

УДК 599.6/73:581.5(477)

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ДИКИХ КОПЫТНЫХ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ БИОЦЕНОЗЫ УКРАИНЫ

Домнич В.И., Евсева Т.А.

Как компонент биогеоценозов животные вступают в сложные взаимоотношения как с растительными сообществами, так и с почвами, участвуя в круговороте различных органических и неорганических соединений. Известно, что фитофаги являются консументами первого порядка и соответственно важнейшим звеном в пищевой цепи.

Изучение влияния диких копытных на фитоценозы складывается из нескольких направлений и носит системный характер. С одной стороны для решения данной проблемы необходимо детальное изучение структуры самого растительного сообщества, его продуктивности, влияния различных абиогенных факторов, кругооборота макро- и микроэлементов. С другой стороны предусматривается как можно более полное изучение жизнедеятельности самих фитофагов и в частности их питание. И на основании этого выявляется взаимосвязь между растительными сообществами и обитающими на них растительноядными животными, с учетом их влияния на формирование почв.

Что касается первого направления, в настоящее время в биогеоценологии наметилась тенденция перехода от экстенсивных маршрутных исследований к более углубленному стационарному биогеоценологическому изучению природных ресурсов и их воспроизводства, без которого невозможно разработать научные основы улучшения кормовой базы для копытных, интенсификации заповедников и охотничьих хозяйств, а также биологических основ охраны природы. В частности для биоценозов степей основными направлениями исследования динамики являются: структура травостоев, в том числе вертикальное распределение листовой поверхности; первичная и вторичная продуктивность в надземной и подземной частях; изучение систем территориально смежных и односторонне или взаимно сопряженных биогеоценозов (комплексные профили, катены, полигон-трансекты и пр.); климатические факторы (количество осадков, температура, поступление солнечной энергии и пр.); зоокомпоненты; микроорганизмы почв; количественная оценка некоторых обменных процессов между атмосферой и растениями, отмершими растительными остатками, природными водами и почвами; кругооборот микро- и макроэлементов; воздействие на комплексы агротехнических мероприятий и многое другое[1].

Второе направление, как уже указывалось выше, представляет собой всестороннее изучение жизнедеятельности животных и, прежде всего, их питания.

Исследованиями в данном направлении занимались многие ученые, как в СНГ, так и за рубежом. Укажем, что здесь также имеют место различные подходы, а именно изучать питание фитофагов можно посредством наблюдений в дикой природе, исследованием содержимого их желудков с последующим определением переваримости или детального изучения всех нюансов питания на прирученных животных и т.д. Каждый из этих подходов имеет свои достоинства и недостатки.

Например, М.-Р. Магомедов и Ю.А. Яровенко, изучая интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура в неволе, пришли к выводу, что абсолютная величина потребления кормов у этих животных достигает 900-1500 г сухого вещества в сутки и не зависит от качества корма. Абсолютное потребление корма у взрослых туров в летний период в среднем в 1,8 раза выше, а относительное (на 1 кг массы тела) в 1,5 раза ниже, чем у молодых. В зимний период уровень абсолютного потребления кормов молодых и взрослых животных не различается, тогда как относительный уровень потребления у молодых в 3 раза выше, чем у взрослых. По мнению авторов, это связано с тем, что у молодых животных зимой не происходит снижения уровня потребления корма, которое резко выражено у взрослых особей. Ограничение подвижности снижает потребление корма в 1,4 раза. Далее авторы указывают, что продолжительность пастбы зависит от продуктивности и видового состава растительных сообществ. Переваримость, согласно представленным исследованиям, изменялась от 41 до 81% и зависела от содержания в кормах сырой клетчатки [2].

Интересная методика изучения переваримости для количественной оценки потребления пищи свободнопасущимися сайгаками путем использования лигнина и кремния кормовой растительности в качестве индикаторов предложена Б.Д. Абатуровым (1997). Исследования показали, что лигнин и кремний практически не усваиваются в процессе пищеварения: возврат лигнина с фекалиями составляет

93-98%, кремния 97-100%, что подтверждает возможность их использования в качестве индикаторов переваримости [3].

