

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВА ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ КАВКАЗСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

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 (Andrevartha, Birch, 1954; Викторов, 1967), к которым относятся метеофакторы, корм, хищничество, паразиты, эпизоотии, стресс, биоценозные отношения (конкуренция симбиоз), антропогенное влияние, изменчивость фенотипического состава и др.; 2) причины цикличности в динамике численности животных или их многолетних флуктуаций (проблемы периодичности вспышек). Общественная роль «воли жизни» как фактора эволюции (Четвериков, 1905). В последнее десятилетие появились убедительные свидетельства в пользу влияния трофической конкуренции на скорость и направленность эволюции видов (Джиллер, 1988; Шенброт, 1986). Понятно, что если виды, принадлежащие к одной гильдии (Miller, 1980) использу-

ют один пищевой ресурс или группу сходных ресурсов, взаимодействие с которыми происходит по типу известных отношений в системе «производитель — потребитель» с сильной отрицательной обратной связью, то очевидно изменение обилия любого из потребителей приведет с определенным запаздыванием к изменению обилия у остальных, но с обратным знаком. Отсюда следует, что учет горизонтальных (конкуренция — симбиоз) связей особенно в насыщенных (климаксных) экосистемах имеет принципиальное значение, поскольку эти взаимодействия делают систему более «связной» (Кастн, 1982), устойчивой и управляемой. Получившее большее распространение, чем гильдия, понятие «сообщество» (Шенброт, 1986) удобнее для анализа вещественно-энергетических потоков в экосистемах, так как члены сообщества реагируют на поступление ресурсов с нижележащего трофического уровня как относительно единое целое. Для анализа динамики сообщества одним из наиболее подходящих параметров является биомасса организмов (Одум, 1975, 1986), а не их численность. Оценка биомассы группировок крупных млекопитающих в охраняемых биоценозах без изъятия весьма проблематична, поэтому актуально развитие способов оценки этого показателя без отстрела и отлова. При визуальных ежегодных учетах 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 (Дуров, Немцев, Ромашин, внутриведомственные отчеты 1991 — 1993 гг.). Поголовье их на летних пастбищах выявляется в первой половине лета в ходе визуального учета в альпийско-субальпийских поясах заповедника на площади 77 тыс. га. Данные о весе и возрасте животных взяты из литературы, относящейся к особям, добытым в ходе отстрелов в научных целях, проведенных в разное время (Калугин, 1968; Александров, 1968; Котов, 1968; Дубень, 1981; Ромашин, неопубликованные данные) позволяют подобрать коэффициенты к уравнению Бергалампи — наиболее популярному и часто используемому при описании зависи-

мости массы тела и возраста особи у млекопитающих (Мина, Клевсизаль, 1976): $M = M_0 \times (1 - e^{-a(t+v)})^3$, где

M_0 — асимптотическая масса тела, a — скорость роста, v — коэффициент, связанный с размером тела при рождении, t — возраст (Zandos, Vignal, 1986). Рассчитанные значения коэффициентов по методу наименьших квадратов приводятся ниже:

Таблица

Вид	Тур		Серна		Олень		Зубр	
	О	+	О	+	О	+	О	+
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 особей	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 визуальпо учетных копытных (кривая — 3), в динамике которой прослеживаются 3 характерных интервала: 1) 1952 — 1966 гг. — восстановление и стабилизация численности (биомассы) копытных непосредственно за послевоенными годами; 2) 1971 — 1976 гг. — значительный рост суммарной биомассы копытных, связанный с интенсивным отстрелом волка в рамках проводимой программы по регуляции его численности, когда в 1972 — 1977 гг. было добыто 204 хищника (Кудактин, автореферат кандидатской диссертации, 1981), что подтверждает гипотезу Hair ston et al (1960) — численность фитофагов в первую очередь сдерживается хищниками. Последний третий период в динамике сообщества характеризуется циклической устойчивостью за период 1977 — 1993 гг., что соответствует стабильной саморегулирующей системе «пастбище — копытные — хищники» на стационаре. Колебания би-

массы копытных происходят 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 периодические появления и отток этого вида (кривая — 5) определяют периодичность общей биомассы. Сравнение ее с солнечной активностью (СА) — кривая 1 (данные из Марилмл., 1990); Астрономический календарь, 1992), среднегодовой температуры — кривая 2, суммы 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, надо полагать, трансформирована через цикличность фитомассы луговой растительности, которая, в свою очередь, определяется сроками наступления весеннего потепления (апрель) и начала вегетации (Семагина, 1991, внутриведомственный отчет). 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 за 1986 — 1990 гг. была средней ($r = 0,64$), но статистически незначимой. Соотношение фитомассы злаков в вейниково-пестроопсыяницевых ассоциациях (разновидность субальпийского луга, граничащего на участке непосредственно с альпийским) и биомассы сообщества копытных за 1986 — 1996 гг. составило соответственно 151,7; 114,8; 126,2; 192,4, что сравнимо с аналогичным значением по национальному заповеднику 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 данном фитоценозе, т. к. различие в климатических условиях

