

УДК 574.42

## ЗООХОРИЯ И ДАЛЬНОСТЬ РАЗНОСА СЕМЯН В ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2013 г. О. И. Евстигнеев, П. В. Воеводин, В. Н. Коротков, И. А. Мурашев

Заповедник “Брянский лес”, Брянская обл. E-mail: quercus\_eo@mail.ru

На основе анализа литературы по индивидуальным участкам животных приводятся сведения о дальности перемещения семян животными для растений хвойно-широколиственного леса. Для формирования сообществ важны массовое и умеренное перемещения диаспор. Массово диаспоры перемещаются в пределах суточных участков животных, а умеренно – в границах сезонных. Выстраивается непрерывный ряд по дальности массового перемещения диаспор растений животными: от одного десятка метров (мелкие мышевидные грызуны) до одного километра (крупные млекопитающие). В хвойно-широколиственном лесу выделено три группы растений по адаптации диаспор к расселению животными. Антропогенное уменьшение видового состава и сокращение численности животных, которые разносят диаспоры растений, определяют формирование субклимаксных сообществ с обедненным видовым составом растений.

*Ключевые слова:* хвойно-широколиственные леса, зоохория, сукцессия.

Перемещение диаспор – основа популяционной жизни видов и важное условие для формирования фитоценозов в ходе сукцессий (Заугольнова и др., 1988; Удра, 1988; Смирнова, Торопова, 2008). Для изучения сукцессий и прогнозов развития лесных сообществ необходимы сведения о дальности перемещения диаспор растений разными агентами и, прежде всего, животными (Коротков, 1992; Восточноевропейские ..., 2004). Животные – активная часть биоценозов, которая определяет видовой состав сообществ посредством перемещения диаспор: семян, плодов, вегетативных зачатков и т.п. (Левина, 1957). Однако прямые наблюдения за дальностью перемещения диаспор животными, которые имеются в литературе, фрагментарны. Для изучения сукцессий необходимы сведения о дальности диссеминации всех ценозообразователей. Возможный путь решения этой проблемы – определение дальности перемещения диаспор зоохорных видов растений через размеры индивидуальных участков обитания животных (агентов диссеминации). До настоящего времени этот подход был лишь частично реализован небольшим числом исследователей для единичных видов растений (Rosalino et al., 2004; Holbrook, 2011). Задачи статьи: 1) оценить дальность перемещения диаспор для комплекса видов лесных растений в связи с территориальным поведением животных; 2) проанализировать некоторые механизмы формирования лесных ценозов в связи с зоохорией.

механизмы формирования лесных ценозов в связи с зоохорией.

Объектами рассмотрения выбраны виды растений разных ярусов хвойно-широколиственных лесов Восточной Европы, а в качестве распространителей семян – позвоночные животные с разноразмерными участками обитания, которые водятся в этих лесах: зубр (*Bison bonasus* L.), бурый медведь (*Ursus arctos* L.), лось (*Alces alces* L.), европейская косуля (*Capreolus capreolus* L.), обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.), желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis* Melchior), лесная мышь (*A. sylvaticus* L.), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), глухарь (*Tetrao urogallus* L.), сойка (*Garrulus glandarius* L.), кедровка (*Nucifraga caryocatactes* L.), большой пестрый дятел (*Dendrocopos major* L.), рябинник (*Turdus pilaris* L.), обыкновенный поползень (*Sitta europaea* L.), пухляк (*Parus montanus* Baldenstein), черноголовая гаичка (*P. palustris* L.) и московка (*P. ater* L.). Выбор этих животных не случаен. Для них в литературе найдена наиболее полная информация по размерам индивидуальных участков и по видовому составу кормовых растений. Основное внимание уделено летне-осенним участкам обитания животных, поскольку в это время созревает большая часть диаспор. Однако у некоторых растений диаспоры продолжают рассеиваться в течение зимы и весны: например, у *Fraxinus excelsior* L., *Sorbus aucuparia* L. и *Picea*

