

УДК 574.42

**ЗООХОРИЯ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ  
ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ: ОБЗОР**

**О.И. Евстигнеев**

Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес», Россия, 242180,  
Брянская область, станция Нерусса, ул. Заповедная, д. 2

E-mail: quercus\_eo@mail.ru

**В.Н. Коротков**

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Россия, 119234, Россия, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12

E-mail: korotkovv@list.ru

**И.А. Мурашев**

Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова, Россия,  
125009, Москва, ул. Большая Никитская, д. 6

E-mail: ilyamurashev@gmail.com

**П.В. Воеводин**

Некоммерческая организация Природоохранный фонд «Верховье», Россия, 143026, Московская область, Одинцовский район, ул. Агрохимиков, д. 6

E-mail: voevodin\_p@mail.ru

**Аннотация.** На основе анализа литературы по индивидуальным участкам животных приводятся данные 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. Первая группа – растения с сочными плодами (например, *Malus sylvestris*, *Sorbus aucuparia*, *Vaccinium myrtillus*). Они характеризуются широким набором животных, которые распространяют их семена эндозоохорным способом на расстояние от 20 до 1000 м. Вторая группа – растения с крупными и сухими плодами (*Corylus avellana*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* и др.). Они распространяются животными, которые запасают семена на рас-

стоянии от 20 до 300 м. Они характеризуются широким набором животных, которые распространяют их семена эндозоохорным способом на расстояние от 20 до 1000 м. Третья группа – растения с мелкими и сухими диаспорами (*Aegopodium podagraria*, *Melica nutans*, *Stellaria holostea* и др.). Их семена могут перемещаться копытными эндозоохорным способом в массовом количестве на расстояние до 1000 м. Однако из-за чрезвычайно низкой численности копытных растения с мелкими и сухими семенами лишились межценотических потоков диаспор, которые необходимы для смены растительных сообществ и восстановительных сукцессий. В результате формируются субклимаксные ценозы с обедненным видовым составом растений.

**Ключевые слова:** хвойно-широколиственные леса, зоохория, индивидуальный участок животных, 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; Евстигнеев, Воеводин, 2013). 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 (Евстигнеев и др., 2013, 2016). 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.

Объектами рассмотрения выбраны виды растений разных ярусов хвойно-широколиственных лесов Восточной Европы. 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 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

территорий 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 кедр (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 запасания 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 эпизоохорным 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) недо-

использование 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 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 – 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 (табл. 1). 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. Можно ожидать, что в пределах суточных участков животных, в границах которых осуществляется массовое перемещение диаспор, возобновление растений будет наиболее успешным.

**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 волосяной покров от прицепившихся зачатков в течение нескольких дней и даже – до очередной линьки. В-третьих, сойки и кедровки, как только соберут урожай на собственном участке, продолжают собирать урожай на соседнем участке (Cramp, 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 рябинник – 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-четырех десятков метров (табл. 1). Можно предположить, что в пределах сезонных участков обитания животных, в границах которых диаспоры перемещаются в умеренном количестве, возобновление растений будет удовлетворительным.

**Единичное перемещение диаспор растений животными.** Дальние передвижения животных способствуют перемещению единичных диаспор растений на значительные расстояния. Это расстояние можно оценить протяженностью кочевок 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 и кедровки в год хорошего плодоношения дуба делают запасы на небольшой территории, а во время неурожая летают за желудями на значительные расстояния – до 6 км и более (Cramp, 1998; Нечаев, 2013).

Дальние перемещения диаспор необходимы в основном для расширения площади популяций (Ndiade-Bourobou et al., 2010). Эти перемещения чаще встречается у видов, диаспоры которых прикрепляются к животному, а также у видов с мелкими семенами, которые могут задержаться в пищеварительном тракте на многие сутки. Исследователи, которые занимаются изучением диссеминации, считают, что для успеха дальней миграции и формирования на этом расстоянии сообществ важен массовый занос зачатков, а случаи единичного перемещения семян на десятки километров от материнского растения не имеют особого значения для образования ценозов (Ермилов, 1952; Левина, 1957). И.Ф. Удра (1988), опираясь на

анализ большого объема литературы, связывает это с тем, что единично растущие особи, у которых возможна только автогамия, отличаются чрезвычайно низкой продуктивностью семян, которая не позволяет сформировать полноценные популяции, способные к образованию ценозов.

**Роль крупных животных в зоохории.** Животные с крупными и небольшими участками обитаний 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 копытных показало, что за пределы сообщества они выносят существенную часть семян: зубр – более 80% (Jaroszewicz et al., 2008), а благородный олень – около 90% (Malo et al., 1998).

