

DOI 10.22363/2313-2310-2022-30-1-28-44

УДК 591.5:599:591.9

Научная статья / Research article

## Воздействие млекопитающих при кормодобывании и вытаптывании растительности в таежных и лесостепных природных и природно-антропогенных комплексах Предуралья и Урала

М.Г. Дворников<sup>1</sup>  , С.В. Саксонов<sup>2</sup>, Л.А. Букина<sup>3</sup> 

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства  
и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, Киров, Россия

<sup>2</sup>Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Российская Федерация

<sup>3</sup>Вятский государственный агротехнологический университет, Киров, Россия

✉ Dvornikov50@mail.ru

**Аннотация.** Представлены обобщения территориального выделения природных комплексов (ПК) по их идентификации в таежных и лесостепных охраняемых и освоенных территориях как основного этапа комплексных исследований, предусматривающих структурно-функциональный анализ их состояния при оценках воздействий млекопитающих *Alces alces* L., *Capreolus pygargus pygargus* Pallas, *Cervus elaphus sibiricus* Sever., *Cervus nippon* Tim., *Sus scrofa* L., *Castor fiber* L., *Meles meles* L., *Meles leucurus* Hodgson, *Ursus arctos* L. в процессе питания и вытаптывания растительного компонента в конкретных биогеоценозах (БГЦ). При высокой биомассе стадных домашних копытных 150–180 кг/га их взаимосвязи на пастбищах проявляются с ограниченным количеством кормовых растений, а воздействие на растительный покров приводит к негативным изменениям. Биомасса диких зверей (до 10 кг/га) не превышает зональные структурные параметры БГЦ, их взаимосвязи проявляются локально, с большим количеством растений, воздействия субпопуляций сбалансированы в процессах лесообразования, продуктивности, накопления, деструкции растительной массы и, соответственно, в вещественно-энергетических потоках, обеспечивающих устойчивое функционирование ПК. В местах интенсивной жизнедеятельности животных (в бывших ПК) встречаются синантропные виды растений, обильно произрастающие в иных сообществах, где возникают и зооантропозные очаги опасных для человека болезней, продвигающиеся на урбанизированные территории.

**Ключевые слова:** природные комплексы, структура фитомассы, воздействия млекопитающих, растительный покров, синантропные растения, очаги зооантропозных заболеваний

**Вклад авторов.** М.Г. Дворников – анализ полученных данных, написание текста статьи. С.В. Саксонов – концепция исследования. Л.А. Букина – сбор и обработка материала.

**История статьи:** поступила в редакцию 15.01.2022; принята к публикации 15.02.2022.

© Дворников М.Г., Саксонов С.В., Букина Л.А., 2022



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License  
<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>

**Для цитирования:** Дворников М.Г., Саксонов С.В., Букина Л.А. Воздействие млекопитающих при кормодобывании и вытаптывании растительности в таежных и лесостепных природных и природно-антропогенных комплексах Предуралья и Урала // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2022. Т. 30. № 1. С. 28–44. <http://doi.org/10.22363/2313-2310-2022-30-1-28-44>

## Impact of mammals during foraging and trampling of vegetation in the taiga and forest-steppe natural and natural-anthropogenic complexes of the Pre-Urals and Urals

Mikhail G. Dvornikov<sup>1</sup>  , Sergei V. Saxonov<sup>2</sup>, Lydia A. Bukina<sup>3</sup> 

<sup>1</sup>Zhitkov Research Institute on Hunting Ground and Fur Farming, Kirov, Russia

<sup>2</sup>Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russian Federation

<sup>3</sup>Vyatka State Agrotechnological University, Kirov, Russia

✉ Dvornikov50@mail.ru

**Abstract.** Generalizations of territorial allocation of natural complexes (NC) on their identification in the taiga and forest-steppe protected and developed territories as the main stage of complex research providing structural and functional analysis of their condition when assessing the impact of mammals *Alces alces* L., *Capreolus pygargus pygargus* Pallas, *Cervus elaphus sibiricus* Sever., *Cervus nippon* Tim., *Sus scrofa* L., *Castor fiber* L., *Meles meles* L., *Meles leucurus* Hodgsen, *Ursus arctos* L., when feeding on and trampling the plant component in specific biogeocenoses (BGC). At high biomass of herd domestic ungulates 150–180 kg/ha their interrelations on pastures are shown with limited amount of forage plants and impact on vegetation cover leads to negative changes. Biomass of wild animals (up to 10 kg/ha) does not exceed zonal structural parameters of BGC, their interrelations are shown locally, with a large number of plants and impacts of subpopulations are balanced in processes of forest formation, productivity, accumulation and destruction of plant mass, respectively, in substance-energy flows, providing a sustainable functioning of NC. In places of intensive activity of animals (in former NCs) there are synanthropic plant species that grow abundantly in other communities, where zoo-anthropous foci of diseases dangerous to humans also arise, advancing to urbanized areas.

**Keywords:** natural complexes, phytomass structure, impact of mammals, vegetation, synanthropic plants, foci of zooanthropic diseases

**Authors' contributions.** M.G. Dvornikov – analysis of the received data, writing the text. S.V. Saxonov – research concept. L.A. Bukina – collection and processing of material.

**Article history:** received 15.01.2022; accepted 15.02.2022.

**For citation:** Dvornikov MG, Saxonov SV, Bukina LA. Impact of mammals during foraging and trampling of vegetation in the taiga and forest-steppe natural and natural-anthropogenic complexes of the Pre-Urals and Urals. *RUDN Journal of Ecology and Life Safety*. 2022;30(1):28–44. (In Russ.) <http://doi.org/10.22363/2313-2310-2022-30-1-28-44>

### Введение

Млекопитающие в биосфере и ее зональных структурных блоках, природных комплексах (ПК) и биogeоценозах (БГЦ) в основном играют роль консументов, однако известны не менее важные формы их деятельности,

поддерживающие устойчивость планетарной системы. К ним относятся: влияние на структуру запасов фитомассы при кормодобывании, мечении территории и вытаптывании; воздействие на подстилку, почву и гидрорежим при устройстве убежищ и плотин; разложение и минерализация растительного вещества; перемещение диаспор; передача болезней и т. д. [1–9]. В современных условиях результаты накопленных обобщений являются основой при изучении биоразнообразия, моделирования устойчивого развития биосферных процессов, климата и экологически безопасных условий жизни в антропогенно преобразованных природных комплексах с ноосферной перспективой.

**Цель исследования** – рассмотреть динамику воздействий диких и домашних животных на растительный компонент, средообразующие и иные взаимосвязи в природных комплексах и сопредельных с ними преобразованных хозяйственной деятельностью участках, расположенных в некогда единых ПК.