*abies* (L.) Karst. В этом случае анализировались участки обитания животных в осенне-зимний и весенний периоды. Для выяснения особенностей пищевого поведения животных виды растений, входящие в состав корма, поделены на три группы: лесные, болотные и луговые.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Масштабы зоохории.* О фактическом участии животных хвойно-широколиственного леса в распространении зачатков зоохорных видов можно судить по следующим цифрам. Количество экскрементов, выделяемых одним зубром за год, составляет 5000 кг, лосем – 2200 кг, а косулей – 400 кг (Холодова, 1989; Данилкин, 1999). В одном кг экскрементов травоядных животных обнаружено от 500 до 2500 тыс. жизнеспособных семян (Котт, 1955). При этих обстоятельствах с экскрементами зубра за год может перемещаться до 13 млн. жизнеспособных зачатков, лося – до 6 млн., а косули – до 1 млн. Ежегодно на один гектар лесной территории с экскрементами дроздов поступает 4,2 млн. семян малины (Башта, 2003). Белка разгрызает за сутки до 300 сосновых и до 30 еловых шишек (Кирис, 1973). В течение осеннего месяца желтогорлая и лесная мышь запасают по 2200 желудей (Свириденко, 1957). Сойка за осень в кладовые перемещает до 20 тыс. желудей (Формозов, 2010), а кедровка – до 430 тыс. семян кедров (Воробьев, 1978). В течение зимы и ранней весны дятел собирает от 11000 до 16000 сосновых шишек, которые в совокупности содержат от 300 до 450 тыс. семян (Dobrowolski et al., 1994). Пухляк за один осенний месяц запасает 30 тыс. семян (Правосудов, 1985), черноголовая гаичка – 17 тыс., а московка – 6 тыс. (Cramp, 1998). Эти цифры, определенные для одной особи животного, возрастут на порядки, если их пересчитать на численность всей популяции, которая обитает в хвойно-широколиственном лесу.

*Черты трофической деятельности животных, значимые для зоохории.* Для перемещения диаспор зоохорных видов растений значимы следующие моменты деятельности животных: 1) поедание диаспор, а затем их испражнение; 2) запасание диаспор, при котором часть резерва теряется или не используется; 3) очистка кожных покровов от прицепившихся и прилипших зачатков. Соответственно выделяют три варианта зоохории: эндозоохория, синзоохория и эпизоохория. Эндозоохория – распространение диаспор, прошедших через пищеварительный тракт животных, а затем выброшенных с пометом.

Синзоохория – распространение диаспор, связанное с перемещением их животными с целью запасаания в кладовых или поедания в гнездах и на кузницах. Эпизоохория – распространение диаспор, прицепившихся или прилипших к телу животных (Левина, 1957). Рассматриваемые виды животных делятся на две группы. Первая группа – зубр, медведь, лось, косуля, глухарь и рябинник. Они распространяют диаспоры главным образом эндо- и эпизоохорными способами. Вторая группа – белка, мыши, полевка, сойка, кедровка, дятел, поползень и синицы. Они перемещают диаспоры преимущественно синзоохорным способом.

Другие необходимые условия для зоохории и формирования сообществ: 1) сохранение жизнеспособности диаспор, прошедших через пищеварительный тракт животного; 2) недоиспользование собранных и запасенных диаспор. Например, жизнеспособность семян, прошедших через пищеварительную систему рябинника, сохраняется на уровне 70–100%, сойки – 60–100%, бурого медведя – 30–100% (Образцов, 1961), а видов семейства полорогих, к которым относится и зубр – до 95% (Левина, 1957). Дятел обычно потребляет не более трех четвертей семян, остальные – рассеиваются или разбрасываются вместе с шишками (Dobrowolski et al., 1994). Наблюдения показали, что кедровка потребляет не более половины запасенных семян (Воробьев, 1978; Kajimoto, 2002), а пухляк – только пятую часть (Правосудов, 1985).

*Территориальное поведение животных и зоохория.* В единичных работах показано, что дальность перемещения диаспор зоохорных видов растений можно оценить косвенно, через размеры индивидуальных участков животных (Rosalino et al., 2004; Holbrook, 2011). При всем видовом разнообразии в территориальном поведении животных есть общие черты. Так в пределах участка обитания одного животного или его семьи обычно выделяются две зоны: 1) центральная, которая активно используется и охраняется; 2) периферическая, которая эксплуатируется и защищается только периодически или же не сторожится вообще (Панов, 2009). Животные, как правило, активно используют и охраняют гнездовые и суточные участки. Можно предположить, что в пределах центральной зоны перемещение диаспор растений осуществляется массово, а в границах периферической – в умеренном количестве или единично. Известно, что площадь участка обитания отличается сложной конфигурацией. В связи с этим в статье расчеты дальности перемещения диаспор строились