**Роль мелких животных в зоохории.** 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).

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 |
| <b>Животные, которые распространяют диаспоры преимущественно эндо- и эпизоохорным способами</b> |  |                         |   |                                  |                        |
| Зубр  | 70-400 <sup>1</sup>                          | 1100-11000 <sup>1</sup> | Казьмин, Смирнов, 1992; Krasieńska 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               |
| <b>Животные, которые распространяют диаспоры преимущественно синзоохорным способом</b>          |  |                         |   |                                  |                        |
| 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

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; Gramr, 1998; Saniga, 1998; Формозов, 2010  | 35   | 26               | 39                 |
| Медведь бурый          | 144   | Образцов, 1961; Пажетнов, 1990  | 37   | 22               | 41                 |
| Сойка                  | 44  | Левина, 1957; Образцов, 1961; Gramr, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010 | 73   | 9                | 18                 |
| Кедровка               | 41  | Бибиков, 1948; Левина, 1957; Gramr, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010  | 68   | 20               | 12                 |
| Рябинник               | 39  | Левина, 1957; Образцов, 1961; Gramr, 1998                               | 64   | 15               | 21                 |
| Большой пестрый дятел  | 32  | Левина, 1957; Gramr, 1998; Нечаев, 2001                                 | 88   | 6                | 6                  |
| Белка обыкновенная     | 32  | Левина, 1957; Свириденко, 1957; Кирис, 1973; Формозов, 2010             | 78   | 9                | 13                 |
| Поползень обыкновенный | 17  | Gramr, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010                               | 82   | -                | 18                 |
| Черноголовая гаичка    | 42  | Gramr, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010                               | 62   | 12               | 26                 |
| Пухляк                 | 31  | Gramr, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010                               | 58   | 6                | 36                 |
| Московка               | 21  | Gramr, 1998; Нечаев, 2001; Формозов, 2010                               | 76   | 5                | 19                 |
| Желтогорлая мышь       | 38  | Левина, 1957; Свириденко, 1957; Образцов, 1961                          | 81   | 3                | 16                 |
| Рыжая полевка          | 32  | Левина, 1957; Свириденко, 1957; Образцов, 1961                          | 72   | 6                | 22                 |
| Лесная мышь            | 28  | Левина, 1957; Свириденко, 1957  | 79   | -                | 21                 |

Кроме этого, известно, что кедровка за пределами кедрачей прячет не более половины семян (Бибииков, 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 (Евстигнеев и др., 2013).

**Особенности зоохории в хвойно-широколиственном лесу.** Виды растений леса делятся на три группы (табл. 3) по адаптации диаспор к расселению 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, синицами) не далее 60 м. Таким образом, в современном покрове у растений с мелкими и сухими семенами практически отсутствуют межценотические

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 | Поползень | 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

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; Евстигнеев, Коротков, 2013; Evstigneev, Korotkov, 2016).

### **Заключение**

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

Башта А.Т. Роль орнітохорії в процесі лісовідтворення // Пріоритети орнітологічних досліджень. Львів, 2003. С. 95-97.

Бибииков Д.И. К экологии кедровки // Тр. Печорско-Ыльчского государственного заповедника. М., 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., Увьурова 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. Оленьи (*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.

Евстигнеев О.И., Воеводин П.В. Формирование лесной растительности на лугах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. Вып. 4. С. 64-70.

Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи соврем. биол. 2013. Т. 133. № 4. С. 392-400.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н. Сукцессии сосновых лесов задровой местности Неруссо-Деснянского полесья // Бюл. Брянского отделения Российского ботанического общества. 2013. № 1. С. 31-41.

Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев Восточноевропейских лесов // Лесоведение. 2016. № 6. С. 384-391.

Ермилов Г.Б. О распространении и концентрации семян // Доклады АН СССР. 1952. Т. 84. № 3. С. 599-601.

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.

Кирис 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 Пуща. Минск: Ураджай, 1969. С. 204-221.

Корочкина Л.Н. Травянистая растительность в питании зубров Беловежской Пуши // Беловежская Пуца. 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 полевки 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. Биоценотические связи птиц с кедровым стлаником (*Pinus pumila*) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 1. С. 49-59.

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 полевками 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. LXIV, 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 // Усп. сов. 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. LXVIII, вып. 12. С. 107-117.
- Couvreur M, Verheyen K., Hermu 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 on CD-ROM. UK, Oxford, 1998.
- Dobrowolski K.A., Halba R., Markiewicz D., Markiewicz K., Szczepanowski R. Foraging and territorial behaviours in great spotted woodpecker (*Dendrocopus major*) // Ecologie. 1994. V. 25, № 2. P. 119-126.

Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Pine Forest Succession on Sandy Ridges within Outwash Plain (Sandur) in Nerussa-Desna Polesie // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (3). P. 1-18.

Holbrook K.M. Home Range and Movement Patterns of Toucans: Implications for Seed Dispersal // Biotropica. 2011. V. 43, № 3. P. 357–364.

Jaroszewicz B., Piroz'nikov E., Sagehorn R. The European bison as seed dispersers: the effect on the species composition of a disturbed pine forest community // Botany. 2008. V. 86. P. 475–484.

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. Factors affecting movements and home ranges in the jay (*Garrulus glandarius*) // Journal of Zoology. 1998. V. 246. P. 249-257.

Rolando A. Home range and habitat selection by the Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes*) during autumn in the Alps. Ibis. 1996. V. 138. P. 384-390.

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 Journal of Zoology. 2004. V. 82, № 9. P. 1493-1502.

Saniga M. Diet of capercaillie (*Tetrao urogallus*) in a Central-European mixed spruce-beech-fir and mountain 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 Journal 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 Journal of Animal Science*. 1995. V. 75, № 1. P. 173-175.