# Экологическая ниша лося

В.В. Червонный

Белгородский государственный университет

Введение

Понятие о месте вида в «экономике природы», близкое по смыслу к экологической нише, встречается еще в трудах Ч. Дарвина. Однако только в ХХ веке окончательно сложилось представление о нише.

В основе современных представлений об экологической нише лежит многомерная модель ниши, предложенная Хатчинсоном в 1958 г. [8]. Он считал, что нишу следует определять с учетом всего диапазона физических, химических и биотических переменных среды, к которым должен быть адаптирован данный вид. Согласно Хатчинсону, нишу любого вида можно представить как часть многомерного пространства, отдельные оси которого соответствуют факторам среды, необходимым для нормального существования и размножения вида. Отношение вида к этим факторам может быть описано гиперобъемом в и-мерном пространстве.

Графически экологическую нишу изображают как «ряд» вложенных друг в друга гиперобъемов, образующих «слои». Пригодность в них для вида падает от центра к периферии. Для того, чтобы измерить ширину ниши вида на этом уровне, необходимо описать все относящиеся к ней параметры (абиотические и биотические факторы, физико-химические условия среды), что представляется совершенно невыполнимым. Поэтому, когда концепция многомерной ниши применяется при исследовании реальных природных сообществ, исследователи заинтересованы в максимально возможном сокращении мерности ниши. Мы использовали правило лимитирующих факторов. Согласно этому правилу, анализируются не все жизненно важные факторы, а только те, которые могут оказаться критическими для выживания и распространения вида. Поэтому реализованную экологическую нишу в последнее время все чаще стали отождествлять со спектром использования ресурсов видом по нескольким из наиболее важных факторам ниши.

Капитальные исследования Шеннера [9, 10], Джиллера [2] и ряда других ученых показали, что эффективное число измерений факторов ниши можно сократить до трех, оставив такие из них, как местообитание, пища и время. Измерение «тип местообитания», по мнению Шеннера, в общем имеет большее значение, чем измерение «тип пищи», которое в свою очередь важнее временного измерения.

Единственным пока источником массового материала по изучению экологической ниши животных можно считать данные троплений их суточных следов [5]. Это наиболее эффективный и относительно доступный в методическом отношении способ изучения экологической ниши крупных животных. Он позволяет довольно полно и объективно описать и количественно оценить структурные элементы микросреды индивидуального участка каждого вытропленного животного.

Методика

Тропление суточного хода лося на территории Европейской части России проводилось по специальной методике [4] с описанием всех местообитаний и указанием расстояния, которое проходил по ним зверь. Одновременно отмечались виды растений, поедаемых им, а также учитывались лежки и экскременты этого копытного. Вычерчивалась схема суточного хода и измерялась высота снега. В первые годы тропление, согласно инструкции, проводилось через сутки после пороши. По этой методике не всегда удается вытропить след зверя, оставленный им за 24 часа, так как лось не имеет четко выраженного суточного ритма активности. Поэтому мы разработали методику, позволившую установить протяженность следа копытного за суточный интервал [6, 7]. Применение нашего метода освобождает исполнителя от ожидания подходящей погоды.

Для изучения двух главных измерений экологической ниши лося, таких, как «тип местообитания» (ниша места) и «тип пищи» (трофическая ниша), был рассчитан индекс (процент) встречаемости основных структурных элементов этих субниш во время тропления суточного следа лося. Использование этих индексов дает возможность определить экологическую структуру нишевого пространства вида с его собственной «точки зрения», а не с точки зрения исследователя. Важность этой методики специально подчеркивалась целым рядом исследователей [1, 5 и др.].

Результаты исследований

Проанализировано более 3500 троплений суточного хода лося, проведенных гос- охотинспекциями 39 областей и республик европейской России под руководством Группы биологической съемки Окского заповедника, а также использовано около 40 троплений, выполненных автором. Эта информация сравнивалась с теми экологическими элементами ниши лося, площадь которых можно было определить по карте растительности Европейской части СССР масштаба 1:2500000 [3].