### Материалы и методы

Территориальное выделение природных комплексов по их идентификации [10–13] – основной этап биогеоэкологических исследований, предусматривающий необходимое количество стационарных площадок и отбор проб по эколого-топографическому профилю ПК (с учетом лесорастительных условий – ЛРУ) для структурно-функционального анализа и статистической обработки материалов. Зонально-провинциальная продуктивность рассчитывалась по фотосинтетической активной радиации и в БГЦ экспериментально определялась. Воздействия млекопитающих на растительность рассматривались в соответствии с ЛРУ и прослеживались стационарно на примере домашних копытных и диких животных, в частности *Alces alces* L., *Capreolus pygargus pygargus* Pallas, *Cervus elaphus sibiricus* Sever., *Cervus nippon* Tim., *Sus scrofa* L., *Castor fiber* L., *Meles meles* L., *Meles leucurus* Hodgson, *Ursus arctos* L., то есть на видах, занимающих разные трофические уровни в естественных экологических системах (ЕЭС). Кормодобывающая, коммуникационная, маркировочная и средообразующая деятельность животных сравнительно связана с растительным покровом особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и природно-антропогенных комплексов (ПАК), поэтому учитывались и их связи с популяционными структурами лесообразующих доминантов [14; 15]. Полевые исследования проходили с 1974 по 2019 г. на стационарных пунктах многолетних наблюдений, территориально расположенных в лесных, лесостепных и луговых биогеоценозах. Проводились пересчет, биркование древесного яруса и выбор моделей; укусы травостоя (и разделение его массы на фракции: зеленый, ветошь и подстилка) в соответствующих количествах повторностей и оценка запасов ягодников выполнялись на 20–30 пробных площадках, ограниченных рамками размером 50×50 см. Дикие звери учитывались на маршрутах и площадках общепринятыми методами, количество домашних копытных устанавливали в пастбищных загонах и вольерах. Статистические сведения из отчетов землевладельцев о поголовье домашних животных в XVIII–XX вв. пересчитывали на их биомассу. О влиянии зверей на тропах и в вольерах на травянистую растительность судили по изменениям видового состава, проективного покрытия, запасам фитомассы по сравнению с участками, где следы пребывания

животных не были выявлены. В расчетах биомассы (кг/га) использовали результаты взвешивания и учета животных, особей и отдельных групп зверей, которых метили. Внимание было сосредоточено на показателях, которые характеризуют главные признаки биогеоценологических процессов в ЕЭС: продуктивность, запасы и структура фито- и биомассы, биогеохимический круговорот, энергетический поток, а также средообразующее участие млекопитающих. В совокупности это по федеральным законам РФ (ФЗ № 7 от 10.01.2002 г., ФЗ № 52 от 24.04.1995 г.) характеризует (по биологическим показателям) качество благоприятной окружающей среды, ее компонентов, объектов биологического разнообразия и природных ресурсов, что обеспечивает системное функционирование ПК и ПАК. Инвентаризацию природных объектов проводили в 2010–2019 гг.

### Результаты и их обсуждение

**Домашние копытные.** В предыдущих разделах приведены сведения о развитии растительного покрова и освоении человеком таежных ПК, в том числе и на прилегающих лесостепных территориях, с которых продвигалось в Предуралье животноводство, а также о замещении биомассы диких на домашних копытных в ЕЭС бассейна р. Камы с эпохи неолита до средневековья второго тысячелетия. Отметим, что в XIX–XX вв. в Вятской и Уфимской губерниях биомасса домашних копытных составляла 51–78 кг/га, а кабан, косуля и барсук заселяли северные таежные ПК региона периодически. Экспериментальными исследованиями прослежено воздействие стадных домашних копытных на структуру и запасы фитомассы лесной и степной растительности, островных боров лесостепи (отгонный выпас) сравнительно со строго охраняющимися ООПТ (приусадебный выпас и в вольерах) и охотничьими заказниками (допускался отгонный выпас) на примере присутствия лошадей и крупного рогатого скота (КРС). При их биомассе в 135–180 кг/га взаимосвязи были с 30–40 видами растений.

Вначале приведем примеры из вековой истории первого на Урале Ильменского государственного заповедника (ИГЗ), где биомасса домашних животных в горных условиях не превышала 4 кг/га, а следы синантропизации растительности и ныне встречаются у 22 кордонов, 2 базовых поселков и турбазы [16]. В другом случае в результате естественных русловых процессов в долине р. Вятки на начальных этапах сукцессии всегда были открытые участки. По мере становления травяного покрова они использовались под пастбища (к примеру, урочище «Белое» у государственного природного заповедника (ГПЗ) «Нургуш»), где биомасса крупного рогатого скота (КРС) достигала 160–180 кг/га. В течение 5–7 лет изменялся естественный состав растительных сообществ. По мере деградации растительного покрова под пастбища осваивались новые территории, а здесь образовывались новые сообщества. Так, в загоне у кордона «Нургуш» биомасса домашних копытных в течение 25 лет (с 1950-х гг.) составляла 60–86 кг/га, затем участок пребывал в запустении, а в конце XX в. на нем отмечены редкое лесовозобновление и иная структура большей фитомассы (с синантропными так-

сонами) в растительном покрове. Реальность данных представлений подтверждается исследованиями выпаса коз [17] и овец [18].

В Парижском, Анненском и прочих лесничествах (Южный Урал) довольно быстро возникающие отрицательные последствия отгонного выпаса коз и овец и скученного размещения загонов для животных увеличивают общую площадь трансформированной территории ПК. Однако в таежных условиях бассейна р. Вятки выпас домашних животных всегда осуществлялся на ограниченных участках. Средообразующая роль домашних животных содействовала человеку при освоении таежных территорий, так же как и сейчас в прилегающих южных регионах способствует (при умеренной биомассе млекопитающих на пастбище в 50–70 кг/га) устойчивости лесостепных и степных ПАК. В частности, создаются условия для проживания фоновых видов млекопитающих – *Marmota bobak* L. Сурки отсутствуют или редки как в местах с чрезмерной плотностью домашних копытных, так и в изолированных от них. В то же время в прибрежных зонах р. Вятки, озер и протоков, где высока плотность КРС, например в урочище «Белое», поселения *Arvicola amphibius* L., *Ondatra zibethicus* L., *Castor fiber* L. отсутствуют из-за разрушения копытными их нор. Причем в трансформированных выпасом таежных и лесостепных ПАК биомасса у диких травоядных зверей вдвое меньше, а у хищников – больше.

Таким образом, отмечен ряд общих последствий пастбищной деградации растительности (по отношению к исходной): на переходах (2–3 км) от ворот загонов и по тропам к вольному выпасу на 87 % их площади растения были редки или отсутствовали; число видов на 100 м<sup>2</sup> уменьшается от 48 до 10 (важнейший признак фитоценозов); значительно увеличивается разреженность растительного покрова, степень проективного покрытия уменьшается с 90 до 10 %, снижаются высота травостоя и продуктивность пастбищ; травостой обедняется хозяйственно ценными видами, засоряется плохо поедаемыми и ядовитыми растениями; увеличивается число синантропных видов – от 3 до 25 и их обилие – от sol. до сор.2. Заметим, что в ПАК при отгонном содержании животных для погибших (от болезней, нападения зверей и т. д.) особей размещались «скотомогильники», которые посещали хищные звери, численность которых у мест кормодобывания была высокой.