При изучении кормовой обеспеченности диких копытных в сухой сезон на луговых пастбищах Эфиопии тот же Б.Д. Абатуров [4] для расчета суточного потребления корма использовал методики, основанные на измерении количества выделяемых фекалий и переваримости. При этом химический анализ кормовых растений и фекалий определяли стандартными методами. Баланс энергии и протеина рассчитывался по формулам Калошника и Клейменова (1985) [5] по аналогии с таковым для сельскохозяйственных животных. Потребности в энергии определяли по сумме потребностей на поддержание (равной энергии покоя), на лактацию и на разные виды активности с учетом их доли в суточном бюджете времени. Энергию на поддержание вычисляли по формуле: $440 \text{ кДж } M^{0,75}$ за 1 день, где M - масса тела (кг), для трат энергии на лактацию использовали коэффициент 2,3, на пастьбу - 1,5, ходьбу - 2,5, отдых - 1,5 [6,7,8]. Для оценки потребностей в протеине для зебр использовали кормовые нормы для лошадей (вес тела 270 кг), для газели - кормовые нормы для овец (самцы - 80 кг, самки - 50 кг) с учетом потребностей на лактацию [5,6,7,9].

Кроме того, Б.Д. Абатуров, М.В. Холодова, А.Е. Субботин (1982), исследуя интенсивность потребления и переваримость кормов у сайгаков, выявили, что избыточное содержание влаги в корме (более 60-70%) снижает потребление сухого вещества корма более, чем в 2 раза. Зимой потребление уменьшается в 1,5-2,2 раза по сравнению с летом. Ограничение подвижности снижает потребление в 1,5 раза [10].

Из методов определения суточного потребления пищи млекопитающими наибольшее распространение в зоологических исследованиях получил метод прямого определения количества съеденной пищи по разнице между весом заданного корма и весом его несъеденного остатка в условиях клеточного содержания животных [11,12,13,14]. При всей кажущейся простоте этого метода его применения осложняется значительной изменчивостью содержания влаги в корме, вызывающей непостоянство его веса. Возникает необходимость делать поправку на усушку корма за время проведения опыта по кормлению и точно фиксировать влажность задаваемого корма, если вес съеденной пищи был определен при ее естественной влажности ("сырой" вес), или же оценивать потребление в показателях "сухого" веса корма. Последний способ более приемлем, т.к. обеспечивает независимость показателей веса потребленного корма от содержания влаги.

Получение таких показателей требует определенных приемов, которые при изучении питания млекопитающих до сих пор окончательно не отработаны, часто применяются неправильно либо неоправданно усложняются.

В этой связи Б.Д.Абатуровым [15] предлагается ряд приемов, позволяющих разрешить возникающие трудности. Суть их сводится к следующему. Перед дачей корма животным, содержащимся в клетках, берут его образец для определения влажности и сухого вещества. Образец высушивают в термостате до абсолютно сухого состояния, т.е. до постоянного веса, после чего рассчитывают процентное содержание сухого вещества. Полученная величина позволяет пересчитать количество заданного корма на "сухой" вес. По разнице между "сухим" весом заданного корма и его несъеденного остатка определяют количество потребленной пищи, выражаемое в показателях сухого веса. Количество задаваемого корма должно быть избыточным.

Параллельно с указанными определениями проводят определение коэффициента переваримости корма, для чего в каждом случае учитывают количество экскрементов в сухом весе и рассчитывают переваримую часть потребленной пищи: $V=100-\Phi*100/C$, где V - коэффициент переваримости (%), Φ - абсолютно сухой вес экскрементов (г), C - количество съеденной пищи в сухом весе (г) [16].

Все указанные определения проводят при избытке корма. Тем самым уже исходно предполагается, что получаемый результат соответствует максимальному потреблению пищи животными, обеспечиваемому их физиологическими возможностями. Например, из практики животноводства известно, что при кормлении даже нелактирующих животных вволю уровень кормления может увеличиться в три раза по сравнению с поддерживающим, т.е. необходимым для обеспечения всех физиологических функций [7].