Структура северотаежной ниши лося в значительной степени определяется региональными особенностями этой подзоны тайги. Поэтому не случайно хвойные леса и ивняково-пойменно-болотный комплекс составляют здесь около 70% пространства ниши «места». Причем доля этих двух групп местообитаний в нише «места» в северной тайге в среднем примерно одинакова. Однако этого нельзя сказать, если сравнивать запад северной тайги и ее восток. На западе рассматриваемой территории почти половину ниши «места» занимают хвойные леса, а на востоке лишь треть территории - ниши «места». Причем в первой нише «места» среди хвойных пород сосна встречается примерно втрое чаще, чем ель, а во второй, наоборот, ель занимает вдвое большую часть нишевого пространства лося, чем сосна. Эти особенности сравниваемых ниш «места» отражают специфику лесов рассматриваемых регионов северной тайги.

Аналогичная ситуация наблюдается и при рассмотрении второй группы местообитаний лося - ивняково-пойменно-болотного комплекса. Так, например, на востоке северной тайги этот комплекс занимает в 1,5 раза больше нишевого пространства ниши «места», чем на западе этой подзоны.

Третья группа местообитаний - лиственные породы (береза и осина) занимают лишь десятую часть ниши «места» лося в северной тайге. Среди них доминирует береза, доля которой примерно втрое больше, чем осины.

Сравнение доли отдельных видов растений в нишевом пространстве ниши «места» и в трофической нише в популяции лося, обитающего в северной тайге, показывает следующее. На долю сосны здесь приходится 17,8% пространства ниши «места», а в трофической нише она составляет 25%.

Совсем иная картина наблюдается при рассмотрении роли березы и осины в жизни лося. Первая порода занимает около 7% ниши «места», а вклад ее в трофическую нишу примерно втрое больше. Что же касается осины, то эта разница достигает восьмикрат в пользу трофической ниши.

Таким образом, в северной тайге, несмотря на то, что береза и осина составляют в среднем десятую часть нишевого пространства, вклад их в формирование трофической ниши здесь примерно в 4 раза больше, чем в нишу «места».

Нишевое пространство микропопуляций лосей, обитающих в средней тайге, представлено, в основном, теми же элементами таежного ландшафта, что и в северной тайге. Однако характер распределения их в пределах среднетаежной и севернотаежной ниш лося существенно отличается. Большую часть ниши «места» лося в средней тайге занимают такие местообитания, как хвойные леса и ивняково-пойменно-болотный комплекс. Изменение структуры ниши «места» в средней тайге произошло за счет двукратного увеличения в среднетаежной нише по сравнению с севернотаежной нишей «места» зарастающих вырубок, которые являются прекрасными кормовыми угодьями для лося. Поэтому доля двух других местообитаний в среднетаежной нише «места» уменьшилась. Особенно сильно сократилась доля хвойных пород: сосны - втрое, а ели - вдвое. Структурные изменения ниши «места» отразились и на трофической нише лося. Однако доля сосны в кормовом рационе лося сократилась лишь в 1,7 раза, что свидетельствует об избирательном его отношении к этой породе. Подтверждением сказанному служит и тот факт, что как в северной тайге, так и в средней каждый третий вытропленный лось кормился в сосновых насаждениях.

В средней тайге спектр трофической ниши несколько расширился, так как в кормовом рационе лося появились пихта (4%) и даже ель (1,2%). Поедание последней породы иллюстрирует обострение внутривидовой конкуренции, что является следствием почти двукратного увеличения плотности популяции лося в средней тайге по сравнению с таковой в северной тайге. Заметим, что в последней подзоне ни один из 153 вытропленных здесь лосей не поедал ель. Оценивая роль хвойных пород в трофической нише лося рассматриваемых таежных подзон, следует подчеркнуть, что, несмотря на особенности этой ниши в них, суммарная доля этих пород в трофической нише практически одинакова. То же самое можно сказать и о лиственных породах, которые в трофической нише, по сравнению с хвойными, занимают в обеих подзонах почти вдвое большее пространство, чем в нише «места». Наибольшая разница наблюдается у осины, которая достигает восьмикрат. Подтверждением сказанному служит и тот факт, что в средней тайге почти каждый второй вытропленный лось поедал осину, а третий - сосну, в то время как последняя порода встречалась на его пути в три раза чаще, чем первая.