**Таблица 1.** Размеры индивидуальных участков обитания животных и дальность перемещения диаспор растений

Вид животного	Размеры индивидуальных участков обитания, га			Дальность перемещения диаспор, м	
	Суточных	Сезонных	Источник информации	в массовом количестве	в умеренном количестве
Животные, которые распространяют диаспоры преимущественно эндо- и эпизоохорным способами					
Зубр	70–400 <sup>1</sup>	1100–11000 <sup>1</sup>	Казьмин, Смирнов, 1992; Krasnińska et al., 2000	470–1100	1900–5900
Медведь бурый	30–400 <sup>1</sup>	1500–3500 <sup>1</sup>	Медведи, 1993	310–1100	2200–3300
Лось	30–300 <sup>1</sup>	200–700 <sup>1</sup>	Данилкин, 1999	310–1000	800–1500
Глухарь обыкновенный	80–250 <sup>2</sup>	380–1660 <sup>1</sup>	Романов, 1988	500–900	1100–2300
Косуля европейская	4–100 <sup>1</sup>	10–200 <sup>1</sup>	Данилкин, 1999; Schmidt et al., 2004	110–560	220–860
Рябинник	13–80 <sup>4</sup>	150–700 <sup>2</sup>	Симкин, 1990; Cramp, 1998	200–500	700–1500
Животные, которые распространяют диаспоры преимущественно синзоохорным способом					
Сойка	13–71 <sup>2</sup>	250–360 <sup>1</sup>	Cramp, 1998; Rolando, 1998	200–470	900–1100
Кедровка	5–15 <sup>2</sup>	310 <sup>1</sup>	Rolando, 1996; Cramp, 1998	130–220	1000
Большой пестрый дятел	2–7 <sup>3</sup>	7–13 <sup>4</sup>	Dobrowolski et al., 1994; Cramp, 1998	80–150	150–200
Поползень обыкновенный	1–3 <sup>2</sup>	18–35 <sup>1</sup>	Cramp, 1998	60–100	240–340
Черноголовая гаичка	0,8–2,5 <sup>2</sup>	2,3–6,8 <sup>1</sup>	Cramp, 1998; Марковец, 2001	50–90	90–150
Белка обыкновенная	0,6–1,0 <sup>1</sup>	3,7–6,1 <sup>1</sup>	Богодяж, 1988	45–60	110–140
Пухляк	0,5–1,2 <sup>2</sup>	5,0–10,5 <sup>1</sup>	Cramp, 1998	40–60	130–180
Московка	0,4–0,6 <sup>2</sup>	2,0–3,1 <sup>1</sup>	Иноземцев, 1978; Cramp, 1998	35–45	80–100
Желтогорлая мышь	0,06–0,12 <sup>1</sup>	0,15–0,29 <sup>1</sup>	Меркова, 1955; Голикова, 1968	15–20	20–30
Рыжая полевка	0,04–0,20 <sup>1</sup>	0,10–0,48 <sup>1</sup>	Меркова, 1955; Кутенков, 1984	10–25	20–40
Лесная мышь	0,04–0,20 <sup>1</sup>	0,10–0,49 <sup>1</sup>	Никитина, Меркова, 1963	10–25	20–40

*Примечание.* Сезоны: <sup>1</sup> – летне-осенний, <sup>2</sup> – осенний, <sup>3</sup> – зимний, <sup>4</sup> – весенне-летний. Дальность массового перемещения диаспор рассчитывалась как радиус суточных участков обитания животных, а дальность умеренного – как радиус сезонных участков.

на двух допущениях: 1) участок обитания животного имеет форму круга; 2) максимальное расстояние, на которое животное переносит диаспоры, соответствует радиусу участка его обитания.

*Перемещение диаспор растений животными в массовом количестве.* Дальность массового перемещения диаспор можно оценить через размеры (радиус) суточных участков обитания животных. Это связано с тем, что основная масса диаспор проходит через пищеварительный тракт обычно в первые сутки: у рябинника за 1–3 часа (Образцов, 1961), у бурого медведя – в течение 8–24 часов (Пажетнов, 1990), у лося – 10–20 часов (Вебер, 1992), у косули – 20–24 часа (Schmidt et al., 2004), а у видов семейства полорогих, к которым относятся и зубр – за первые двое суток (Willms et al., 1995). Исследование эпизоохории показало, что в первые сутки от шерсти зверей отваливается значительная часть (60–100%) прицепившихся диаспор (Couvreur et al., 2005).