Автор предполагает, что в природных условиях при напряженном пищевом режиме (пищевая конкуренция, ограниченные запасы и т.д.) потребление пищи часто не достигает максимальных величин, а получаемые указанным выше путем результаты не соответствуют реальным показателям питания в природе. Исходя из этого, Абатуров и Кузнецов [17] на примере грызунов использовали определения, основанные на данных веса содержимого желудка животных, пойманных в природе, скорости прохождения пищи через желудок и длительности периода наполнения желудка. Аналогичные исследования можно проводить и на копытных. Авторы считают, что данный метод нуждается в дальнейшем совершенствовании. Прежде всего это касается необходимости установить соотношение между скоростью прохождения пищи через желудок и показателем наполнения желудка (вес содержимого желудка). Скорость прохождения пищи зависит от количества потребленного корма, как

это указывалось выше [17]. Очевидно о ней можно косвенно судить по наполнению желудка, которое отражает количество потребляемого корма и может быть непосредственно измерено в природе.

Для биологических и экологических исследований весьма важно знать величину общего потребления растительности всей популяцией за определенный отрезок времени. Эту величину обычно рассчитывают на основании данных о суточной норме потребления корма каждой особью и численности (плотности) популяции животных. Необходимо однако учитывать, что получаемая таким образом величина еще не отражает общего изъятия фитомассы популяцией, т.к. не включает в себя кормовых остатков, т.е. отчужденных, но не съеденных частей растений. По имеющимся данным, количество кормовых остатков, образуемых леммингами и полевкой -экономкой в тундре, составляет 80-88% от общей величины отчужденности [18]. У копытных кормовые остатки образуются прежде всего под влиянием отторжения частей растения копытами. У овец они составляют 50%, у коров - 25-56% общей величины отчужденности.

Для определения реального количества растительности, потребленного всей популяцией, весьма перспективен учет экскрементов с последующим пересчетом их массы на искомую величину потребления. Впервые этот метод при изучении диких животных был применен Тихвинским (1934) для определения фитомассы, потребленной популяцией сурков. Впоследствии учет суточного поступления экскрементов был с успехом использован Семеновым- Тянь-Шанским (1948) для оценки интенсивности питания лося.

Суть метода заключается в следующем. Собирают и взвешивают экскременты, отложенные животными изучаемой популяции за определенный промежуток времени (за год) на определенной площади. Для этого исследования проводят или на постоянных учетных площадках, которые предварительно очищают от старых экскрементов [19], или, при условии сезонного пастбищного использования территории, свойственного многим диким копытным, собирают лишь экскременты, отложенные за прошедший сезон и обычно хорошо отличающиеся от старых. Устанавливают сухой вес собранных экскрементов, после чего из данных по переваримости кормов рассчитывают количество съеденной за определенное время растительности: $C = \Phi * 100 / 100 - B$, где C - потребленная фитомасса (сухой вес) на единице площади, B - коэффициент переваримости фитомассы у данного вида животных (%).

Можно полагать, что для видов, у которых экскременты достаточно длительное время сохраняются в неизменном состоянии, и при статистически правильных методах учета данный способ определения потребленной фитомассы дает наиболее объективные результаты. Дело в том, что он не требует знания численности животных, точное определение которой для многих видов в настоящее время еще очень затруднительно, не требует определения суточного рациона животных, который в естественных условиях непостоянен. Тем самым исключаются параметры, которые могут повлечь за собой ошибку в данных определениях.

Вместе с тем, определенное искажение результатов может быть вызвано деятельностью микроорганизмов и животных, потребителей экскрементов (копрофагов) или обусловлено их разрушением под влиянием физических факторов среды (атмосферные осадки, солнечная радиация и т.д.), поэтому в каждом конкретном случае желательно исследование длительности сохранения неизменного веса экскрементов, особенно в условиях достаточного увлажнения. В засушливых условиях, по мнению Абатурова, экскременты таких млекопитающих как овцы, сайгаки, суслики почти не подвергаются воздействию копрофагов и очень медленно разрушаются под действием физического выветривания.