Заканчивая сравнительный анализ трофической ниши лося в средней и северной тайге, необходимо отметить следующее. В обеих подзонах доля лиственных пород в трофической нише лося примерно втрое больше таковой хвойных, а в нише «места» порядок различий такой же, но уже в пользу хвойных пород.

Обращает на себя внимание еще одно различие трофических ниш лося в этих подзонах тайги. Наряду с отмеченным выше уменьшением доли сосны в трофической нише лося средней тайги (по сравнению с северной) наблюдается трехкратное уменьшение и доли березы в кормовом рационе лося средней тайги, а доля осины увеличивается примерно в 1,5 раза.

В южнотаежной нише «места» лося так же, как и в среднетаежной, почти половину нишевого пространства занимают хвойные леса и ивняково-пойменно-болотный комплекс. Однако в южнотаежной нише «места», по сравнению со среднетаежной, происходит сокращение нишевого пространства первого местообитания и, наоборот, расширение второго и третьего. Последнее местообитание (вырубки), а также смешанные и лиственные леса в южнотаежной нише «места» занимают почти такую же часть нишевого пространства, что и первые два. Причем размеры этих трех местообитаний почти не отличаются друг от друга (14,3 - 16,7%). В южнотаежной нише «места», по сравнению со среднетаежной, произошло перераспределение нишевого пространства: доля ельников сократилась вдвое, а осины, наоборот, на столько же увеличилась. В то же время нишевое пространство сосны и березы в нише «места» почти не изменилось. Интересно, что, несмотря на изменение нишевого пространства первых двух пород в нише «места», трофическая ниша микропопуляции лося в сравниваемых подзонах тайги не претерпела существенных изменений.

Из изложенного видно, что ниша «места» в популяциях лосей, обитающих в южной и средней тайге, по целому ряду отдельных экологических элементов отличается довольно сильно, а трофическая ниша здесь почти одинакова.

Нишевое пространство микропопуляции лося в зоне смешанных лесов распределяется следующим образом. Почти треть ниши «места» занимает ивняково-пойменно-болотный комплекс, в котором примерно половина приходится на болота. В этой группе местообитаний основной кормовой породой лося является ива, поэтому не случайно, что доля этой породы и в трофической его нише почти такая же, как и в нише «места». В рассматриваемой зоне значительную часть нишевого пространства занимают такие местообитания, как вырубки, лиственные, хвойные и смешанные леса, причем доля каждого из них примерно одинакова и колеблется в пределах 14-18%.

В зоне смешанных лесов, так же, как и в таёжной зоне, наблюдается избирательное отношение лося к древесным породам. Так, например, сосна и береза в зоне смешанных лесов занимают примерно одинаковую площадь (33,3 и 31,6% соответственно). Почти то же самое можно сказать и о двух других породах: осине и ели (12,7 и 15,3% соответственно). Однако сосна, по сравнению с березой, занимает в нише «места» втрое большее пространство. В то же время осина, площадь которой в нише «места» лося почти втрое меньше, чем площадь сосны, занимает всего лишь вдвое меньшее нишевое пространство, чем сосна. Следует отметить и то обстоятельство, что в зоне смешанных лесов площадь березняков примерно вдвое больше, чем ельников, тем не менее эти породы в нише «места» занимают почти одинаковую часть ее пространства (4,2 и 3,8% соответственно). В то же время в трофической нише доля первой породы втрое больше, чем второй. Это объясняется тем, что лось обычно использует ельники как защитное местообитание, а хвою ели поедает лишь там, где не хватает главных зимних кормов.

В трофической нише лося в зоне смешанных лесов преобладают осина и ива, которые занимают 58,3% пространства этой ниши, а на долю сосны приходится почти в пять раз меньшее нишевое пространство. Таким образом, трофическую нишу лося в зоне смешанных лесов можно назвать осино-ивово-сосновой.

Оценивая в целом экологическую нишу лося в зоне смешанных лесов, необходимо сказать, что она во многом сходна с южнотаежной нишей лося. Однако в отдельных частях зоны смешанных лесов, наряду с лосем, обитают косуля, а иногда, и олень (благородный и пятнистый). Следовательно, в этих местах, помимо внутривидовой конкуренции, происходит и межвидовая конкуренция. Возможно, это в какой-то степени отражается на ширине экологической ниши территориальных группировок лося, обитающих в той части зоны смешанных лесов, где наблюдается перекрывание ареалов копытных.

