

УДК 591.55+599 (47)

О некоторых особенностях резерватогенных сукцессий в степных заповедниках (на примере териофауны)

Михаил Русин

До деяких особливостей резерватогенних сукцесій у степових заповідниках (на прикладі териофауни). — Русин М. — У статті обговорюються деякі аспекти змін степової териофауни в умовах фрагментації степової зони Євразії. Теоретичною основою аналізу є деякі положення рівноважної моделі островної зоогеографії Р. Мак-Артура і Е. Уїлсона (1967). Відмічено, що одночасно із вилученням видів, що належать до степового фауністичного ядра, відбувається заселення територій, що "звільнилися", видами, які схильні до синантропії, й видами мезофільного комплексу.

Ключові слова: резерватогенні сукцесії, острівний ефект, степова зона, ООПТ, териофауна.

Адреса: Луганський природний заповідник НАНУ, вул. Рубіжна 95, смт. Станічно-Луганське-2, Луганська обл., Україна; E-mail: mrusin@rin.ru.

To some aspects of reservational successions in steppe reserves (by the example of theriofauna). — Rusin M. — In the article some aspects of changes of steppe fauna of mammals due to fragmentation of steppe zone of Eurasia are discussed. The theoretical basis of analysis is some theses of the equilibrium theory of the insular zoogeography of R. H. Mac-Arthur and E. Wilson (1967). It was noticed that simultaneously with disappearance of species of steppe faunistica; core released territories are settled with species, which are inclined to synanthropy as well as with nemoral species.

Key words: reservational successions, island effect, steppe zone, reservations (SPNA), fauna of mammals.

Address: Luhansk Nature Reserve, NASU, 95 Rubezhnaya str., Stanichno-Luhanske-2, Luhanska province, Ukraine; E-mail: mrusin@rin.ru.

Введение

Степная зона Евразии в течение всего исторического периода испытывала значительные антропогенные нагрузки. Тип этой нагрузки был различным и зависел от социально-экономического строя населяющих степную зону народов. Опишем основные из них. Для кочевников наиболее характерными являлись перевыпас домашнего скота (овцы, кони, верблюды) и загонные охоты, в результате которых истреблялось огромное количество дикого зверя. Не менее значимыми были столбовые дороги и специфический метод ведения войны — метод выжженных земель, известный для скифов (нашествие Дария в IV в. до н. э.) и крымских татар (военный поход князя Голицына в конце XVII в.). Как ни существенны были эти типы воздействия, степи в течение двух тысяч лет сохраняли свой относительно неизменный облик с фоновыми видами млекопитающих и птиц. Другой тип землепользования имел эпизодический характер в прошлом и является превалирующим в наше время, однако он оказал неизмеримо большее влияние на степные типы ландшафтов всего мира.

За исторический период в степях Евразии исчезли и продолжают исчезать ряд видов макро- и мезотериофауны. При этом сокращение ареала степных видов шло в направлении с запада на восток, где в Средней Азии некоторыми авторами выделяется степное фаунистическое ядро (Загороднюк, 1998, 1999). Интересно отметить, что это сокращение, судя по историческим литературным сведениям, проходило несколько скачкообразно, судя по всему, не равномерным отступанием ареала вида, а постепенным вымиранием (или истреблением) локальных популяций, границы которых часто совпадали с междуречьями крупных рек (рис. 1).

От теории к практике

Мы попробовали проанализировать данный процесс, который многократно описанный в литературе, с несколько иных позиций. За основу взято некоторые положения равновесной модели островной биогеографии Р. Мак-Артура и Э. О. Вилсона (Mac-Arthur, Wilson, 1963, 1967). В классическом виде эта гипотеза предполагает, что фауна острова находится в состоянии динамического равновесия между вымирающими видами и заселяющими их видами из центров колонизации.

Соответственно, богатство фауны острова зависит от двух факторов:

- 1) размера острова и его биотопического разнообразия;
- 2) расстояния от центров колонизации.

Хотя эта модель разработана на настоящих островах, эту гипотезу можно использовать и при анализе происходящих на материке процессов, в том числе вследствие антропогенной изоляции территорий.

Следует отметить два важных фактора при анализе происходящего процесса угасания степной териофауны. Во-первых, степная зона в Европейской части естественно фрагментирована меридионально-направленными долинами крупных рек (Днестр, Южный Буг, Днепр, Дон, Волга, Урал), что создает как сугубо пространственную преграду для поддержания определенного уровня панмиксии, так и биотопическую (лес посреди степи). Во-вторых, человек своей деятельностью значительно более фрагментировал степную зону за очень короткий промежуток времени, оставив лишь небольшие целинные участки.

