

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВА ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Ромашин А.В.

При анализе причин динамики численности животных полезно различать два аспекта проблемы (Максимов 1984, 1989): 1) причины текущей динамики численности популяций, включая зависимые (регулирующие) и независимые (стохастические или модифицирующие) от плотности (Andrewartha, Birch 1954; Викторов 1967), к которым относятся метеофакторы, корм, хищничество, паразиты, эпизоотии, стресс, биоценоотические отношения (конкуренция-симбиоз), антропогенное влияние, изменчивость фено- и генотипического состава и др.; 2) причины цикличности в динамике численности животных или их многолетних флуктуаций (проблемы периодичности вспышек). Общеизвестна роль "волн жизни", как фактора эволюции (Четвериков 1905). В последние десятилетия появились убедительные свидетельства в пользу влияния трофической конкуренции на скорость и направленность эволюции видов (Джиллер 1988; Шенброт 1986). Очевидно, что если виды, принадлежащие к одной гильдии (Miller 1980) используют один пищевой ресурс или группу сходных ресурсов, взаимодействие с которыми происходит по типу известных отношений в системе "продуцент-консумент" с сильной отрицательной обратной связью, то изменение обилия любого из консументов приведет с определенным запаздыванием к изменению обилия у остальных, но с обратным знаком. Из этого следует, что учет горизонтальных (конкуренция-симбиоз) связей особенно в насыщенных экосистемах имеет принципиальное значение, поскольку эти взаимодействия делают систему более "связной" (Касти 1982), устойчивой и управляемой. Получившее более широкое распространение, чем гильдия, понятие "сообщество" (Шенброт 1986) оказалось удобным и для анализа вещественно-энергетических потоков в экосистемах, так как его члены реагируют на поступление ресурсов с нижележащего трофического уровня как относительно единое целое. При изучении динамики сообщества наиболее удобным парамет-

ром служит биомасса составляющих его организмов (Одум 1975, 1986), а не их численность. Ее оценка у группировок крупных млекопитающих в охраняемых биоценозах без изъятия весьма проблематична, поэтому актуально развитие дистанционных методов определения этого показателя без отстрела и отлова. В ходе визуальных ежегодных учетов численности копытных определение половозрастного состава по 3-м градациям (взрослые, подростки, сеголетки) возможно для большинства видов.

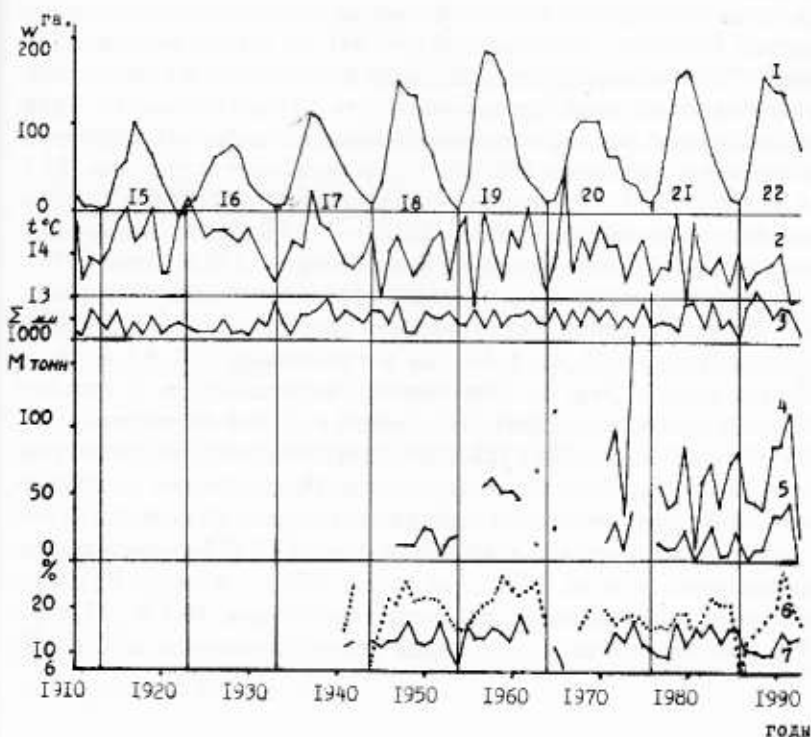
Сообщество жвачных копытных Кавказского заповедника включает 5 видов: кавказский тур, серна, благородный олень, восстановленный зубр и косуля. Первые четыре из них относятся к группе фоновых с численностями соответственно: 4100, 2800, 1900-2100 и 660 особей (Летопись природы КГБЗ 1991-1993г.г.). Поголовье их на летних пастбищах выявляется в первой половине лета в ходе визуального учета в альпийско-субальпийском поясах заповедника на площади 77 тыс. га. Данные о весе и возрасте животных взяты из литературы, относящейся к особям, добытым в ходе научных отстрелов, проведенных в разное время (Калугин 1968, Дубень 1981) позволяют подобрать коэффициенты к уравнению Берталанфи — наиболее часто используемому при описании зависимости массы тела и возраста особи у млекопитающих (Мина, Клевезаль 1976):

$M = M_0 \times (1 - e^{-a(t+n)})^3$, где M_0 — асимптотическая масса тела, a — скорость роста, v — коэффициент, связанный с размером тела при рождении, t — возраст (Fandos, Vigal 1988). Расчетные значения коэффициентов методом наименьших квадратов приводятся ниже (Таблица 1):

Таблица 1.