Судя по размерам суточных участков, выстраивается непрерывный ряд по дальности массового перемещения зачатков животными. Зубр, лось, медведь и глухарь перемещают диаспоры растений в пределах одного километра; косуля, рябинник и сойка – полукилометра; кедровка – двух сотен метров; поползень и черноголовая гаичка – одной сотни метров; пухляк, московка и белка – в пределах полусотни метров; мелкие мышевидные грызуны – в границах двух-трех десятков метров (табл. 1).

*Перемещение диаспор растений животными в умеренном количестве.* В границах периферической зоны обитания животного или его семьи (например, недельных или сезонных участков) диаспоры растений перемещаются в умеренном количестве. Диаспоры попадают в периферическую зону по разным причинам. Во-первых, в пищеварительном тракте животного диаспоры могут задержаться на некоторое время: у лося – до двух суток (Вебер, 1992), у медведя и видов

семейства полорогих – до четырех (Образцов, 1961; Willms et al., 1995), а у косули – до шести (Тимофеева, 1985). Во-вторых, животное очищает волосистой покров от прицепившихся зачатков в течение нескольких дней и даже – до очередной линьки. В-третьих, сойки и кедровки, как только “снимут” урожай на собственном участке, продолжают осеннюю “страду” на соседнем (Stamp, 1998). В-четвертых, запасавшие животные, как правило, перепрыгивают часть резервов (Правосудов, 1985).

Дальность перемещения диаспор в умеренном количестве можно оценить через размеры (радиус) сезонных участков обитания животных. Площадь сезонных участков различна. Соответственно, отличается и дальность умеренного перемещения диаспор разными видами животных. Образуется непрерывный ряд по дальности умеренного перемещения зачатков. Так зубр и медведь перемещают диаспоры растений в пределах двух–шести километров; лось, глухарь и рябник – в радиусе полутора–двух километров; косуля, сойка и кедровка – в границах одного километра; поползень – в пределах трех сотен метров; дятел, пухляк, черноголовая гаичка, московка и белка – в радиусе одной–двух сотен метров; мелкие мышевидные грызуны – в границах трех–четырёх десятков метров (табл. 1).

*Единичное перемещение диаспор растений животными.* Дальние передвижения животных способствуют перемещению единичных диаспор растений на значительные расстояния. Это расстояние можно оценить протяженностью кочевков или миграций животных. Например, протяженность миграций зубра и лося составляет 100–300 км, а косули – 10–70 км (Казьмин, Смирнов, 1992; Данилкин, 1999; Schmidt et al., 2004). Адаптируясь к переменчивым условиям среды, животные меняют кормовое поведение: например, сойки в год хорошего плодоношения дуба делают запасы на небольшой территории, а во время неурожая летают за желудями на значительные расстояния – до 6 км (Stamp, 1998).

Дальние перемещения диаспор необходимы в основном для расширения площади популяций (Ndiade-Bourobou et al., 2010). Эти перемещения чаще встречаются у видов, диаспоры которых прикрепляются к животному, а также у видов с мелкими семенами, которые могут задержаться в пищеварительном тракте на многие сутки. Р.Е. Левина (1957) считает, что единичное перемещение диаспор на дальнее расстояние не имеет особого значения для формирования сообществ. И.Ф. Удра (1988) это связывает с тем, что единич-

но растущие особи, у которых возможна только автогамия, отличаются чрезвычайно низкой продуктивностью семян, при которой не могут сформироваться популяции, способные к образованию сообществ.

*Роль крупных и мелких животных в зоохории.* Животные с крупными и небольшими участками обитания играют разную роль в сукцессионной динамике. Животные с крупными участками организуют преимущественно межценотические потоки диаспор. Эти потоки необходимы для смены сообществ, которые относятся к разным типам. Примеры таких смен: 1) зарастание луга лесом; 2) преобразование теневых широколиственных сообществ неморального состава под воздействием выпаса и сенокосения в светлые парковые леса с остепненным травяным покровом. О том, что крупные животные перемещают семена из одного сообщества в другое, свидетельствуют два обстоятельства. Во-первых, корма этих животных включают виды растений из нескольких типов сообществ: в составе пищи зубра, лося, косули, медведя и глухаря в значительном количестве встречаются растения лесных, луговых и болотных ценозов (табл. 2). Во-вторых, исследование питания благородного оленя показало, что копытные за пределы сообщества выносят существенную часть семян – 90% (Malo et al., 1998).