Первый из вышеназванных факторов привел к: образованию устойчивых в пространстве и времени популяций, ограничению распространения ряда видов, оказался ведущим фактором при дивергенции популяций и образованию близких видов. Второй — к тому, что начали происходить катастрофические изменения в степных биоценозах и к осознанию того, что необходимо ограничить природопользование путем создания сети ООПТ¹ различного ранга. Однако этот процесс шел крайне неравномерно и скачкообразно, чему свидетельствуют даты создания заповедников (наивысшего ранга в сети ООПТ): Аскания-Нова (1889), Черноморский (1927), Азово-Сивашский (ныне национальный парк — 1927), Украинский степной (1928), Центрально-Черноземный (1935), Луганский (1928–1975), Оренбургский (1989), Приволжская лесостепь (1989), Черные земли (1990), Чазы (1991), Ростовский (1995), Еланецкая степь (1996) и ряд других.

Анализируя этот список, мы видим, что существовало 3 этапа создания степных ООПТ (мы не берем во внимание центрально-азиатские заповедники).

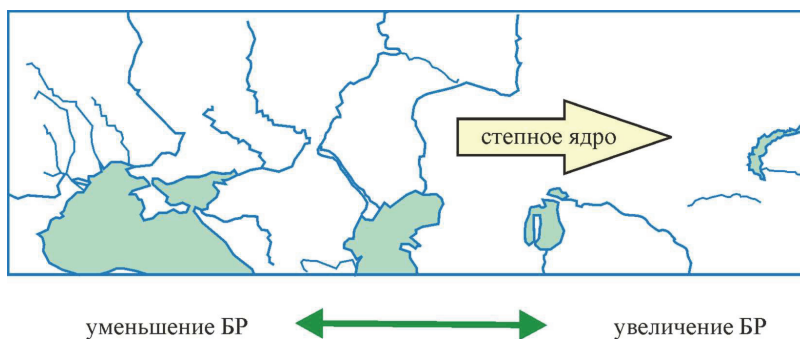


Рис. 1. Карта европейской части степной зоны, отображающая кластерность степных территорий. Хорошо видно высокую степень фрагментированности западного сектора и непрерывность центрально-азиатских степей и полупустынь. Снизу отображен градиент убывания (на запад) и возрастания (на восток) градиента биологического разнообразия (БР) степного фаунистического ядра.

¹ Здесь мы применяем широко распространенный в природоохранном деле акроним ООПТ в значении "особо охраняемые природные территории".

Первый — создание заповедников на западе степной зоне в начале прошлого века; второй — середина XX в., когда создавались заповедники-карлики, да еще и сокращались уже существующие; третий — начала создаваться сеть ООПТ далее на восток в конце этого века. Этот процесс, как мы можем убедиться, происходил в том же векторе, что и угасание степей, однако со значительным опозданием и без должного понимания проблемы, что и не помогло сохранить степь в этих заповедниках, как биогеоценоз.

Итак, в соответствии с равновесной гипотезой Мак-Артура-Вилсона, разделенная на «острова» степь начала формировать свой новый облик. Первыми начали исчезать крупные копытные (степные формы тура и зубра, кулан, сайгак, тарпан), т. к., с одной стороны, они всегда были главным объектом охоты и преследовались земледельцами, а с другой стороны они требуют больших территорий для своего обитания. Одной из причин сокращения численности и ареала распространения сайгака в районе оз. Маныч-Гудило предполагается создание густой сети орошаемых каналов (Миноранский, 2002). Наряду с фактами массовой гибели животных на необорудованных переправах (Жирнов, 1982), следует предположить, что, оказавшись на изолированных небольших пастбищах, начинал действовать «островной эффект», что и привело к сокращению численности сайгака здесь даже в те годы, когда в целом этот вид имел позитивный тренд численности.