Вид	Тур		Серна		Олень		Зубр	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
M_0 (кг)	150	75	50	42	350	160	920	650
a	0,19	0,13	0,28	0,38	0,38	0,30	0,17	0,24
v	0,79	0,49	1,28	1,43	1,50	1,40	1,09	1,24
Количество промеров	4	2	3	6	6	5	9	8

По результатам летних учетов на стационарном участке № 1 (Сенная-Бурьянистая), расположенном на высоте 2000-3000 м.н.у.м. (S=6185,8 га) была рассчитана ежегодная биомасса визуально учтенных копытных (кривая — 3), в динамике которой прослеживается три характерных интервала: 1) 1952-66 гг. — восстановление и стабилизация численности (биомассы) копытных непосредственно за послевоенные годы; 2) 1971-76 гг. — значительный рост суммарной биомассы копытных связанный с интенсивным отстрелом волка в рамках проводимой программы по регуляции его численности, когда в 1972-77гг. было добыто 204 хищника (Кудакин 1982), что подтверждает гипотезу — численность фитофагов в первую очередь сдерживается хищниками. Последний третий период в динамике сообщества характеризуется циклической устойчивостью за период 1977-93 гг., что соответствует стабильной саморегулирующейся системе "пастбище-копытные-хищники" на стационаре. Колебания биомассы копытных происходит вокруг условноравновесного значения — 60560 кг соответствующего пастбищной нагрузке 9,6 кг/га.



Половина биомассы сообщества (50,6%) на летних пастбищах участка приходится на оленя. Именно появления и отток этого вида (кривая -5) определяет периодичность общей биомассы. Сравнение ее динамики с солнечной активностью (СА)-кривая 1 (данные из Марпл мл. 1990, Ишков 1992), среднегодовой температурой- кривая 2, суммой осадков за год- кривая 3 по м/с "Сочи", расположенной в 70 км от стационара на уровне моря, указывает на возможность существования связи с СА. Пики 18, 19, 21 и 22-го солнечного циклов совпадают либо на год-два опережают "всплески" биомассы (не считая пик 1974 г., связанного с отстрелом волков). Кроме того, за последними двумя минимумами СА с запаздыванием на год следовали 3-х летние промежутки относительной стабильности, ведущие к удлинению периода осцилляции с 3 (внутри цикла СА) до 4 (в его начале) лет. Связь с СА, очевидно, трансформирована через цикличность фитомассы луговой растительности, которая, в свою очередь, определяется сроками наступления весеннего потепления (апрель) и начала вегетации. Однако, это справедливо лишь для субальпийских ассоциаций. Корреляция фитомассы в этом типе луга во 2-3 декаде мая (начало вегетации) и средней температурой за предшествующий апрель в 1986-90гг. была средней ($r=0,64$), но статистически незначимой. Соотношение фитомассы злаков в вейниково-пестроовсянищевых ассоциациях (разновидность субальпийского луга, граничащего на участке непосредственно с альпийским) и биомассы сообщества копытных за 1986-89 гг. составило соответственно 151,7; 114,8; 126,2; 192,4, что сравнимо с аналогичным значением по национальному парку Бизон-Рейндж (США) — 142,9 (бизон, вилорог), но меньше, чем в саванне нацпарка Киву (Заир) — 250,0 (Леме 1976).

Альпийские луговые ассоциации проявляют большую стабильность по максимальной продуктивности (за 4 года значения фитомассы колебались в 1,45-1,60 раз в сравнении с 1,83-2,34 по субальпийским). Это, на наш взгляд, свидетельствует о большей сбалансированности трофических связей в данной фитоценозе, т.к. различие в климатических условиях, за исключением высотного температурного градиента здесь отсутствует. Изменчивость же продуктивности по этим типам луга была не синхронной. За период 1987-92 гг. (проведено 9 учетов) в альпийском поясе 82,9% биомассы копытных пришлось на тура, 13,2% - на оленя, 3,9% - на серну. В субальпийском поясе стационара отношение было иным: 16,1%, 82,2% и 1,6% соответственно. Среди видов рассматриваемого сообщества