Животные с относительно небольшими участками обитания создают главным образом внутриценотические потоки диаспор. Эти потоки нужны для сохранения популяций внутри сообщества, для поддержания видового разнообразия ценоза, а также для обеспечения зачатками сукцессий внутри сообщества. Примеры внутриценотических сукцессий: 1) развитие лесных парцелл; 2) формирование микрогруппировок растений в лесах. О том, что животные с небольшими участками перемещают диаспоры преимущественно в пределах одного сообщества, свидетельствует состав их корма. Так в питании сойки, кедровки, поползня, синиц, белки, мышей и полевок преобладают виды растений лесных сообществ (табл. 2). Кроме этого, известно, что кедровка за пределами кедрчей прячет не более половины семян (Бибиков, 1948; Москвитин и др., 1986). Наблюдения в заповеднике “Брянский лес” показали, что сойка за границы сообщества выносит только одну треть семян, поползень – лишь одну пятую, а московка и черноголовая гаичка – всего несколько процентов.

*Особенности зоохории в хвойно-широколиственном лесу.* Виды растений леса делятся на три группы (табл. 3) по адаптации диаспор к рассе-

**Таблица 2.** Число видов растений и их эколого-ценотический состав в корме животных

Вид животного	Число видов растений, отмеченных в корме животных	Основные источники информации	Доля участия (%) видов растений разных эколого-ценотических групп в корме животных		
			лесные	болотные, водные	луговые, опушечные
Зубр	385	Корочкина, 1969, 1972; Евстигнеев, 2010	24	16	60
Косуля европейская	256	Тимофеева, 1985; Schmidt, 2004	27	27	46
Лось	163	Калецкий, 1965; Тимофеева, 1974	29	35	36
Глухарь обыкновенный	156	Левина, 1957; Романов, 1988; Gramp, 1998; Saniga, 1998; Формозов, 2010	35	26	39
Медведь бурый	144	Образцов, 1961; Пажетнов, 1990	37	22	41
Сойка	44	Левина, 1957; Образцов, 1961; Gramp, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010	73	9	18
Кедровка	41	Бибииков, 1948; Левина, 1957; Gramp, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010	68	20	12
Рябинник	39	Левина, 1957; Образцов, 1961; Gramp, 1998	64	15	21
Большой пестрый дятел	32	Левина, 1957; Gramp, 1998; Нечаев, 2001	88	6	6
Белка обыкновенная	32	Левина, 1957; Свириденко, 1957; Кирис, 1973; Формозов, 2010	78	9	13
Поползень обыкновенный	17		82	–	18
Черноголовая гаичка	42	Gramp, 1998; Нечаев, 2001;	62	12	26
Пухляк	31	Формозов, 2010	58	6	36
Московка	21		76	5	19
Желтогорлая мышь	38	Левина, 1957; Свириденко, 1957; Образцов, 1961	81	3	16
Рыжая полевка	32		72	6	22
Лесная мышь	28	Левина, 1957; Свириденко, 1957	79	–	21

лению животными. Первая группа – растения с сочными плодами: например, *Malus sylvestris*, *Sorbus aucuparia*. Они характеризуются широким набором животных, которые распространяют их семена син- и эндозоохорным способами. Дальность массового перемещения семян – от двух десятков метров (мелкие мышевидные грызуны) до пятисот и тысячи метров (крупные птицы и млекопитающие). Вторая группа – растения с относительно крупными и сухими диаспорами: *Corylus avellana*, *Quercus robur* и др. Распространители их семян ограничены животными, которые растаскивают семена синзоохорным способом: мышевидные грызуны, синицы, поползень, белка, кедровка и сойка. Дальность массового перемещения диаспор этих видов – до пятисот

метров. Третья группа – растения с относительно мелкими и сухими диаспорами: *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea* и др. Диаспоры этих видов в массовом количестве могут перемещаться крупными птицами и млекопитающими эндозоохорным способом на расстояние до тысячи метров (табл. 3). Однако в настоящее время численность большинства крупных животных в хвойно-широколиственных лесах из-за деятельности человека ничтожно мала или равна нулю. Следовательно, участие растений с мелкими и сухими диаспорами в сукцессиях, расположенных за пределами родного леса, стала маловероятной. Семена этих видов перемещаются животными только с небольшими участками обитания (муравьями, мелкими мышевидными грызунами,

**Таблица 3.** Примеры дальности массового разноса диаспор растений хвойно-широколиственного леса позвоночными животными (Свириденко, 1957; Образцов, 1961; Корочкина, 1969, 1972; Кирис, 1973; Тимофеева, 1974, 1975; Gramp, 1998; Saniga, 1998, Данилкин, 1999; Нечаев, 2001; Формозов, 2010 и др.)