Резерватогенные сукцессии

Копытные животные, как известно, оказывают достаточно существенное влияние на травянистую растительность. Хотя некоторые исследователи и предполагают, что сбой это антропогенное явление для степей (Формозов, 1962), все же большинство и зоологов, и ботаников указывают на то, что без копытных степь теряет свой облик. Проблема эта особенно остро встала, начиная с 70–х — 80–х годов XX века. И вызвана она была именно тем, что на крошечных островах ООПТ, окруженных агроландшафтом при полной режимности на их территории и при отсутствии копытных, начинали проходить процессы, которые ботаники называли резерватогенными сукцессиями. Суть их заключалась в том, что проходило активное накопление мортмассы, начинало сокращаться степное разнообразие (растений), активизировался процесс зарастания степи *Quercus robur*, *Rosa canina*, *Caragana frutex* и др. (в зависимости от типа степи). Именно это и стало основной причиной официально разрешенной биотехники — сенокосения, выпаса в небольшом количестве домашних животных (лошадей или КРС), контролируемых палов. Следует отметить, что у нас в стране наибольшую популярность приобрел наименее благоприятный способ — сенокосение, в то время как в Северной Америке проводятся контролируемые палы, эффект которых сравним, а иногда и превышает таковой от умеренного выпаса.

Интересны с точки зрения островной биогеографии и данные о том, что на залежах, изолированных друг от друга лесополосами значительно медленнее происходит восстановление степной растительности (Бобровская, Казанцева, 2000). Не менее интересны и сообщения о том, что выпас полудиких лошадей ускоряет этот процесс.

Зарастание степи в заповеднике приводит к исчезновению с его территории крупных роющих грызунов — сурков, сусликов и тушканчиков. Так, на участке Луганского заповедника Стрельцовская степь, который изначально был создан как «державный бабаковий заповідник», сейчас практически не осталось степных сурков (*Marmota bobak*) (их количество в 2005 году на давно охраняемой территории оценивается в 25 особей) (Боровик, 2006). Они тяготеют к косымым и выпасаемым участкам, или к местам с разреженной растительностью. На участке Ягорлыцкий Кут Черноморского биосферного заповедника на недавно присоединенных территориях, которые до 1998-го года использовались в том числе как пастбища, численность малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*) и тушканчика (*Allactaga major*) в 1,5–2 раза больше, чем на давно охраняемой (Селюнина и др., 2002)). Исчезновение этих ландшафтообразующих зверьков приводит к исчезновению ряда других видов растений и животных, непосредственно связанных с этими видами, например, каменки-плясуны, которая очень тесно связана с распространением сурков, специфических копрофагов сурочьих колоний и т. д. Следует отметить, что степные сурки ранее отмечались в северных и луговых степях (Сурки..., 1982, Бибиков, 1989), что свидетельствует об их значительно меньшей степени зарастания в прошлом.

Происходят изменения и в микротериофауне резерватной степи. Так, в степи, заросшей кустарниками и полукустарничками (такими, как карагана), уменьшается роль серых и общественных полевок (*Microtus "arvalis" et socialis*), и увеличивается — лесных мышей (в кустарниковых зарослях Провальской степи отлавливаются все 3 вида данной группы, отмечаемых для региона — *Sylvaemus uralensis*, *S. sylvaticus*, *S. tauricus*). Тем не менее, кустарниковые абсолютно заповедные степи с различной степенью зарастания предоставляют для населяющих их видов микромаммалий разнообразные условия, что приводит к всплеску их разнообразия (Загороднюк, Кондратенко, 2002). Это согласуется с положением, что для мелких фитофагов (насекомых и, вероятно, грызунов) большое значение имеет и разнообразие и количество местообитаний, которое может предоставить одно растение (Бигон и др., 1989). Естественно, что растения со сложной морфоструктурой, такие как деревья и кустарники, предоставляет больше экологических ресурсов для мелких фитофагов. Именно трехмерная структура фитоценоза дает возможность существовать там видам, несклонным к обитанию в степи, таким как бурозубки, лесные мыши, мышовки и др. В соответствии с законом альтернативного разнообразия (Емельянов, 1999) в заросшей степи с трехмерной структурой, которая характеризуется более выровненными абиотическими показателями, будет большее фаунистическое разнообразие, чем в низкотравной степи с сильной суточной и сезонной динамикой абиотики. В экологии считается, что такие факторы, как влажность воздуха, температура и средняя скорость ветра в сообществах (местообитаниях) с развитой трехмерной структурой являются на порядок более стабильными, по сравнению с двухмерными (Бигон и др., 1989).