**Дикие животные.** В условиях Среднего и Южного Урала сперва было рассмотрено воздействие копытных на травянистую растительность в таежных и предлесостепных ПК. В ПАК присутствуют агрокультуры, и взаимосвязи копытных (лось, косуля, пятнистый олень, марал) уже заметно проявляются с 85–120 кормовыми видами растений, соответственно, тропы зверей также существуют в ЕЭС длительное время. Их общая площадь составляла 525 м<sup>2</sup>/га при соответствующей численности, территориальном распределении и биомассе диких копытных. После заселения кабанов «влажных» биотопов проявилось их влияние на 60–70 кормовых растений, подстилку и почву, аналогичное явление наблюдается на европейских и американских территориях [19; 20]. Общая площадь троп в ИГЗ увеличилась до 7 % – на 1 га. В местах обитания кабанов в периодически сухих и в свежих ЛРУ интенсивность вытаптывания троп в 2,3 раза больше (табл. 1).

Таблица 1

**Фитомасса (воздушно-сухое состояние) травянистого яруса на тропах**

Место положения тропы	Показатели	Контроль, г/м <sup>2</sup>		Тропа, г/м <sup>2</sup>	
		<i>M ± m</i>	Доля от общего запаса, %	<i>M ± m</i>	Доля от общего запаса, %
Участок 1, верхняя площадка	Общие запасы фитомассы:	88,0 ± 6,2	100	18,0 ± 2,3	100
	– живой	57,0 ± 3,9	64,8	6,0 ± 0,7	33,3
	– мертвой	31,0 ± 3,3	35,2	12,0 ± 2,1	66,7
Участок 2, нижняя площадка	Общие запасы фитомассы:	73,0 ± 5,5	100	7,0 ± 1,4	100
	– живой	48,0 ± 3,5	65,8	2,0 ± 0,4	28,6
	– мертвой	25,0 ± 2,4	34,2	5,0 ± 0,8	71,4

Table 1

**Phytomass (air-dry condition) of the grassy tier on the trails**

Location of the trail	Indicators	Control, g/m <sup>2</sup>		Trail, g/m <sup>2</sup>	
		<i>M ± m</i>	Share of total stock, %	<i>M ± m</i>	Share of total stock, %
Plot 1, upper platform	Total phytomass reserves:	88.0 ± 6.2	100	18.0 ± 2.3	100
	– live	57.0 ± 3.9	64.8	6.0 ± 0.7	33.3
	– dead	31.0 ± 3.3	35.2	12.0 ± 2.1	66.7
Plot 2, lower platform	Total phytomass reserves:	73.0 ± 5.5	100	7.0 ± 1.4	100
	– live	48.0 ± 3.5	65.8	2.0 ± 0.4	28.6
	– dead	25.0 ± 2.4	34.2	5.0 ± 0.8	71.4

Установлено, что на тропах общие запасы надземной фитомассы, по сравнению с контролем, сокращаются в 4,9–10,0 раз. При этом изменяется и структура фитомассы. В частности, если запасы мертвой массы уменьшаются в 2,6–5,0 раз, то живой – в 9,5–24,0 раза. На тропах доля мертвой массы в общих запасах надземной фитомассы увеличилась примерно в 2 раза. В местах основного обитания кабанов, где в составе группы сопровождающих по тропе самок больше, чем у лося и косули, многочислен молодняк и подсвинки; совокупное воздействие последних на растительность травянистого яруса и почву более интенсивно. Учитывая также, что от лосей, косуль и оленей при выявленной их численности (в группах до 3–5 особей) и биомассе в 4–7 кг/га (при миграциях до 10 кг/га) при кормодобывании в вегетационный период заметных воздействий на травянистый ярус не отмечено, далее прослеживали влияние на растительность от кабанов, биомасса которых в ООПТ Урала 0,2–0,3 кг/га. На пороях отмечено изменение видового состава растений, восстановление покрова (по общим запасам фитомассы) происходит через 3 года. Повторные порою на участках предыдущего года незначительны – 2,6 % от всей «вспаханной» площади (табл. 2).

Анализ флористического состава показал, что на взрыхленных кабанам участках число видов несколько сокращается по сравнению с контрольными. Но появляются виды, отсутствующие на нетронутых участках: *Atragene sibirika* L., *Polygonum convolvulus* L., *Atriplex hortensis* L., и др. Происходит некоторое перераспределение видов по классам встречаемости. Злаки, доминирующие в контроле, переходят в класс редко встречающихся видов.

В отличие от злаков другой доминант – *Aegopodium podagraria* L. – оказывается более устойчивым к рыхлению почвы кабанами и сохраняет свое преобладание над другими видами.

Таблица 2

**Влияние роющей деятельности кабана на запасы надземной фитомассы (воздушно-сухое состояние, г/м<sup>2</sup>) травянистого яруса в березняках**

Показатели	Контроль			Участок с пороями		
	$M \pm m$	Доля от общего запаса, %	Соотношение к общей	$M \pm m$	Доля от общего запаса, %	Соотношение к общей
Общие запасы фитомассы:	113,2 ± 5,0	100		48,0 ± 4,72	100	
– живой	92,4 ± 4,64	81,6	1,23	44,4 ± 4,56	92,5	1,1
– мертвой	20,8 ± 2,16	18,4	5,5	3,6 ± 0,88	7,5	13,3

Table 2

**The effect of the burrowing activity of wild boar on the reserves of aboveground phytomass (air-dry condition, g/m<sup>2</sup>) of the grassy tier in birch forests**

Indicators	Control			Plot with poros		
	$M \pm m$	Share of total stock, %	Ratio to total	$M \pm m$	Share of total stock, %	Ratio to total
Total phytomass reserves:	113.2 ± 5.0	100		48.0 ± 4.72	100	
– live	92.4 ± 4.64	81.6	1.23	44.4 ± 4.56	92.5	1.1
– dead	20.8 ± 2.16	18.4	5.5	3.6 ± 0.88	7.5	13.3

В Предуралье порою кабанов прослежены по профилю долины [9]. В частности, на лугах у протоков р. Вятки (где ранее был выпас КРС) с июля по октябрь они более масштабны на возвышенных валах, кратковременно или редко затопляемых весной участках между елово-широколиственными древостоями, где в последующие годы образуются значительные куртины по 9–27 м<sup>2</sup> иных видов с доминированием *Urtica dioica* L., *Artemisia vulgaris* L., *Galeopsis speciose* Mill., *Arctium tomentosum* Mill. и т. д. Фитомасса и видовое богатство на данных участках в 1,5–1,8 раза больше, чем у исходной растительности, а на гривах (после пороев) идет естественное возобновление кустарников и *Pinus sylvestris* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Guercus robur* L., *Populus tremula* L., что было отмечено и в других северных регионах [21; 22]. В дубняках порою ежегодны и лишь в годы неурожая желудей заметны только на опушках, где представлена экспансия разновозрастного подроста на лугу. Интенсивные порою повторяются через 3–5 лет. Попарное сравнение участков, задействованных и не задействованных зверями при кормодобывании, позволило проследить динамику соотношения фракций фитомассы и восстановить потребленную ими массу растений (табл. 3).