Названия растений	Дальность массового разноса семян животными <sup>1</sup> , м																
	20	25	25	45	60	60	90	100	150	220	470	500	560	900	1000	1100	1100
	Желтогорлая мышь	Рыжая полевка	Лесная мышь	Московка	Пухляк	Белка	Черноголовая гаичка	Полыбель	Большой пестрый дятел	Кедровка	Сойка	Рябинник	Косуля	Глухарь	Лось	Медведь	Зубр
Растения с сочными плодами, которые распространяются животными эндозоохорным и синзоохорным способами																	
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rubus</i> spp.	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Malus sylvestris</i> Mill.	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lonicera xylosteum</i> L.	+	+	+		+		+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sambucus racemosa</i> L.	+	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Frangula alnus</i> Mill.		+					+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euonymus</i> spp.	+	+	+	+			+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pyrus communis</i> L.	+					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Convallaria majalis</i> L.	+	+							+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	+		+								+	+	+	+	+	+	+
Растения с крупными и сухими диаспорами, которые распространяются животными преимущественно синзоохорным способом																	
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Acer</i> spp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Pinus sylvestris</i> L.				+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Tilia cordata</i> Mill.	+	+	+		+	+		+	+	+	+						
<i>Quercus robur</i> L.	+	+	+			+		+	+	+	+						
<i>Corylus avellana</i> L.	+	+	+			+		+	+	+	+						
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	+	+	+		+		+	+	+	+	+						
<i>Carpinus betulus</i> L.	+			+			+	+	+	+	+						
<i>Ulmus</i> spp.	+	+	+					+	+								
Растения с мелкими и сухими диаспорами, которые распространяются животными преимущественно эндозоохорным способом																	
<i>Carex pilosa</i> Scop.												+	+	+	+	+	+
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	+	+											+	+	+	+	+
<i>Geum urbanum</i> L. <sup>2</sup>	+												+	+	+	+	+
<i>Milium effusum</i> L.													+		+	+	+
<i>Festuca</i> spp.													+	+		+	+
<i>Melica nutans</i> L.													+	+			+
<i>Galium</i> spp. <sup>3</sup>													+	+		+	+
<i>Stellaria</i> spp.													+	+	+	+	+
<i>Aegopodium podagraria</i> L.													+	+	+	+	+
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort. <sup>4</sup>					+								+	+	+	+	+
<i>Viola</i> spp. <sup>4</sup>				+									+	+		+	+

Примечание: <sup>1</sup> – дальность разноса семян оценена через радиус суточного участка животного (см. табл. 1); <sup>2</sup> – вид приспособлен и к эпизоохории; <sup>3</sup> – часть видов также приспособлена к эпизоохории; <sup>4</sup> – виды приспособлены и к мирмекоохории; «+» – растения, отмеченные в составе корма.

синицами) не далее 60 м. Таким образом, в современном покрове у растений с мелкими и сухими семенами практически отсутствуют межценотические потоки диаспор, которые необходимы для расширения площади обитания популяции, для “ухода” от изменившихся ценотических условий и для возобновления участия в сукцессиях. Чрезвычайно низкая численность популяций и неполночленность видового состава крупных животных, которые разносят диаспоры растений, – одна из причин формирования субклимаксных лесов с бедным видовым составом растений (Коротков, 1992; Восточноевропейские ..., 2004; Евстигнеев, 2010).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для формирования фитоценозов большое значение имеют массовое и умеренное перемещения диаспор растений животными, а для расширения площади обитания популяций растений – единственный перенос диаспор на дальнее расстояние. Массовое и умеренное перемещения диаспор зоохорных видов растений осуществляется в пределах индивидуальных участков обитания животных, а единичное – по ходу дальних передвижений животных (кочевков и миграций). Дальность массового и умеренного перемещений диаспор зоохорных видов растений можно оценить через размеры индивидуальных участков обитания животных, а единичного – протяженностью кочевков или миграций.

Роль зоохории в жизни популяций и сообществ зависит от дальности перемещения диаспор растений животными. Дальность может быть меньше или больше размеров сообществ. Если диаспоры перемещаются в пределах сообщества, то зоохория способствует поддержанию популяций внутри сообщества и сохранению видового разнообразия ценоза. Если диаспоры переносятся за пределы сообщества, то зоохория обеспечивает внедрение популяций в другие сообщества и создает условия для смены ценозов.