за исключением высотного температурного градиента здесь отсутствует. Изменчивость же продуктивности по этим двум типам луга была не синхронной. За период 1987 — 1992 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), составляющие в бесснежный период года от трети до половины кормового рациона вида (Ромашин, внутриведомственный отчет, 1991). По спектру питания мы относим данный вид к группе типичных пастбищников по экологической классификации копытных Хофманна (Hofmann, 1973, 1984, 1985). В то время, как остальные жвачные сообщества более всего подходят к промежуточному типу (в связи с тем, что активно используют луговые пастбища в те или иные сезоны года). Сравнение расчетной потребленной фитомассы злаков (методики расчета см. во второй статье настоящего сборника) группировкой туров, обитающих весь вегетационный период в альпийской зоне участка, с общим запасом злаков на нем, позволяет оценить степень их использования за летний период (в среднем 100 дней).

Таблица 2

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

* За этот год имеются данные лишь на начало вегетации (Семагина, 1991), по которым произведена экстраполяция на II декаду июля.

В целом за 4 года процент изъятия по злакам составил 39,1% (пределы 29,2 — 96,3%). Учитывая, что половину рациона туров составляет разнотравье, то в отдельные годы (1989 г.) нагрузка на злаки достигает 45 — 50%. В то же время известно, что 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). Если учесть, что в альпийском поясе стационара летом держится еще и небольшая часть оленей и серн (примерно 20% от биомассы туров), то трофические связи между злаками, важнейшей кормовой растительностью этого типа луга и копытными достаточно напряженные. Следует также учитывать, что животные поедают лишь наиболее питательные части наземной фитомассы: верхние части побегов, соцветия, сочлодия, составляющие не более ее половины. Все это заставляет считать причиной снижения встречаемости серны в луговых биотопах заповедника летом в последние несколько лет следствием вытеснения ее в лесной пояс в результате трофической конкуренции (Ромашин, 1991).

Помимо установленной связи фитомассы от климатических факторов она лимитируется также скоростью разложения встои, а в условиях значительной пастбищной нагрузки и экскрементов копытных, поскольку известно, что основной поток веществ в экосистеме альпийской пустоши идет через детритные цепи (Воронина и др., 1987), что справедливо и для альпийских луговых ассоциаций. В условиях Тебердинского заповедника за двухлетний период ветошь альпийских злаков распадается на 28 — 45% (Биогеоценозы альпийской пустоши, 1987), т. е. весь процесс длится 4 — 5 лет. Экскременты копытных в луговых ценозах разрушаются на 88 — 92,5% за два года (Гусев, Гусева, 1983; Harestad, Bunnell 1987). Таким образом, 3 — 4-летнюю цикличность фитомассы и биомассы оленя можно объяснить также свойствами самой системы «пастбище — копытные» с сильной отрицательной обратной связью; суммированием скоростей разложения опада и экскрементов. Превалирование того или иного из этих двух процессов и дает весь спектр циклов от 2-х до 4-х лет.

Биомасса тура и серны на участке определяется лишь балансом рождаемости (кривые — 6 и — 5) и смертности, так как эти животные ведут более оседлый образ жизни, чем олень с менее протяженными сезонными вертикальными перемеще-

ниями. 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 с количеством осадков в предшествующем году по м/с «Сочи» (1982 — 1988) была недостоверной ($r = -0,20$), по метеодашным ландшафтной станции «Джуга» за 1986 — 1992 гг. (она расположена на самом участке) связь была средней ($r = 0,76$), но из-за малого ряда наблюдений также незначимой. В то же время по пиренейскому козлу аналогичная связь оказалась очень тесной: $r = 0,98$ (Escos, Alados, 1991).

Таким образом, в динамике биомассы сообщества копытных на центральном 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, динамика биомассы которого синхронна с продукцией фитомассы субальпийской растительности. Она, в свою очередь, определяется 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 виду корма на альпийском луге. Следствием возникшей трофической конкуренции на фоне общего похолодания климата явилось вытеснение с летних луговых биотопов в лесные наиболее мелкого члена сообщества — серны. Колебательные свойства (длительность периода) системы «пастбище — копытные» при значительной пастбищной нагрузке определяются скоростью разложения экскрементов. Благодаря широким сезонным миграциям оленя в заповеднике и территориальности волчьих семей биомасса сообщества копытных на рассматриваемом участке не ограничивается хищниками (волками).