Больше всего отчуждаемой массы (в 2,26 раза) в летний период приходилось на механическое воздействие. В целом кабаны при биомассе 0,45–0,68 кг/га отчуждали на лугах в молодой и зрелой пойме 0,6 %, а в старой пойме – 0,2 % от ежегодного общего прироста фитомассы. Звери из меченной ушными метками группировки (гурт из 5–12 семей и одиночных зверей при естественных кормах) встречались на площади 900 км<sup>2</sup> (от долины р. Вятки к плакору,

зимовали в ООПТ) несколько лет, причем в данный период агропредприятия уже не действовали. В итоге заметно локальное влияние субпопуляционных группировок кабанов на запасы и структуру травянистой фитомассы, подстилку и почву, а также на поддержание лесовозобновления в сопряженных БГЦ р. Вятки и предлесостепных ПК Урала.

Таблица 3

**Запасы травянистой массы в ПК и отчуждение ее на поросях кабанями**

Место расположения биотопов	Показатели, кг/га (абсолютно сухое состояние)	Контроль			Опыт			Отчуждение, %
		Абсолютно	%	Соотношение к общей	Абсолютно	%	Соотношение к общей	
Разнотравно-злаковый луг на I части зрелой поймы	Общая фитомасса:	5460	100		2407,9	100		55,9
	– живая	4482,7	82,1	1,2	2241,8	93,1	1,1	50,0
	– мертвая	977,3	17,9	5,6	166,1	6,9	14,5	83,0
Сосновые посадки на старой пойме	Общая фитомасса:	930	100		483,2	100		48,1
	– живая	714,24	76,8	1,3	377,4	78,1	12	47,2
	– мертвая	215,76	23,2	4,3	105,8	21,9	4,5	51,0
Дубняк на II части зрелой поймы	Общая фитомасса:	785	100		490,6	100		37,5
	– живая	641,34	81,7	1,2	438,1	89,3	1,1	31,7
	– мертвая	143,66	18,3	5,5	52,5	10,7	9,4	63,5

Table 3

**Stocks of herbaceous mass in the natural complexes and its alienation by wild boars at times**

Location of biotopes	Indicator, G/ha (absolutely dry state)	Control			Experience			Alienation, %
		Absolutely	%	Ratio to total	Absolutely	%	Ratio to total	
Grass-grass meadow on the I part of the mature floodplain	General phytomass:	5460	100		2407.9	100		55.9
	– live	4482.7	82.1	1.2	2241.8	93.1	1.1	50.0
	– dead	977.3	17.9	5.6	166.1	6.9	14.5	83.0
Pine plantations on the old floodplain	General phytomass:	930	100		483.2	100		48.1
	– live	714.24	76.8	1.3	377.4	78.1	12	47.2
	– dead	215.76	23.2	4.3	105.8	21.9	4.5	51.0
Oak forest on the II part of the mature floodplain	General phytomass:	785	100		490.6	100		37.5
	– live	641.34	81.7	1.2	438.1	89.3	1.1	31.7
	– dead	143.66	18.3	5.5	52.5	10.7	9.4	63.5

**Бобр.** Бобры – эврифаги, поедающие древесно-кустарниковые, травянистые – наземные, водные и полуводные растения. Сведения по 74 таксонам растений, поедаемым бобрами в бассейне р. Вятки, представлены в предыдущих разделах. Заселенность зверями биотопов по градиентам природной среды разная. При высокой плотности поселений зверей и их биомассы в 0,4–0,6 кг/га зимние заготовки кормов состояли из 10 видов и в зрелой пойме *Populus tremula* L. встречалась ежегодно (табл. 4).



Таблица 4

## Годовое изъятие бобрами надземной фитомассы древостоев осины в ПК

Запас фитомассы древостоев, т/га (абсолютно сухое состояние)	Количество бобров в поселении	Изъятие бобрами одного поселения, т/га/% к наземной фитомассе		
		Потреблено в пищу	Не использовано	Всего
171,25	7	3,01/1,75	14,5/8,46	17,51/10,2

Table 4

## Annual withdrawal by beavers of aboveground phytomass of aspen stands in the natural complexes

Stock of phytomass of stands, tons/hectares (absolutely dry state)	Number of beavers in the settlement	Withdrawal by beavers of one settlement, tons/hectares/% of aboveground phytomass		
		Eaten	Not used	Total
171.25	7	3.01/1.75	14.5/8.46	17.51/10.2

Установлено, что бобры в процессе кормодобывания изымали 10,2 % от запасов фракционного состава фитомассы (древесина, кора, сучья, ветви, подрост), или в 2,5 раза больше ежегодного прироста осинников. При этом неиспользованная в пищу фитомасса, уходящая в опад, в 4,8 раза превосходила потребленную. Подчеркнем, что кормодобывающая и строительная деятельность бобров является мощным экологическим фактором и сопровождается локальными сукцессионными изменениями на площади различных по давности поселений. Последние хронологически рассматривались на ООПТ [3; 23; 24]. В поселениях были выделены торные и кормовые тропы, где устанавливали запасы фитомассы. Большинство троп использовались бобрами в течение двух-трех лет. Первоначально растения здесь не только вытаптываются, но некоторые из них потребляются бобрами. Впоследствии лишённые растительности тропы служат только для передвижений и другим зверям. Установлено, что на тропах запасы фитомассы крайне малы – около 1 г на 0,1 м<sup>2</sup>. На участках возле троп общие запасы надземной фитомассы уменьшаются почти в 1,5 раза, причем в основном за счет зеленых частей растений.

На Урале, в процессе изучения воздействия бобров, использовавших (сгрызающих) древостой, на запасы надземной фитомассы травянистого яруса, в том числе на тропах, установлено, что биомасса зверей в ПК равнялась 0,12–0,25 кг/га; полное сведение ими осинника обусловило в первом поселении возрастание общих запасов надземной фитомассы травянистого яруса в 1,4 раза. При этом запасы зеленых частей растений на участке, лишённом древесного яруса, увеличились примерно в 2,4 раза в сравнении с пологом леса, а масса отмерших растений и их частей, по-видимому, за счет более интенсивно идущих процессов разложения, уменьшилась. Во втором поселении общие запасы фитомассы также увеличились в 1,4 раза. Однако в отличие от первого масса зеленых частей растений возросла только в 2,1 раза, несколько выше стали запасы мертвой растительной массы [24]. В местах «бобровых вырубок» происходит увеличение общих запасов надземной фитомассы и скорости разложения отмерших травянистых растений и их частей. Как показали результаты исследований по выявлению воздействия затопления на травянистые фитоценозы лесных полей, после высыхания «бобровых

прудов» на площади 0,6–1,3 га формируются травостои, имеющие существенные различия с травостоями прилегающих участков, которые не были покрыты водой. Так, проективное покрытие почвы растительностью на указанных территориях составило 100 и 60–70 % соответственно, высота травяного покрова равнялась 140–160 и 50–60 см. В первом случае в травостое доминировал *Senecio vulgaris* L., во втором – *Calamagrostis Langsdorfii* Trin. Коэффициент сходства видовых составов – 39 %. Общие же запасы надземной фитомассы на затоплявшейся территории превысили контрольные показатели в 2 раза, что произошло за счет живой массы (табл. 5).