М.В.Холодова и В.И.Приходько занимались изучением потребления и переваривания кормов у кабарги [20]. При этом величину суточного рациона устанавливали принятыми методами [15]. Учетный период каждой серии опытов продолжался 5-9 дней. Ему предшествовал подготовительный, во время которого животное привыкает к новым условиям содержания и новому виду корма (3-5 дней). Перед началом и по окончании опыта животных взвешивали. Корм и воду давали вволю, так что в кормушках находился постоянно свежий корм.

Сбор кормовых остатков и экскрементов проводили 1 раз в сутки в одно и то же время. Поскольку при кормежке в природе кабарга очень избирательно подходит к выбору кормов [21,22], то и в опытах животным предлагали наиболее привлекательные корма, предпочитаемость которых выясняли во время предварительных наблюдений. Эти корма давали в чистом виде или в сочетании друг с другом. Все данные выражались в сухом весе. Коэффициент переваримости определяли как процентное соотношение количества усвоенного корма (вес съеденного минус вес экскрементов) к весу съеденного корма. Оценку поедаемости проводили по 5- балльной шкале.

Следует отметить, что млекопитающие могут испытывать недостаток растительного корма при его кажущемся обилии. Запас корма, при котором животные не успевают собирать суточную норму пищи, является критическим, а его использование предельным. Меняющийся уровень потребления пищи служит тем сигналом, который позволяет животным следить за состоянием кормовых запасов и вовремя

реагировать на их уменьшение. Уровень использования кормовых запасов растительности в открытых ландшафтах обычно значительно выше, чем в лесных, но не превышает 70 %. Растительный покров обладает многочисленными приспособлениями, позволяющими выносить без ущерба для своей продуктивности изъятие во многих случаях не менее 70 % растительной массы. Животные более чувствительны к изъятию растительной массы, служащей им кормом, чем сама растительность, и поэтому не в состоянии снизить ее продуктивность. По-видимому, такой механизм регуляции характерен для всех непосредственно связанных между собой элементов пищевой цепи от автотрофов до хищников. Продуктивность каждого последующего элемента определяется предыдущим, обратные же зависимости менее распространены.

Что касается взаимосвязи животных и растительных сообществ, то здесь интересно вспомнить работу Петрусевича [23]. Автор считает, что даже в нормальных, не тронутых массовым размножением вредителей экосистемах растительноядные животные имеют большое значение в жизни биогеоценозов. Они могут быть причиной различных экологических процессов, таких как увеличение или уменьшение процессов продукции, стабильности и т.п. Одной из экологических характеристик фитофагов является запас, т.е. среднее количество биомассы в год, и величина ее оборачиваемости. Фитофаги могут оказывать существенное влияние на растительность, если их средняя биомасса значительна и кругооборот биомассы велик. Слишком большое изъятие растительной биомассы может привести к большому или меньшему нарушению функционирования экосистемы и даже к ее разрушению. Умеренный выпас может увеличить первичную продукцию и процессы продуктивности.

По мнению Абатурова Б.Д. [24], реакция растительных сообществ на изъятие фитомассы животными может проявляться в нескольких формах: в качественном изменении структуры сообщества, в том числе его видового состава, в изменении запаса растительности (фитомассы), в изменении продукции фитоценоза. Общие закономерности изменений структуры и фитомассы сообществ под влиянием пастбы животных в настоящее время ясны, что нашло отражение в разработке теории пастбищной дигрессии. Вместе с тем изучение закономерностей изменения продуктивности стало возможным лишь в недавнее время в результате развития общей теории биологической продуктивности. Было показано, в частности, что для правильной оценки состояния и продуктивности пастбищной растительности необходимо учитывать не только фитомассу, имеющуюся на корню, но и удаленную животными.