Разнообразие и высокая численность животных с их разноразмерными участками обитания обеспечивают вовлечение максимального количества семян, плодов и вегетативных зачатков в потоки диаспор. Сокращение видового разнообразия и численности животных (агентов диссеминации) ограничивает участие зоохорных видов растений в сукцессиях, существенно ослабляет межценотические потоки диаспор, а также приводит к формированию сообществ субклимаксного типа с обедненным видовым составом ценозообразователей.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баица А.Т.* Роль орнітохорії в процесі лісовідтворення // Пріоритети орнітологічних досліджень. Львів, Кам'янець – Подільск: Кам'янець – Подільський держ. пед. ун-т, 2003. С. 95–97.
- Бибииков Д.И.* К экологии кедровки // Тр. Печорско-Блычского государственного заповедника. М.: Глав. упр. по заповедникам при СНК РСФСР, 1948. Вып. 4. Ч. 2. С. 89–112.
- Богодяж О.М.* Биология белки (*Sciurus vulgaris* L.) на европейском северо-западе: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1988. 16 с.
- Вебер А.Э., Симаков А.Ф., Увьярова Н.И.* и др. Физиология питания и обмен веществ лося. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 1992. 128 с.
- Воробьев В.Н.* Биоценотические связи кедровки с кедром сибирским (методы исследования и основные закономерности). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Биологический институт, 1978. 22 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
- Голикова В.Л.* Особенности использования территории лесными мышевидными грызунами в Поволжье и других частях их ареала // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1968. С. 267–292.
- Данилкин А.А.* Олени (*Cervidae*). М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
- Евстигнеев О.И.* Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Дис. док. биол. наук. Нижний Новгород: ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2010. 513 с.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Смирнова О.В., Комаров А.С.* Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
- Иноземцев А.А.* Роль насекомоядных птиц в лесных биогеоценозах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 264 с.
- Казьмин В.Д., Смирнов К.А.* Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубра на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 26–35.
- Калецкий А.А.* Растительные корма лося в летне-осенний период // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965. С. 113–135.
- Кирус И.Д.* Белка. Киров: Волго-Вят. кн. изд-во, 1973. 448 с.
- Коротков В.Н.* Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГИЗЛ “Горки Ленинские” и Каневского заповедника). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1992. 16 с.
- Корочкина Л.Н.* Видовой состав лесной травянистой растительности в питании зубров Беловежской