Таблица 5

**Запасы надземной фитомассы травянистого яруса в зоне бывшего затопления и на незатоплявшейся площади, воздушно-сухое состояние, г/0,25 м<sup>2</sup>**

Показатели	Контроль		Затоплявшаяся площадь	
	<i>M ± m</i>	Доля от общего запаса, %	<i>M ± m</i>	Доля от общего запаса, %
Общие запасы фитомассы:	131,6 ± 4,8	100	267,8 ± 13,4	100
– живой	50,1 ± 3,4	38,1	161,7 ± 9,7	60,4
– мертвой	81,5 ± 3,3	61,9	106,1 ± 6,6	39,6

Table 5

**Reserves of aboveground phytomass of the grassy tier in the zone of former flooding and in the non-flooded area, air-dry condition, g/0.25 m<sup>2</sup>**

Indicators	Control		Flooded area	
	<i>M ± m</i>	Share of total stock, %	<i>M ± m</i>	Share of total stock, %
Total phytomass reserves:	131.6 ± 4.8	100	267.8 ± 13.4	100
– live	50.1 ± 3.4	38.1	161.7 ± 9.7	60.4
– dead	81.5 ± 3.3	61.9	106.1 ± 6.6	39.6

В условиях долины р. Вятки гидрологическая сеть иная и речной сток антропогенно не регулируется. Здесь пойменные водоемы представлены разными этапами их зарастания. Ближе к меженному периоду береговая часть водоемов вследствие чередования грив имеет весьма извилистые очертания, однако бобры при перемещении по участку обитания при кормодобывании пользуются водным путем. Даже в мощных поселениях площадь троп не значительна, здесь гораздо более часто представлены кормовые вылазы бобров на берег. К примеру, в местах сведения древостоя на пробной площади у оз. Окуньки сформировалось луговое сообщество с фитомассой в 4,3 раза выше, чем в исходном (табл. 6).

Таблица 6

**Надземная фитомасса (абсолютно сухое состояние, г/м<sup>2</sup>) травянистого яруса на «бобровой вырубке» и под пологом леса**

Показатели	Контроль		«Бобровая вырубка»	
	<i>M ± m</i>	Доля от общего запаса, %	<i>M ± m</i>	Доля от общего запаса, %
Общие запасы фитомассы:	101,3 ± 2,0	100	435,6 ± 8,9	100
– живой	85,5 ± 1,2	84,4	271,4 ± 20,4	62,3
– мертвой	15,8 ± 0,6	15,6	164,2 ± 4,9	37,7

Table 6

**Aboveground phytomass (absolutely dry condition, g/m<sup>2</sup>) of the grassy tier on the “beaver cutting” and under the canopy of the forest**

Indicators	Control		“Beaver cutting”	
	<i>M ± m</i>	Share of total stock, %	<i>M ± m</i>	Share of total stock, %
Total phytomass reserves:	101.3 ± 2.0	100	435.6 ± 8.9	100
– live	85.5 ± 1.2	84.4	271.4 ± 20.4	62.3
– dead	15.8 ± 0.6	15.6	164.2 ± 4.9	37.7

Здесь меняется структура фитомассы, происходит задернение травяного сообщества, идут преобразования к «бобровым лугам». Влияние строительной деятельности бобров в условиях ПК заповедника при их отмеченной биомассе обуславливает отличимую от русловой (р. Вятка) динамику нарастания половодья. С 1954 по 1996 г. было 17 плотин, возведенных бобрами (0,4 сооружения в год). С 1997 по 2006 г. животными возведено 32 плотины, то есть 3,2 сооружения в год. Значительное количество плотин воздвигалось бобрами в годы малых и средних весенних половодий. Процесс возведения плотин связан с ростом поголовья бобров и усыханием ряда водоемов. Среднее количество плотин в одном поселении в заповеднике и его охранной зоне в 1997–2006 гг. – 0,3, а средний размер пруда – 0,83 га. Общая площадь прудов с 1954 по 2006 г. в условиях бывших стариц, проток с высокими берегами, речек и ручьев достигала 40,7 га. Деятельность бобров весьма ощутима и при обширных затоплениях побережий речек и протоков, то есть изменяются ЛРУ. К примеру, между двух озер Окуньки (охранная зона ГПЗ «Нургуш») площадь затопления протоков и побережий составляла 1,8 га. В результате трехлетнего подгрызания деревьев (32 м<sup>3</sup>) и вследствие усыхания *Betula pubescens* Eh. от затопления (283 м<sup>3</sup>) было сведено 315 м<sup>3</sup> древесины. На «бобровых вырубках», кроме высокотравья, формируется возобновление иных древесных пород, что привлекает в данные участки лосей, зайцев, кабанов, барсуков, медведей и т. д. Так, кормодобывающая деятельность речных бобров в ранге их субпопуляционных структур стимулирует средообразующую деятельность, что в совокупности является мощным экологическим фактором, определяющим структуру и динамику прибрежных фитоценозов и зооценозов в Предуралье и на Урале.

**Барсук.** В Предуралье и на Урале выявлялись особенности поселений барсуков [6]. В центральной части ИГПЗ, где барсук является фоновым видом хищных млекопитающих, перемещающимся от норы на 2,7–3,3 км (в 1980–1986 гг. выкладывали пищевые метки), растительный компонент в его пищевом рационе составляет более 50 %, причем поселения со средней плотностью 0,25 на 1 км<sup>2</sup> встречаются здесь повсеместно. Четко выделяются два типа поселений. Первый тип – редко встречающиеся в предгорном районе Ильменского горного хребта, но характерные для большинства регионов обитания барсука поселения, располагающиеся на различного рода возвышенностях с песчано-глинистыми почвами в периодически сухих и свежих ЛРУ. Характерной чертой жизнедеятельности барсука здесь является высо-

кая роющая активность на площади 1100–2300 м<sup>2</sup>. В многовековых поселениях второго типа на площади 9–58 м<sup>2</sup>, приуроченных к горам и местам выходов горных пород в сухих ЛРУ, роющая деятельность животных не достигает больших масштабов, так как в качестве нор и отнорков используются естественные скальные расщелины и пустоты.