В экологической нише лося широколиственных лесов, по сравнению с таковой зоны смешанных лесов, происходит существенное перераспределение нишевого пространства между ее отдельными экологическими элементами. Сопоставление этих ниш позволяет выявить их особенности, которые заключаются в том, что в первой зоне, по сравнению со второй, вдвое увеличивается нишевое пространство, занимаемое лиственными породами, а доля ивняково- пойменно-болотного комплекса, наоборот, сокращается в 1,7 раза. Сказанное объясняется региональными особенностями сравниваемых ландшафтных зон.

Таким образом, почти половину ниши «места» в микропопуляции лосей, обитающих в широколиственных лесах, занимают лиственные леса и ивняково-пойменно-болотный комплекс. Примерно столько же (44%) приходится на вырубки, хвойные и смешанные леса.

Каждое из этих местообитаний занимает почти одинаковую часть ниши «места». Среди древесно-кустарниковых пород по-прежнему лидирует сосна, составляющая 13,8% нишевого пространства, несколько уступает ей осина (9,4%). Как видно, эти породы составляют примерно четверть ниши «места» лося в широколиственных лесах и почти половину (48,8%) трофической ниши этого вида. Причем в последней нише доля осины почти вдвое больше, чем сосны. Следует подчеркнуть, что в экологической нише широколиственных лесов, по сравнению с таковой зоны смешанных лесов, существенно (в 6-8 раз) возрастает роль дуба, а также других лиственных пород, за исключением березы. Напротив, нишевое пространство лося, как в нише «места», так и в трофической нише, занимаемой ивой в широколиственных лесах, уменьшается почти вдвое. Это обусловлено сокращением в таких же масштабах доли болот в нишевом пространстве микропопуляции лосей, обитающих в широколиственных лесах.

Приведенные выше данные свидетельствуют, что экологическая ниша лося, обитающего в широколиственных лесах, в целом существенно не отличается от ниши лося, населяющего лесостепную зону. В последней зоне примерно треть нишевого пространства занимают лиственные леса, вдвое меньше хвойные, а в совокупности на оба этих биотопа приходится почти половина ниши «места». Около 40% ниши «места» лося в лесостепной зоне занимают ивняково-пойменноболотный комплекс, вырубки и смешанные леса. Впервые на территории Русской равнины в лесостепной зоне нишевое пространство, занимаемое осиной в нише «места» (11%), почти сравнялось с таковым сосны (12,4%). Отметим, что последняя порода в нише «места» лося во всех рассмотренных ландшафтных зонах (за исключением северной тайги) занимала примерно одну и ту же часть нишевого пространства (10-14%), а у осины в направлении север - юг она увеличивается втрое. В то же время, как в трофической нише лося доля осины, так же, как и сосны, в рассматриваемом направлении существенно не изменяется, а значение березы в кормовом рационе лося, обитающего в лесостепной зоне, по сравнению с таковым в широколиственных лесах, сократилось в 2,5 раза. Интересно, что в нише «места» сравниваемых регионов, нишевое пространство дуба увеличилось вдвое в пользу ниши лесостепной зоны. Однако доля этой породы в трофической нише лося обеих регионов оказалась почти одинаковой (10,2-11,6 %). В лесостепной зоне лоси уже начинают поедать и фруктовые деревья, поэтому на долю садов приходится 2,1% трофической ниши.

Структуры экологической ниши лося в степной и лесостепной зонах существенно отличаются. Это различие обусловлено тем, что половина нишевого пространства ниши «места» в рассматриваемой зоне приходится на лиственные породы и ивняково-пойменноболотный комплекс. Доля хвойных пород и вырубок в нише «места» степной зоны сокращается примерно вдвое. Интересно, что эти местообитания занимают одинаковую часть пространства ниши «места» и в популяциях лосей, обитающих в лесостепной зоне, широколиственных лесах и в зоне смешанных лесов.