Изменения в фаунистическом комплексе происходят также за счет изменения состава локальных фаун. Интересным является постепенное проникновение такого типично лесного вида, как рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), на степные участки, где она ранее никогда не отмечалась. Если в Центрально-Черноземном заповеднике это явление участилось, начиная с 1980-х годов (Власов, Пузаченко, 2000), в Стрельцовой степи она впервые была отмечена в начале 90-х годов (Загороднюк И. В., личное сообщение), а в Провальской — только в начале 2000-х годов. В 2005 г. полевка рыжая впервые была отловлена в абсолютно-заповедной степи (АЗС) Провалья. Так, одновременно с мезофитизацией изолированных степей происходит и мезофилизация.

Все это коренным образом влияет на фауну хищников — страдают в первую очередь те виды, которые имеют наиболее узкую трофическую нишу. Так, степной хорек (*Mustela eversmanni*) в своем распространении в большой степени зависит от распространения сурков. Байбаки также служат иногда основным трофическим ресурсом для корсака (*Vulpes corsac*) и волка (*Canis lupus*). Каким образом на фауну хищников повлияло исчезновение многомиллионных стад сайги и тарпанов, выяснить уже представляется невозможным.

Факт или совпадение? Расчет и просчет...

Следует отметить, что в сокращении ареала двух типично степных видов — сайги и байбака — прослеживаются сходные закономерности. В XVIII веке оба этих вида еще встречались в Подолии. В XIX веке они исчезают из правобережья Днепра. К XX веку сайга в Европе остается существовать только в Калмыкии и междуречье Волги и Урала, а степной сурок — изолированными поселениями в Харьковской и Луганской областях Украины, на Кубани и в Поволжье (Сурки..., 1982, Жирнов, 1989). Это соответствует вышеизложенному положению о том, что первыми исчезают с территории «островов» крупные млекопитающие. Таким же образом происходило сокращение ареалов этих видов в направлении с севера на юг.

Как показано выше, малые по площади ООПТ не могут поддерживать стабильные популяции многих видов млекопитающих, что доказывает тезис о зависимости площади острова и составом фауны (Протасов, 2002, Kratochwil, 1999). Чаше всего десятикратному увеличению площади островов соответствует примерно двукратное возрастание числа видов (Пианка, 1981):

$$N_{sp} = CA^z$$

где: N_{sp} — число видов, C — постоянная, характерная для местности, A — площадь острова, показатель $z=0,24 \div 0,35$.

Рассматривая второй тезис гипотезы Мак-Артура–Вилсона о зависимости фауны острова от удаленности от центров колонизации, следует указать на уже упоминавшиеся факты. Так, степные виды млекопитающих постепенно отступают на восток и юг, освобождая тем самым экологические ниши в степных резерватах. Что бы заново заселить эти «острова» животным необходимо преодолеть определенные препятствия, но совершенно очевидно, что легче это сделают те из них, кому приходится преодолевать меньшие расстояния. Так, рассматривая два фаунистических центра, один — степной в Центральной Азии, и другой — бореальный в зоне широколиственных лесов Европы, стает совершенно очевидно, что представителям второго комплекса намного проще проникнуть на освободившиеся территории, тем более используя естественные меридионально направленные долины рек и искусственные лесополосы. Именно это мы и наблюдаем на примере экспансии полевки рыжей и лесных мышей в степные ценозы. И при этом не прекращается сокращение ареала таких видов, как пеструшка степная (*Lagurus lagurus*) и слепушонка (*Ellobius talpinus*) (Кондратенко и др., 2003).

Что мы можем ожидать в будущем в результате действия «островного эффекта» на степные ООПТ? Дальнейшее сокращение числа степных видов и проникновение (или увеличение роли) синантропов и мезофилов. Если эти процессы получат дальнейшее развитие, то фаунистический облик резерватной степи будет принимать черты, соответствующие термину "серая биота" (Шварц и др., 1993). Однако, этот процесс может быть замедлен или остановлен при создании сети значительных по площади ООПТ. Источником для этого могут служить бывшие военные полигоны, средне- и старовозрастные залежи, слабо используемые пастбища, сенокосы.

Выводы

1. В результате действия резерватогенных сукцессий на незначительные по площади степные острова мы можем ожидать выпадение видов степного комплекса в направлении запад-восток.
2. Освободившиеся экологические ниши будут занимать виды, широко склонные к синантропии и виды мезофильного комплекса.
3. Нормальное функционирование степи возможно при условии сохранения достаточно больших резерватов для устойчивого существования популяций макрофагов открытых пространств.
4. Биотехния никогда не сможет заменить естественные принципы саморегулирования экосистем, о чем свидетельствует динамика развития (угасания) природных комплексов заповедных территорий степи.
5. Опыты по использованию копытных (диких или полудиких) по восстановлению залежных земель дают веское основание для возможности использования залежей и пашней для реставрации степной биоты.

