey Beech Forest in the Great Smoky Mountains // Ecology. 1975. Vol. 56. P. 1356–1366.
- Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries / Eds. M. Meletti, E. Meijaard. New York: Cambridge University Press, 2018. 448 p.
- Global strategy on invasive alien species / Eds. J.A. McNeely, H.A. Mooney, L.E. Neville et al. Gland, Switzerland; Cambridge, UK: IUCN, 2001. 124 p.
- Ickes K., DeWalt S.J., Appanah S. Effects of native pigs (*Sus scrofa*) on woody understorey vegetation in a Malaysian lowland rain forest // Journal of Tropical Ecology. 2001. Vol. 17 (2). P. 191–206.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. 69. P. 373–386.
- Kotaniemi P.M. Responses of vegetation to a changing regime of disturbance: effects of feral pigs in a Californian coastal prairie // Ecography. 1995. 18. P. 190–199.
- Markov N.I., Pankova N.L., Filippov I.V. Wild boar (*Sus scrofa* L.) in the north of Western Siberia: history of expansion and modern distribution // Mammal Research. 2019. Vol. 64. No. 1 P. 99–107 // (<https://doi.org/10.1007/s13364-018-0378-9>). Проверено 6.08.2019.
- Siemann E., Carrillo J., Gabler C.A., Zipp R., Rogers W.E. Experimental test of the impacts of feral hogs on forest dynamics and processes in the southeastern US // Forest Ecology and Management. 2009. P. 546–553.
- Welander J. Are wild boars a future threat to the Swedish flora? // Journal of Mountain Ecology. 1995. Vol. 3. P. 165–167.

# EFFECT OF WILD BOAR (*SUS SCROFA*) ROOTINGS ON PLANT COMMUNITIES IN MIDDLE TAIGA OF WESTERN SIBERIA

© 2020 Pankova N.L.<sup>a,\*</sup>, Markov N.I.<sup>b,\*\*</sup>, Vasina A.L.<sup>c,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> Oksky State Biosphere Nature Reserve, Ryazanskaya oblast', pos. Brykin Bor 391072, Russia;

<sup>b</sup> Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg 620144, Russia;

<sup>c</sup> State Biosphere Nature Reserve "Malaya Sos'va" im. V.V. Rayevskogo,  
Khanty-Mansi autonomous okrug – Yugra, Sovetsky 628242, Russia;

e-mail: \*n.l.pankova@mail.ru; \*\*nimarkov@mail.ru; \*\*\*msosva@gmail.com

Wild boar is an ecological engineer whose feeding activity can make a substantial influence on the composition and structure of plant communities. The aim of this study is to analyze the restoration of plant cover on wild boar rootings in recently settled areas of Western Siberia compared to other parts of wild boar range. We collected data in four types of plant communities typical for the sub-zone of middle taiga of Western Siberia. Wild boar rooting activity resulted in decrease of projective cover of plants and floristic richness of herbal and moss layers. The renewal of plant cover on the rootings took place due to the species typical for original plant community, exclusively. As distinct from the majority of the other parts of the range, the floristic richness did not increase due to explorant species. It possibly resulted from the original low species richness of northern plant communities.

**Keywords:** wild boar, *Sus scrofa*, Western Siberia, range expansion, plant communities, rooting activity.