Несмотря на двукратное уменьшение нишевого пространства, занимаемого сосной в нише «места», доля этой породы в трофической нише уменьшилась в меньших масштабах: с 17% в лесостепной зоне до 12% - в степной.

Параметры осины в обеих субнишах сравниваемых ландшафтных зон фактически не изменились. То же самое можно сказать и о доли дуба в трофической нише, хотя в нише «места» пространство, занимаемое этой породой, несколько увеличилось (с 7,6% в лесостепной зоне до 9,2% - в степной).

Ивняково-пойменно-болотный комплекс в нише «места» лося степной зоны занимает почти такую же часть нишевого пространства, что и в лесостепной зоне. Однако отдельные экологические элементы этого местообитания в сравниваемых зонах существенно отличаются. Так, например, нишевое пространство, занимаемое болотами в степной зоне, по сравнению с таковым в лесостепной зоне, сократилось в 1,7 раза, а у таких структурных элементов ниши, как пойма и ивняки, примерно на столько же увеличилось.

Проведенные нами исследования показывают, что в жизни лося степной зоны существенно увеличилась роль оврагов. Так, например, если в лесостепной зоне они занимали всего лишь 4,3% нишевого пространства, что составляет примерно столько же, сколько в широколиственных лесах и в зоне смешанных лесов, то в степной зоне доля их возросла до 10,1%. Примерно то же самое можно сказать и о лесополосах. Увеличение роли последних двух местообитаний в жизни лося степной зоны обусловлено резким сокращением площади лесов в этом регионе. По этой же причине в степной зоне, по сравнению с лесостепной, лосю приходится в 1,7 раза чаще бывать и в таких несвойственных для этого вида элементах ландшафта, как поле или пашня.

Выводы

В северной и средней тайге доля лиственных пород в трофической нише лося примерно втрое больше таковой хвойных видов, а в нише «места» порядок различий такой же, но уже в пользу хвойных пород.

Сравнивая в целом южнотаежную экологическую нишу лося с его нишей в зоне смешанных лесов, следует отметить, что в этих частях его европейского ареала видовое нишевое пространство во многом сходно.

В экологической нише лося, обитающего в широколиственных лесах, по сравнению с таковой зоны смешанных лесов, происходит существенное перераспределение нишевого пространства между отдельными экологическими элементами. В первой зоне, по сравнению со второй, вдвое увеличивается нишевое пространство, занимаемое лиственными породами, а доля ивняково-пойменно-болотного комплекса, наоборот, сокращается почти на столько же.

Экологическая ниша лося в лесостепной зоне в целом существенно не отличается от таковой в популяции этого вида, населяющего широколиственные леса.

Структуры экологической ниши в степной и лесостепной зонах отличаются очень сильно. В связи с сокращением площади лесов в первой зоне примерно пятую часть нишевого пространства обитающего здесь лося составляют лесополосы, овраги и почти вдвое возрастает доля несвойственных для этого вида элементов ландшафта, как поля и пашни.

Список литературы

Гиляров А.М. Современное состояние концепции экологической ниши // Журн. общ. биол. - 1978, № 3. - С. 17-20.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. - М.: Мир, 1988. - 182 с.

Карта растительности Европейской части СССР / Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко,

В.Г. Танфильев и др.. - Л., 1974.

Приклонский С.Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Тр. ОГЗ. Вып. IX. - Рязань, 1973. - С. 35-62.

Соломин И.Н. Замечания об оценках средней длины суточного наследа // Зимний маршрутный учет охотничьих животных: Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. - М., 1983. - С. 189-193.

Червонный В.В. К методике тропления суточного хода лося // Учеты охотничьих животных на больших территориях: Материалы к III Всесоюзному совещанию. - Пущино, 1973. - С. 33-34.

Червонный В.В. Протяженность суточного хода лося в период устойчивого снежного покрова // Тр. Окскогогос. заповедника. Вып. XI. - Рязань, 1975. - С. 280-288.

Hutchinson G.E Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. - 1958. - V. 22. - P. 417-427.

Schoener T.W. Presence and absence of habitat shift in some widespread lizard species // Ecol. Mongr. - 1975. - V. 45. - P. 232-258.

Schoener T.W. Field experiments on interspecific competition // Am. Nat. - 1983. - V. 122. - P. 240-285.