Благодарности. Хочу выразить благодарность И. В. Загороднюку, З. В. Селюниной, А. М. Волоху, А. И. Дулицкому и Б. Г. Мельниченко за ценные советы и критические замечания при обсуждении данной темы.

Литература

- Бибиков Д. И. Сурки. — Москва: Агропромиздат, 1989. — 255 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества / Пер. с англ. В. В. Белова и А. Г. Пельмского, под ред. А. М. Гилярова. — Москва: Мир, 1989. — Том 1 — 669 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества / Пер. с англ. В. В. Белова и А. Г. Пельмского, под ред. А. М. Гилярова. — Москва: Мир, 1989. — Том 2. — 480 с.
- Бобровская Н. И., Казанцева Т. И. О негативном воздействии лесополос на растительность залежей (Каменная степь) // Степи Северной Евразии: Стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке. Материалы межд. конф. — Оренбург, 2000. — С. 72–73.
- Боровик Е. Динамика численности сурка (*Marmota bobac* Muller, 1776) на территории заповедника «Стрельцовская степь» // Фауна в антропогенном средовищі / За редакцією І. Загороднюка. — Луганськ, 2006. — С. 212–216. — (Праці Теріологічної школи; Вип. 8).

- Власов А. А., Пузаченко А. Ю. Миграционная активность рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Rodentia) в лесостепных биотопах // Степи Северной Евразии: Стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке. Материалы межд. конф. — Оренбург, 2000. — С. 105–107.
- Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. — Киев, 1999. — 168 с.
- Жирнов Л. В. Возвращенные к жизни: Экология, охрана и использование сайгаков. — Москва: Лесная промышленность, 1982. — 224 с.
- Загороднюк І. Таксономічна структура теріофауни степової зони України // Актуальні питання збереження та відновлення степових екосистем: Мат-ли міжнар. наук. конф., присвяч. 100-річчю заповідання асканійського степу (Асканія-Нова, 21–23 травня 1998 р.). — Асканія-Нова, 1998. — С. 274–277.
- Загороднюк І. В. Степове фауністичне ядро Східної Європи: його структура та перспективи збереження // Доповіді НАН України. — 1999. — № 5. — С. 203–210.
- Загороднюк І., Кондратенко О. Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2002. — № 30. — С. 106–118.
- Кондратенко О. В., Кузнецов В. Л., Золотухіна С. І. Хом'ячок, строкатка та сліпачок (Rodentia, Mammalia) у Донецько-Донських та Донецько-Приазовських степах // Заповідна справа в Україні. — 2003. — Том 9, № 2. — С. 30–33.
- Миноранский В. А. Животный мир Ростовской области. — Ростов-на-Дону: Изд-во "ЦВВР", 2002. — 360 с.
- Пианка Э. Эволюционная экология. — Москва: Мир, 1981. — 400 с.
- Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. — Київ, 2002. — 107 с.
- Селюніна З. В., Русін М. Ю., Русіна Л. Ю. Фауністичні основи заповідання колишнього військового полігону // Вісник Луганського державного педагогічного університету. Біологічні науки. — 2002. — № 1 (45). — С. 33–37.
- Сурки. Биоценотическое и практическое значение / Под ред. Р. П. Зиминой и Ю. А. Исакова. — Москва: Наука, 1980. — 222 с.
- Формозов А. Н. Изменения природных условий степного юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. — Москва: Наука, 1962. — С. 114–161.
- Шварц Е. А., Белоновская Е. А., Второв И. П., Морозова О. В. Интродуцированные виды и концепция биоценологических кризисов // Успехи современной биологии. — 1993. — Том 113, № 4. — С. 387–399.
- Kratochwil A. Biodiversity in ecosystems: some principles // Biodiversity in ecosystems; principles and case studies of different complexity levels. — Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ., 1999. — P. 5–38.
- MacArthur R., Wilson E. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. — 1963. — Vol. 17. — P. 373–387.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. — Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 1967. — 203 p.

Надійшло до редакції: 24 листопада 2005 р.