О влиянии жизнедеятельности барсука на травянистую растительность, при его биомассе в 0,09–0,16 кг/га, на осваиваемых животными территориях судили по изменениям высоты травяного покрова, проективного покрытия, видового состава и запасов фитомассы. В первом типе поселений, в хорошо развитом травяном покрове контрольного участка остепненного луга (высота 1-го яруса – 70–80 см, проективное покрытие почвы растениями – 60–70 %) доминируют *Calamagrostis epigeios* Roth., (cop.2), *Artemisia santolinifolia* Turcz., *A. sericea* Web., (cop.1), *Fragaria viridis* Duch., (sp.-cop.1). Общее число видов – 27. В поселении значительную площадь (около 50 %) занимают выбросы грунта, участки без растений, норы. Характерный облик растительности придают мощные побеги (высота – 100–110 см) *Urtica dioica* L. (cop.2), *Cirsium setosum* Will. (cop.1). Общее число видов – 24. На контрольном участке сосново-березового леса (рядом с поселением второго типа) травяной покров беден (высота 1-го подъяруса – 30–40 см, проективное покрытие почвы растениями – 40–50 %), почвенный покров слабо развит, значительная площадь занята выходами горных пород. Доминируют *Calamagrostis arundinacea* L. (cop.1), *Dactylis glomerata* L. (sp.-cop.1). Общее число видов – 21. В поселении растительность еще более скудная (высота 1-го подъяруса – 10–20 см, проективное покрытие почвы растениями – 20–25 см), так как, помимо выходов горных пород, значительную площадь здесь занимают вытопанные участки, норы. Из злаков преобладает *Calamagrostis arundinacea* L. (cop.1-sp.), встречаются (sp.) *Vicia cracca* L., *Stellaria graminea* L., *Urtica dioica* L. Общее число видов – 13.

Анализ видового состава изученных сообществ показал следующее. В поселении первого типа произошли значительные изменения этого показателя по сравнению с контролем. Это случилось за счет выпадения части видов, обычных для нетронутых участков остепненного луга, и внедрения новых видов, не свойственных исходному сообществу: *Leonurus quinquelobatus* Gill., *Urtica dioica* L., *Cirsium asetosum* Will., *Melampyrum cristatum* L., *Glechoma hederacea* L. и др. В поселении второго типа отмечено существенное сокращение числа видов по сравнению с контролем, но большее сходство видового состава (65 %), так как здесь присутствуют только два вида, не отмеченные в контроле – *Urtica dioica* L. и *Stellaria graminea* L. Видно, что в обоих поселениях вновь появившиеся виды типично синантропные, некоторые из них становятся доминантами в растительном покрове (например, *Urtica dioica* L. и *Cirsium arvense* L. в поселении первого типа). В целом присутствие синантропных видов в поселениях связано с наличием здесь удобных экотопов, какими являются выбросы грунта из нор, обогащенные органикой консорции. Запасы фитомассы приведены в табл. 7.

Таблица 7

**Запасы фитомассы травянистого яруса (воздушно-сухое состояние, г/0,25 м<sup>2</sup>) в ПК Урала**

Поселения	Показатели	Контроль		Барсучье поселение	
		$M \pm m$	Доля от общего запаса, %	$M \pm m$	Доля от общего запаса, %
1	Общие запасы фитомассы:	143,9 ± 9,3	100	131,8 ± 10,7	100
	– живой	49,1 ± 3,9	34	60,7 ± 4,9	46
	– мертвой	94,8 ± 8,1	66	71,2 ± 7,1	54
2	Общие запасы фитомассы:	18,7 ± 2,3	100	7,0 ± 0,9	100
	– живой	15,0 ± 1,9	80	5,9 ± 0,9	84
	– мертвой	3,7 ± 0,6	20	1,1 ± 0,32	16

Table 7

**Stocks of phytomass of the herbaceous tier (air-dry condition, g/0.25 m<sup>2</sup>) in the natural complexes of the Urals**

Settlements	Indicators	Control		Badger settlement	
		$M \pm m$	Share of total stock, %	$M \pm m$	Share of total stock, %
1	Total phytomass reserves:	143.9 ± 9.3	100	131.8 ± 10.7	100
	– live	49.1 ± 3.9	34	60.7 ± 4.9	46
	– dead	94.8 ± 8.1	66	71.2 ± 7.1	54
2	Total phytomass reserves:	18.7 ± 2.3	100	7.0 ± 0.9	100
	– live	15.0 ± 1.9	80	5.9 ± 0.9	84
	– dead	3.7 ± 0.6	20	1.1 ± 0.32	16

В поселении первого типа запасы живой массы выше контроля за счет мощного разрастания синантропных видов (на их долю приходится 50 %). Несколько меньше показатели запасов мертвой массы, что связано с более интенсивными темпами ее разложения. В поселении второго типа отмечено резкое сокращение всех показателей запасов фитомассы по сравнению с контролем, что можно объяснить незначительным участием (менее 10 % по массе) в травяном покрове поселения синантропных видов, предпочитающих рыхлый субстрат. Однако структура фитомассы существенно не отличается от контроля. Жизнедеятельность барсука приводит к заметным изменениям растительности, которые в значительной степени определяются ЛРУ, особенностями экотопа того или иного типа поселения и долей участия в растительном покрове синантропных видов. Так возникают рудеральные сообщества, значительно отличающиеся от исходных по видовому составу, с более высокими запасами биомассы.

В долине р. Вятки поселения барсуков плотностью 0,06 на 1 км<sup>2</sup> отмечены на незатопляемых участках зрелой поймы и на боровой террасе в бывших бобровых норах и полухатках, 51,8 % жилых и потенциальных (ранее заселяемых) поселений барсука расположены в местах бывших смолокурен, а 14,8 % – на естественных субстратах. В результате блуждания русла останцы древних террас сохранились и на территории заповедника, именно здесь располагаются барсучьи «городки», где биомасса достигает 0,02 кг/га. Одно из мощных поселений более полувековой давности расположено на боровой террасе в бывшей смолокурне. Здесь на 3,8 м (от уровня воды в ручье) возведен холм диаметром 32 м и площадью 100,5 м<sup>2</sup>, на котором находятся

12 нор (2 из них ранее раскопаны человеком). На холме произрастают сосны и ели 65–90-летнего возраста. Участки при входах в норы и вершины холма на общей площади 15 м<sup>2</sup> лишены травянистого покрова и местами подстилки. На остальной части холма произрастает *Oxalis actosella* L. (cop.2), *Aegopodium podagraria* L., *Rubus idaeus* L. (cop.1), *Urtica dioica* L. (cop.2), *Pteridium aquillinum* L. С 1997 по 2017 г. в этом поселении барсуки обитали и зимовали не ежегодно. Среднее по мощности поселение барсуков занимает площадь около 50 м<sup>2</sup> и имеет 5 входов (выходов), в основном ориентированных на юго-восток. На данной гриве имеются старые (зброшенные) норы разной давности. На холме, выходах из нор и тропах травяной покров отсутствует или скуден, представлен в основном *Aegopodium podagraria* L. (col.), изредка встречается *Urtica dioica* L. В процессе жизнедеятельности барсуки воздействуют также на опад, подстилу и почву. В уборных барсуков в экскрементах встречались фрагменты *Fragaria vesca* L., *Padus avium* Mill., желудей, кости трупов скота и прочее, а также цветные «пищевые метки» (оставленные нами у разных поселений). Таким образом выявлено, что отдельные особи перемещались на плакор до 3–8 км. Заселенность «городков» зверями в долине р. Вятки не регулярна в силу антропогенных причин, однако в местах поселений происходят процессы, свойственные воздействию субпопуляции азиатских барсуков в ИГПЗ и сопредельных с ним ПАК.