- Пуши // Беловежская Пуша. Минск: Ураджай, 1969. С. 204–221.
- Корочкина Л.Н. Травянистая растительность в питании зубров Беловежской Пуши // Беловежская Пуша. Минск: Ураджай, 1972. С. 204–221.
- Котт С.А. Сорные растения и меры борьбы с ними. М.: Сельхозгиз, 1955. 384 с.
- Кутенков А.П. Пространственная структура популяций рыжей полёвки в условиях северной половины ареала // Мелкие млекопитающие заповедных территорий. М.: Гл. упр. охот. хоз-ва, 1984. С. 45–58.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957. 358 с.
- Марковец М.Ю. Популяционная экология гаички (*Parus palustris*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: Зоол. ин-т РАН, 2001. 22 с.
- Медведи. М.: Наука, 1993. 519 с.
- Меркова М.А. Некоторые данные по экологии рыжей полёвки и желтогорлой мыши юга Московской области и Теллермановской роши // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 1. С. 21–31.
- Москвитин С.С., Ананин А.А., Москвитина Н.С., Нехорошев О.Г. Роль позвоночных животных в продуктивности припоселковых кедровников и плодово-ягодных садов Томской области // Пути рационального использования почвенных, растительных и животных ресурсов Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1986. С. 189–191.
- Нечаев В.А. Птицы – потребители и распространители плодов и семян древесных растений в Приморском крае // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 14–21.
- Никитина Н.А., Меркова М.А. Использование территории мышами и полёвками по данным мечения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68. Вып. 5. С. 15–21.
- Образцов Б.В. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи // Сообщения лаборатории лесоведения. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 3. С. 69–88.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций М.: URSS, 2009. 423 с.
- Правосудов В.В. Поиск и запасание корма сероголовой гаичкой и пухляком // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 7. С. 1036–1043.
- Романов А.Н. Глухарь. М.: Агропромиздат, 1988. 192 с.
- Свириденко П.А. Запасание корма животными. Киев: Изд-во АН УССР, 1957. 156 с.
- Симкин Г.Н. Певчие птицы. М.: Лесн. пром-сть, 1990. 399 с.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А. Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи соврем. биол. 2008. Т. 128. № 2. С. 129–144.
- Тимофеева Е.К. Косуля. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 224 с.
- Тимофеева Е.К. Лось. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 168 с.
- Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наук. думка, 1988. 197 с.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимоотношения со средой обитания. М.: URSS, 2010. 309 с.
- Холодова М.В., Белоусова И.П. Потребление и усвоение питательных веществ и энергии зубрами (*Bison bonasus*) // Зоол. журн. 1989. Т. 68. Вып. 12. С. 107–117.
- Couvreur M., Verheyen K., Hermy M. Experimental assessment of plant seed retention times in fur of cattle and horse // Flora. 2005. V. 200. P. 112–131.
- Cramp S. The complete birds of the Western Palearctic. UK: Oxford University press, 1998. CD-ROM.
- Dobrowolski K.A., Halba R., Markiewicz D., Markiewicz K., Szczepanowski R. Foraging and territorial behaviours in great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*) // Ecologie. 1994. V. 25, № 2. P. 119–126.
- Holbrook K.M. Home Range and Movement Patterns of Toucans: Implications for Seed Dispersal // Biotropica. 2011. V. 3. № 3. P. 357–364.
- Kajimoto T. Factors affecting seedling recruitment and survivorship of the Japanese subalpine stone pine, *Pinus pumila*, after seed dispersal by nutcrackers // Ecological Research. 2002. V. 17. P. 481–491.
- Krasińska M., Krasiński Z.A., Bunevich A.N. Factors affecting the variability in home range size and distribution in European bison in the Polis and Byelorussia parts of the Białowieża Forest // Acta Theriologica. 2000. V. 45. № 3. P. 321–334.
- Malo J.E., Suárez F. The dispersal of a dry-fruited shrub by red deer in Mediterranean ecosystem // Ecography. 1998. V. 21. P. 204–211.
- Ndiade-Bourobou D., Hardy O.J., Favreau B. et al. Long-distance seed and pollen dispersal inferred from spatial genetic structure in the very low-density rainforest tree, *Baillonella toxisperma* Pierre, in Central Africa // Molecular Ecology. 2010. V. 19. P. 4949–4962.
- Rolando A. Home range and habitat selection by the Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes*) during autumn in the Alps. // Ibis. 1996. V. 138. P. 384–390.
- Rolando A. Factors affecting movements and home ranges in the jay (*Garrulus glandarius*) // J. of Zool. 1998. V. 246. P. 249–257.
- Rosalino L.M., Macdonald D.W., Santos-Reis M. Spatial structure and land-cover use in a low-density Mediterranean population of Eurasian badgers // Canadian J. of Zool. 2004. V. 82. № 9. P. 1493–1502.
- Saniga M. Diet of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in a Central-European mixed spruce-beech-fir and moun-



- tain spruce forest // *Folia Zoologica*. 1998. V. 47. № 2. P. 115–124.
- Schmidt M., Sommer K., Kriebitzsch W.-U., Ellenberg H.Jr., Oheimb G.* Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*) // *European J. Forest Research*. 2004. V. 123. P. 167–176.
- Willms W.D., Acharya S.N., Rode L.M.* Feasibility of using cattle to disperse cicer milkvetch (*Astragalus cicer* L.) seeds in pastures // *Canadian J. of Animal Science*. 1995. V. 75. № 1. P. 173–175.

## **Zoochory and Distance of Seeds Dissemination in Coniferous-Broad-Leaved Forests of Eastern Europe**

**O. I. Evstigneev, P. V. Voevodin, V. N. Korotkov, I.A. Murashev**

*State Biosphere Nature Reserve “Bryansky Les”, Nerussa, Russia*

The data on the distance of seeds dissemination by animals within their mass individual areas in a coniferous-broad-leaved forest are presented. The mass and moderate displacements of diaspores are important for the formation of communities. The mass dissemination of diaspores takes place within the daily areas of animals, the moderate their movements, within the seasonal areas. A continuous series according to the distance of mass dissemination by animals from 10 m (small mouse-like rodents) to 1 km (large mammals) was determined. In the coniferous-broadleaved forerst, three groups of plants were distinguished according to the distribution of their seeds by animals. The decrease in the species composition due to anthropogenic impacts and reduction in the number of animals that disseminate plant seeds determines the formation of subclimax communities with the low species composition.