Еще недавно господствовало мнение, что любое выедание растительности животными сопровождается в той или иной степени угнетением растений и снижением их продуктивности. Оказалось, что влияние фитофагов не столь однозначно. По практическим наблюдениям выедание сусликами до 20-30 % урожая растительности оставляет ее продуктивность практически без изменения. Характерно, что длительное прекращение выпаса скота не увеличивает продуктивность растительности по сравнению с растительностью постоянного пастбища. Из этого следует, что положительная реакция пастбищной растительности на снятие пресса фитофагов, которая якобы всегда проявляется с некоторым запаздыванием, не обязательна [18].

Для пастбищного фитоценоза частичное удаление фитомассы не только не наносит ущерба, но даже необходимо для поддержания высокой продуктивности. В целом реакция растительности на удаление зеленой массы в различных природных условиях неодинакова. Анализ с использованием математического моделирования показал, что в том случае, когда интенсивность фотосинтеза и продуктивность ограничиваются потоком световой энергии, удаление листьев до определенного уровня должно увеличивать продуктивность [25]. Этот эффект связан с увеличением отношения интенсивности фотосинтеза к дыханию растений при уменьшении фитомассы в результате воздействия фитофагов. Если продуктивность ограничена запасами доступной влаги в почве, то удаление части фитомассы не меняет продуктивности при условии полного использования растительностью запасов влаги. И, наконец, если продуктивность ограничена запасом тепла (при коротком вегетационном периоде), то любое удаление фитомассы должно снижать продуктивность.

Огромное значение имеет также влияние экскрементов растительноядных животных на почвообразовательные процессы и на кругооборот веществ.

Таким образом, действие растительноядных животных может вызвать целый ряд экологических процессов, таких, например, как увеличение при небольшом потреблении или уменьшение при сильном выпасе первичной продукции, изменение биомассы растений и видового разнообразия, появление более сложной организации экосистем и т.д.

На Украине данное направление недостаточно разработано. Наряду с биоценологическими исследованиями и отдельными исследованиями питания копытных (в частности можно указать на работу Корнеева и Кричевской (1975) [26] по питанию ланей в лесостепной зоне Украины), именно взаимоотношением фитофагов и растительных сообществ в экологическом аспекте на Украине практически не занимались (в данном случае имеются в виду крупные дикие копытные).

Нами на протяжении пяти лет ведутся исследования в этом направлении, включающие как питания копытных, так и структуры растительных сообществ, биохимического анализа растений, пищевой и энергетической ценности кормов, а также взаимного влияния фитоценозов и копытных.