тур, безусловно, лучше всех адаптирован к высокогорью как морфологически так и в плане поведения, являясь эндемиком Западного Кавказа. В его питании наибольшее значение имеют альпийские плотнoderновинные злаки (овсянницы, мятлики, душистый колосок), составляющие в бесснежный период года от трети до 90% кормового рациона вида. По спектру питания мы относим тура к группе типичных пастбищников по экологической классификации копытных Хофманна (Hofmann 1973, 1984, 1985). Другие же члены рассматриваемого сообщества более подходят к промежуточному типу так как активно используют высокогорные пастбища в те или иные сезоны года. Сравнение расчетной потребленной фитомассы злаков (Ромашин в пенати) группировкой туров, обитающей весь вегетационный период в альпийской зоне участка, с общим запасом злаков на нем, позволяет оценить степень их использования за весь летний период, составляющий в среднем 100 дней (Таблица 2)

Таблица 2.

Годы	1986	1987	1988	1989	1990
Максимальный запас фитомассы злаков альпийской зоны участка на 2 декаду июля (тонн).	407,4	285,2	219,9	89,6	89,0*
Фитомасса, потребляемая за весь летний период (тонн)	119,0	105,9	80,9	86,3	77,6
Процент использования	29,2	37,1	36,8	96,3	87,2*
Биомасса копытных (тонн)	74,7	46,2	45,5	39,9	87,8

* За этот год имеются данные лишь на начало вегетации по которым произведена экстраполяция на II декаду июля.

В целом за 4 года процент изъятия в случае питания одними злаками составил бы 39,1% (пределы 29,2-96,3%). Однако, так как половину рациона туров составляет разнотравье, то в отдельные годы (1989 г.) нагрузка на злаки достигает 45-50%. В то же время известно: травостой ухудшается, если домашний скот съедает более 50% кормозапаса на горном пастбище (Зотов и др. 1987.), а при использовании его на 84% резко сокращается доля наиболее урожайных верховых злаков (Зотов 1986). Учитывая, что в альпийском поясе стационара летом держится еще и небольшое количество оленей, а также серн (примерно 20% от биомассы туров) то трофические связи между злаками, важнейшей кормовой растительностью этого типа луга и копытными достаточно напряженные. Необходимо также иметь в виду, что животные поедают лишь наиболее питательные части надземной фитомассы: верхние части побегов, соцветия, соплодия составляющие не более ее половины. Все это заставляет считать причиной временного снижения встречаемости серны в луговых биотопах заповедника летом в последние несколько лет и вытеснение ее в лесной пояс трофическую конкуренцию (Ромашин 1993).

Помимо установленной связи фитомассы с метеофакторами она лимитируется и скоростью разложения ветоши, а в условиях значительной пастбищной нагрузки — экскрементов копытных (Гусев, Гусева 1983; Harestad, Bunnell 1987), поскольку известно, что основной поток веществ в экосистеме альпийской пустоши идет через детритные цепи (Воронина и др. 1987), что в значительной мере справедливо и для альпийских луговых ассоциаций. В условиях Тебердинского заповедника за двух летний период ветошь альпийских злаков распадается на 28-45% (Биогеоценозы альпийской пустоши 1987), т.е. весь процесс длится 4-5 лет.

Биомасса тура и серны на участке определяется лишь балансом рождаемости и смертности, так как эти виды более оседлы, чем олень, с менее протяженными сезонными вертикальными перемещениями. Сравнение динамики прироста с циклами СА свидетельствует об их синхронности — значительные и/или затяжные (2-4 года) снижения процента сеголеток у обоих видов в заповеднике — совпадают с солнечными минимумами. Корреляция доли сеголеток у тура (кривая -7) с количеством осадков в предшествующем году по м/с "Сочи" (1982-88) была недостоверной ($r=-0,20$), по метеоданным ландшафтной станции "Джуга", расположенной на рассматриваемом участке, за 1986-92 гг. связь была средней ($r=0,76$), но из-за малого ряда

наблюдений также незначимой. По перинейскому же козлу подобная корреляция оказалась очень тесной: $r=0,98$ (Escos, Alados 1991).

Таким образом, в динамике биомассы сообщества копытных на центральном стационарном учетном участке заповедника за последние 50 лет может быть условно выделено 3 периода, из которых последний (начиная с 1977 г.) характеризуется довольно устойчивой 3-4 летней цикличностью, связанной с притоком на участок оленей, который, в свою очередь, был синхронен с продукцией фитомассы субальпийской растительности. Последняя же детерминирована климатическими факторами и суммированием скоростей разложения опада и экскрементов копытных. Сравнение фитомассы злаков в альпийской зоне участка с расчетным потреблением растительного корма резидентной группировкой туров указывает на напряженность трофических связей на участке стационара по этому важнейшему компоненту рациона копытных. В отдельные годы нагрузка на пастбище достигает уровня с которого оно начинает деградировать.