**Медведь.** Биомасса медведей в ПК Предуралья составляет 0,16 кг/га, в ПАК Урала – 0,05 кг/га. Пищевой рацион этого хищника более чем на 50 % состоит из растительного компонента – 35 видов травянистых и древесно-кустарниковых растений. При мечении индивидуальной территории и передвижений по участку звери также воздействуют на растения и делают на опаде, подстилке и почве поковки размером 0,1–2,3 м<sup>2</sup>, что в пересчете может достигать 17 м<sup>2</sup>/га за вегетационный период. Следует отметить, что даже в ПК медведь при перемещениях по участку использует тропы других зверей и человека, а также лесовозные дороги. В экскрементах зверей весной встречаются фрагменты старых еловых шишек, летом – трав, ягод, осенью – желудей, кости лосей и кабанов и трупов КРС, а также цветные «пищевые метки», обнаруженные в 70–140 км от места размещения приманки исследователями. Запасы лесных ягод и желудей медведи используют до 30 % их свежей массы. Локальное влияние медведя на структуру травянистой фитомассы в основном проявляется только на лежках, при вытаптывании ее у кустов *Rubus idaeus* L., *Padus avium* Mill., *Sorbus aucuparia* L. и кормодобывании ягод. Это воздействие пока не оценено, так как зеленых растений к осени меньше, а ветоши больше, однако в территориальном распространении диаспор его роль несомненно существенна.

Специфические экологические условия рассмотренных сообществ продуцентов и консументов в ПК возникли на основе пищевых и средообразующих субпопуляционных взаимосвязей и способствуют функционированию региональных эдификаторов в ПК, а также поддержанию в ПАК (уже при взаимосвязи консументов) очагового заболевания трихинеллеза [25]. Так, в природных сообществах сформировалась гостальная компонента видов – хозяев трихинелл – медведя, барсука и кабана, объединенных сходными трофико-хорологическими связями, обеспечивающими успешную реализацию жизненного цикла паразита, опасного для человека.

## Заключение

При высокой биомассе стадных домашних копытных их взаимосвязи на пастбищах проявляются с ограниченным количеством кормовых растений, а воздействие на растительный покров приводит к негативным изменениям ПАК. Биомасса диких зверей не превышает зональные структурные параметры БГЦ, их субпопуляционные взаимосвязи проявляются локально, воздействия сбалансированы в процессах распространения семян и диаспор растений, продуктивности, накопления и отмирания растительной массы, а следовательно, и в вещественно-энергетических потоках в БГЦ. В местах интенсивной жизнедеятельности млекопитающих, на пороях и тропах животных, встречаются иные виды растений, успешно произрастающие у жилья человека. При смене экологических условий наблюдается изменение состава сообществ в ПАК, в том числе видов – хозяев трихинелл, что может привести к иррадиации инвазии из природных в синантропные биоценозы и наоборот, в итоге возможно формирование временных и даже устойчивых сообществ.

## Список литературы

- [1] *Seton-Thompson E.* Lives of game animals. Boston: Charles T. Branford Company, 1953. Vol. 4. 431 p.
- [2] *Гусев А.А., Гусева Н.А.* Участие диких копытных в разложении растительности в экосистемах лесостепи // *Экология*. 1983. № 6. С. 51–55.
- [3] *Коробейникова В.П., Дворникова Н.П.* Воздействие речного бобра на травянистую растительность в прибрежных фитоценозах // *Экология*. 1983. № 6. С. 70–72.
- [4] *Абатуров Б.Д.* Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
- [5] *Olson R., Hubert W.* Beaver: water resources and riparian habitat manager. Wyoming: Laramie, 1994. 57 p.
- [6] *Дворников М.Г., Дворникова Н.П., Коробейникова В.П.* Особенности растительности в поселениях барсука (*Meles meles* L.) на южном Урале // *Экология*. 1996. Т. 5. С. 108–109.
- [7] *Naiman R.J.* Animal influence on ecosystem dynamic // *Bioscience*. 1998. Vol. 38. № 11. Pp. 750–753.
- [8] *Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А.* Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // *Успехи современной биологии*. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400.
- [9] *Dvornikov M.G.* Features biotopical preferences and the number of wild boar (*Sus Scrofa* L.) in the European north of their range // *Fundamentalis Scientiam*. 2018. No 17. Pp. 17–21.
- [10] *Мильков Ф.Н.* Природные зоны СССР. М.: Мысль, 1977. 293 с.
- [11] *Сочава В.Б.* Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
- [12] *Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.
- [13] *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О.В. Смирнова.* М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
- [14] *Видякин А.И.* Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке Европейской части России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2004. 48 с.
- [15] *Лебедев А.Г.* Анализ количественных признаков хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в связи с дифференциацией популяций: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2014. 20 с.
- [16] *Соколов В.Е., Филонов К.П., Нухимовская Г.Д., Шадрин Г.Д.* Экология заповедных территорий России. М.: Янус-К, 1997. 576 с.

- [17] Морозова Л.М. Динамика степной растительности Южного Урала под воздействием выпаса // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 89–99.
- [18] Сконникова В.В. Изменение травяной растительности выпасаемых участков Джабык-Карагайского бора // Растительный мир Урала и его антропогенные изменения. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 106–121.
- [19] Qenov P. Told composition of wild boar in north-eastern and western Poland // Acta Threitol. 1981. Vol. 26. No 8–15. Pp. 185–205.
- [20] Schaffer M.L. Behavior of the European wild boar in the Great Smoky Mountains national parks // Proceedings of 1st Conference Sui Research, National Parks, New Orleans, 1976. Washington, 1979. Vol. 1. Pp. 357–363.
- [21] Haaverstad O., Hjeljord O., Wam H.K. Wild boar rooting in a northern coniferous forest // Scandinavian Journal of Forest Research. 2014. Vol. 29. No 1. Pp. 90–95.
- [22] Марков Н.И., Панкова Н.Л., Васина А.Л., Погодин Н.А. Особенности роющей деятельности кабана на северной границе ареала в Западной Сибири // Экология. 2018. № 6. С. 482–486.
- [23] Алейников А.А. Состояние популяции и средообразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника «Брянский лес» и его охранной зоны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2010. 22 с.
- [24] Дворникова Н.П. Динамика популяций и биоценотическая роль речного бобра на Южном Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1987. 23 с.
- [25] Букина Л.А. Экологические закономерности циркуляции трихинелл на морских побережьях Чукотки // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 2010. № 4. С. 39–42.