Актуальность такой работы несомненна, поскольку открывает широкие перспективы для внедрения результатов этих исследований в практику заповедных, охотничьих и других хозяйств на Украине.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дылис Н.В., Моторина Л.В., Носова Л.М., Пьявченко Н.И., Работнов Т.А. О биогеоценологических исследованиях в СССР в 1972 году// Известия Академии наук. Сер. Биологическая, 1974.- С. 111-124.
2. Магомедов М.-Р., Яровенко Ю.А. Интенсивность питания и переваримость кормов у дагестанского тура (*Capra cylindricornis*) в неволе // Зоол. журн. – 1997. Т. 76 вып. 2.- С. 243-250.
3. Абатуров Б.Д., Колесников М.П., Лихнова О.П., Петрищев Б.И., Никонова О.А. Использование лигнина и кремния кормовой растительности в качестве индикаторов переваримости для количественной оценки потребления пищи свободнопасущимися сайгаками// Зоол. журн. – 1997. Т.76, №1.- С.104-113.
4. Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.И., М.-Р.Д. Магомедов, Петелин Д.А., Фенаду Кассайе. Оценка кормовой обеспеченности диких копытных в сухой сезон на луговых пастбищах Эфиопии// Зоологический журнал. -1996.- Т. 75, вып. 3.- С. 439-449.
5. Калошников А.П., Клейменов Н.И. Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных.- М.: Агропромиздат, 1985.- 456 с.
6. Потребность жвачных животных в питательных веществах и энергии.-М.: Колос, 1968.-496 с.
7. Мак-Дональд П., Эдвардс Р., Гринхалд Дж. Питание животных.-М.: Колос, 1970.-450 с.
8. Owen-Smith N., Coper S.M. Nutritional ecology of a browsing ruminant, the Kudu (*Tragelaphus strepsiaros*), through the seasonal cycle// J. Zool. London. V.219. - P.29-43.-P.12-19.
9. Лемин В.Ф., Шпаков А.П. Назаров В.Н. Кормовые нормы и таблицы.- Минск: Ураджай, 1966.-510 с.
10. Абатуров Б.Д., Холодова М.В., Субботин А.Е. Интенсивность потребления и переваримость кормов у сайгаков (*Saiga tatarica*)// Зоол. журн. – 1982.- Т. 61, вып. 12.- С.1870-1879.
11. Башенина Н.В. Руководство по содержанию и разведению новых в лабораторной практике видов мелких грызунов. Изд. Моск. ун-та.-1975.- С. 1-165.
12. Воронов А.Г. О методах полевого изучения кормового рациона мелких грызунов. 1955, Бюлл. Моск. общества испытателей природы, отд. Биол. 54,5.- С 21-30.
13. Голлей Ф.Б. Методы измерения вторичной продуктивности в популяции сухопутных животных. 1968, Сб. “Информационные материалы по Международной Биологической Программе”, 2, Новосибирск.-С. 1-40.
14. Кулюкина Н.М. Поедаемость различных кормов некоторыми видами мышей и полевок –М: Изв. Тимирязевской с.-х. Академии, 2.-1974.- С.154-165.
15. Абатуров Б.Д. Об определении интенсивности потребления пищи и освоение кормовых ресурсов растительноядными млекопитающими// Зоологический журнал.- 1980.- Т. 59, Вып.11.- С.1726-1731.
16. Томмэ М.Ф., Ксанфопуло О.И., Сементовская Н.М. Переваримость кормов.-М.: Сельхозиздат, 1953.- С.1-395.
17. Абатуров Б.Д., Кузнецов Г.В. Изучение интенсивности потребления пищи грызунами// Зоол. журн.- 1976.- Т. 55, вып. 1.-С. 122-127.
18. Абатуров Б.Д., Ракова М.В., Середнева Т.А. Воздействие малых сусликов на продуктивность растительности в полупустыне. // Фитофаги в растительных сообществах – М.: Наука, 1980.-С. 122-127.
19. Кузнецов Г.В. Роль лосей в переносе энергии в лесных экосистемах //Почвы и продуктивность растительности.- М.: Изд-во Моск. гос. ун-та.- С. 41-47.
20. Холодова М.В., Приходько В.И. Потребление и переваримость кормов у кабарги (*Moschus moschiferus*) // Зоол. журн.- 1984.- Т. 63, вып. 6.- С. 923-925.
21. Егоров С.В. Кабарга.-1965.- В кн. Дикие копытные Якутии.- М.: Наука.- С. 434-457.
22. Устинов С.К. Биология кабарги в связи с ее промысловым использованием // Зоол. журн.-1969. – Т.48, вып. 10.- С.1558-1563.
23. Петрусевич К., Гродзинский В. Значение растительноядных животных в экосистемах // Экология.- 1973.- №6.- С. 5-11.
24. Абатуров Б.Д. Растительноядные млекопитающие в экосистемах полупустыни: Автореф. дис.: д-ра биол. наук: Москва, 1982.
25. Лопатин В.Н., Абатуров Б.Д. математический анализ влияния дефолиации на продуктивность растительности.- Доклады академии наук, 1981.-Т. 237, № 3.- С. 757-759.
26. Корнеев А.П., Кричевская Ц.Ю. Особенности питания ланей в лесостепи Украины.- В кн. Копытные фауны СССР.-М.: Наука, 1975.-С.119-141.