Следствием возникшей трофической конкуренции на фоне общего похолодания климата за последние 10-11 лет явилось вытеснение с летних луговых биотопов в лесные наиболее мелкого члена сообщества — серны. Колебательные свойства (длительность цикла) системы "пастбище-копытные" при существующей в последние годы значительной пастбищной нагрузке видимо определяются скоростью разложения экскрементов. Благодаря широким сезонным миграциям оленя в заповеднике на фоне территориальности волчьих семей биомасса сообщества копытных на стационарном участке не ограничивается хищниками. В границах же всей охраняемой территории заповедника пресс хищников без антропогенного вмешательства ограничивает верхний уровень их биомассы.

Литература.

1. Александров В.Н. Экология кавказского оленя. труды КГЗ, вып. X, 1968, 95-200.
2. Викторов Г.А. Проблемы динамики численности насекомых. М., Наука, 1967, с.271
3. Гусев А.А. Участие диких копытных в разложении растительности в экосистемах лесостепи. ж.Экология, № 6, 1983, 51-55.
4. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М., "Мир", 1988, 184 с.

5. Дубень А.А. Экология популяций серны и тура, их роль в экосистемах. Отчет о научноисследовательской работе за 1975-80 гг., Сочи, 1981, с. 147.
6. Зотов А.А. Улучшение и использование горных сенокосов и пастбищ. М., Россельхозиздат. 1986, 110 с.
7. Зотов А.А. Горные пастбища и сенокосы. М., Агропромиздат, 1987, 253 с.
8. Ишков В.Н. 22-й солнечный цикл солнечной активности: основные свойства и ход развития. Астрономический календарь. М., Наука, 1922, 215-229.
9. Калугин С.Г. Восстановление зубра на Северо-западном Кавказе. Труды КГЗ, вып. X, 1968, 3-94.
10. Касти Дж. Большие системы. М., "Мир", 1982, 216 с.
11. Котов А.В. Кубанский тур, его экология и хозяйственное значение. Труды КГЗ, вып. X, 1968, 201-293.
12. Кудактин А.Н. Волк Западного кавказа (экология, поведение, биоценотическое положение). Дисс, на соиск. степ. кан. биол. 1982, 216 с.
13. Леме Ж. Основы биогеографии. М. Прогресс, 1976, 308 с.
14. Летопись природы Кавказского Государственного заповедника. Сочи, 1991, 1992, 1993.
15. Максимов А.А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск, Наука, 1984, 230 с.
16. Максимов А.А. Природные циклы. Л. Наука, 1989, 237 с.
17. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных: анализ на уровне организма. М., Наука, 1976, 291 с.
18. Одум Ю. Основы экологии. 1975, 740 с., 1986, 704 с.
19. Ромашин А.В. Взаимоотношения в сообществе копытных животных Кавказского заповедника и проблема его охраны. Сб. Актуальные вопросы экологии и охраны природы предгорных экосистем. Краснодар, 1933, 121-122.
20. Четвериков С.С. Волны жизни. Дневник зоол. отделения Императорского о-ва любителей естествн. этнографии. М., 1905, т.3, вып 6, 106-110.
21. Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных. Сб. Итого науки и техники. Зоол. позвон. т. 14, М., ВИНТИ, 1986, 5-70.
22. Anderwartha H.G. Birch L.C. The distribution and abundance of animals, 3, Chicago, Univ. Press.; 1954, 782 p.
23. Escos G. Alados C.L. Influence of weather and population characteristics of free-ranging spanish ibex in the Sierra Nevada y Segura and in the eastern Sierra Nevada. Mammalia № 1, 1991, 67-78.

24. Fandos P.
Vigal C.R. 1988, Body Weight and Horn length in relation to age of spanish wild goat. *Acta theriol.*, v.33, 25, 1988, 339-344.
25. Harestad A.S.
Bunnell F.L. Persistence of black-tailed deer fecal pellets in coastal habitats. *G. Wildll. Manag.*, 51, № 1, 1987, 33-37.
26. Hofmann R.R. Digestive physiology of the deer — their morphophysiological specialisation and adaptation. *Bul. Royal Soc. of New Zealand*, V. 22, 1985, 393-407.
27. Hofmann R.R. The ruminant stomach. Stomach structure and feeding habits of East African game ruminants. *East Afr. Lit. Bur. Monogr. Biol.* 2, 1973, 38-45.
28. Hofmann R.R. Comparative anatomical studies imply adaptive variations of ruminant digestive physiology. *Canadian Journal of Animal Science*, 64, Suppl. 1984. 203-205.
29. Miller G.C. Niche relationships among parasitic insects occurring in a temporary habitat. *Ecology*, 61, 1980, 270-275.