## References

- [1] Seton-Thompson E. *Lives of game animals* (vol. 4). Boston: Charles T. Branford Company; 1953.
- [2] Gusev AA, Guseva NA. Participation of wild ungulates in vegetation decomposition in forest-steppe ecosystems. *Ecology*. 1983;(6):51–55. (In Russ.)
- [3] Korobeinikova VP, Dvornikova NP. Impact of river beaver on herbaceous vegetation in coastal phytocenoses. *Ecology*. 1983;(6):70–72. (In Russ.)
- [4] Abaturov BD. *Mammals as a component of ecosystems (on the example of plant-eating mammals in the semi-desert)*. Moscow: Nauka Publ.; 1984. (In Russ.)
- [5] Olson R, Hubert W. *Beaver: water resources and riparian habitat manager*. Wyoming: Laramie; 1994.
- [6] Dvornikov MG, Dvornikova NP, Korobeinikova VP. Features of vegetation in settlements of badger (*Meles meles* L.) in the southern Urals. *Ecology*. 1996;5:108–109. (In Russ.)
- [7] Naiman RJ. Animal influence on ecosystem dynamics. *Bioscience*. 1998;38(11):750–753.
- [8] Evstigneev OI, Voevodin PV, Korotkov VN, Murashev IA. Zoochoria and seed dispersal range in coniferous-broadleaf forests of Eastern Europe. *Advances in Modern Biology*. 2013;133(4):392–400. (In Russ.)
- [9] Dvornikov MG. Features biotopical preferences and the number of wild boar (*Sus Scrofa* L.) in the European north of their range. *Fundamentalis Scientiam*. 2018;17:17–21.
- [10] Milkov FN. *Natural zones of the USSR*. Moscow: Mysl Publ.; 1977. (In Russ.)
- [11] Sochava VB. *Introduction to the doctrine of geosystems*. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1978. (In Russ.)
- [12] Gribova SA, Isachenko TI, Lavrenko EM. *Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. (In Russ.)
- [13] Smirnova OV. (ed.) *East European forests: history in the Holocene and the present*. Moscow: Nauka Publ.; 2004. (In Russ.)
- [14] Vidyakin AI. *Population structure of Scots pine in the east of the European part of Russia* (abstract of the dissertation of the Doctor of Biology). Ekaterinburg; 2004. (In Russ.)



- [15] Lebedev AG. Analysis of quantitative characters of pine needles (*Pinus sylvestris* L.) in connection with population differentiation (abstract of the dissertation of the Doctor of Biology). Petrozavodsk; 2014. (In Russ.)
- [16] Sokolov VE, Filonov KP, Nuhimovskaya GD, Shadrina GD. *Ecology of protected areas of Russia*. Moscow: Yanus-K Publ.; 1997. (In Russ.)
- [17] Morozova LM. Dynamics of steppe vegetation of the Southern Urals under the the vegetation dynamics in the steppe of the South Urals under the impact of grazing. *Vegetation World of the Urals and its Anthropogenic Changes*. Sverdlovsk: Ural Scientific Centre of the USSR Academy of Sciences; 1985. p. 89–99. (In Russ.)
- [18] Skonnikova VV. Changes in the grass vegetation of grazed areas of the Dzhabyk-Karagai boron. *The Plant World of the Urals and its Anthropogenic Changes*. Sverdlovsk: Ural Scientific Center of the USSR Academy of Sciences; 1985. p. 106–121. (In Russ.)
- [19] Qenov P. Told composition of wild boar in north-eastern and western Poland. *Acta Theriol*. 1981;26(8–15):185–205.
- [20] Schaffer ML. Behavior of the European wild boar in the Great Smoky Mountains national parks. *Proceedings of 1st Conference Sui Research, National Parks, New Orleans*. 1979;1:357–363.
- [21] Haaverstad O, Hjeljord O, Wam HK. Wild boar rooting in a northern coniferous forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2014;29(1):90–95.
- [22] Markov NI, Pankova NL, Vasina AL., Pogodin N.A. Peculiarities of wild boar digging activity at the northern border of the range in Western Siberia. *Ecology*. 2018;(6):482–486. (In Russ.)
- [23] Aleynikov AA. Population condition and environment-forming activity of European beaver on the territory of the reserve “Bryansk Forest” and its protection zone (abstract of the dissertation of the Doctor of Biology). Togliatti; 2010. (In Russ.)
- [24] Dvornikova NP. Population dynamics and biocenotic role of river beaver in the Southern Urals (abstract of the dissertation of the Doctor of Biology). Sverdlovsk: Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR; 1987. (In Russ.)
- [25] Bukina LA. Ecological patterns of trichinella circulation on the seashores of Chukotka. *Medical Parasitology and Parasitic Diseases*. 2010;(4):39–42. (In Russ.)

### Сведения об авторах:

*Дворников Михаил Григорьевич*, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б.М. Житкова, Российская Федерация, 61000, Киров, ул. Преображенская, д. 79. ORCID: 0000-0002-8261-5783. E-mail: Dvomikov50@mail.ru

*Саксонов Сергей Владимирович*, доктор биологических наук, профессор, заместитель директора, Институт экологии Волжского бассейна, Российская академия наук, Российская Федерация, 445003, Тольятти, ул. Комзина, д. 10.

*Букина Лидия Александровна*, доктор биологических наук, доцент, заведующая кафедрой экологии и зоологии, Вятский государственный агротехнологический университет, Российская Федерация, 610017, Киров, Октябрьский пр-кт, д. 133. ORCID: 0000-0002-9764-9708. E-mail: l.bukina5@gmail.com

### Bio notes:

*Mikhail G. Dvornikov*, Ph.D. in Biology, Associate Professor, leading researcher, Zhitkov Research Institute on Hunting Ground and Fur Farming, 79 Preobrazhenskaya St, Kirov, 610000, Russian Federation. ORCID: 0000-0002-8261-5783. E-mail: Dvornikov50@mail.ru

*Sergei V. Saxonov*, Ph.D. in Biology, Associate Professor, leading researcher, Institute of Ecology of the Volga Basin, Russian Academy of Sciences, 10 Komzina St, Tolyatti, 445003, Russian Federation.

*Lydia A. Bukina*, Ph.D. in Biology, Associate Professor, Head of the Department of Ecology and Zoology, Vyatka State Agrotechnological University, 133 Oktyabrsky Prospekt, Kirov, 610017, Russian Federation. ORCID: 0000-0002-9764-9708. E-mail: l.bukina5@gmail.com