

Влияние косули на состояние подроста в дубравах Карадагского природного заповедника

В. Л. ЯРЫШ¹, С. П. ИВАНОВ²

¹Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – природный заповедник РАН
298188, Феодосия, Курортное, просп. Науки, 24
E-mail: galina.yarish65@gmail.com

²Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского
295007, Симферополь, просп. Академика Вернадского, 4
E-mail: spi2006@list.ru

Статья поступила 10.05.2021

После доработки 20.05.2021

Принята к печати 25.05.2021

АННОТАЦИЯ

Приводятся данные о состоянии насаждений и подроста основных лесообразующих пород Карадагского природного заповедника в дубравах из дуба пушистого (*Quercus pubescens*) и дуба скального (*Quercus petraea*) в условиях сверхвысокой плотности косули европейской (*Capreolus capreolus*). Экспонентный рост численности косули в заповеднике, который наблюдался с момента его создания (1979 г.), привел к увеличению ее численности к 2016 г. до 750 особей и плотности до 437 особей на 1000 га, что в 10 раз превышает норму. При этом доля поврежденного подроста дуба скального возросла с 7,6 до 88,9 %, а дуба пушистого – с 8,4 до 83,7 %. Отмечено снижение до абсолютного минимума численности среднего и полное отсутствие крупного подроста дуба как скального, так и пушистого. Выравненность древесных видов по обилию (оцененная по индексу Бергера – Паркера) составляет 1,20 для насаждений дуба скального и 1,18 для насаждений дуба пушистого, а подроста в этих насаждениях – 3,0 и 1,6 соответственно. В расположеннем рядом с заповедником Приморском лесничестве, относительно благополучном в отношении плотности косули (37 особей на 1 тыс. га), повреждение подроста основных пород составило 5,5 % в дубравах из дуба скального и 7,2 % в дубравах из дуба пушистого. Выравненность древесных видов в дубравах Приморского лесничества по обилию составляет для дуба скального 1,25, дуба пушистого – 1,54, а подроста – 2,15 и 2,11 соответственно. На основании совокупности полученных данных сделан вывод, что и в условиях сверхвысокой плотности копытных дубравы Карадагского заповедника сохраняют возможность возобновления за счет повышения плотности мелкого подроста (дубравы из дуба пушистого) и выравненности пород подроста (дубравы из дуба скального). В отношении возобновления основных пород чрезмерная численность косули в заповеднике играет негативную роль, а в отношении биоразнообразия по показателю выравненности древесных пород подроста по обилию – положительную.

Ключевые слова: дуб пушистый, дуб скальный, Крым, лесовозобновление, особо охраняемая природная территория, плотность копытных.

Дикие копытные животные являются одним из важных компонентов лесных экосистем. Они оказывают существенное влияние на состояние лесных фитоценозов [Абатуров, 1980; Rooney, 2001; Rooney, Waller, 2003]. Характер влияния копытных на растительные сообщества во многом определяется численностью животных. Положительное влияние

копытных на лесную растительность при их оптимальной численности [Genries et al., 2009; Royo et al., 2010; Osem et al., 2015; Oldén, 2016] при увеличении плотности, выше определенных значений, меняется на противоположное, вплоть до катастрофических последствий [Hayes, 1964; Trefethen, 1968; Буховец, Лукъянец, 1976; Оуэн, 1977; Рамад, 1981; Côté et al., 2004; Martin et al., 2010; Goetsch et al., 2011].

На заповедных территориях, призванных к сохранению природы в ее первозданном виде, проблема избытка или недостатка копытных часто становится первостепенной [Краснитский, 1983; Мишнев, 1984, 2002; Гусев, 1988]. В процессе интенсивного использования фитобиоты при отсутствии факторов, сдерживающих рост их численности, копытные способны существенно изменить структуру и состав фитоценоза, снизить общее биоразнообразие [Keddy, 1992; Horsley et al., 2003; Côté et al., 2004; HilleRisLambers et al., 2012], ограничить возможности воспроизведения лесных пород [Coughenour, 1985], а также существенно снизить возможности эталонирования экосистем [Краснитский, 1983]. Очевидно, что такая ситуация находится в противоречии с основными целями и задачами заповедного дела.

В Карадагском заповеднике постоянно обитают два вида копытных – косуля европейская (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) и кабан (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). Оба вида имеют высокую численность и плотность, намного превышающую оптимальную, в постоянном режиме для косули и периодическом – для кабана [Иванов и др., 2004; Ярыш, Иванов, 2015, 2017а, б]. В этих условиях, как показали специальные исследования [Антонец, Ярыш, 2015; Ярыш и др., 2018], возобновление основных пород в заповеднике крайне затруднено.

Наиболее информативными и убедительными в этом отношении представляются сравнительные данные о процессах возобновления лесных пород в биоценозах с малой и высокой плотностью копытных. В связи с этим целью данной работы стала оценка состояния подроста в дубравах Карадагского заповедника в сравнении с дубравами Приморского лесничества, сходных по составу насаждений, но отличающихся плотностью населения косули.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала по выявлению влияния косули европейской (*Capreolus capreolus*) на процессы лесовозобновления в дубравах Крыма проведен в двух пунктах Восточной части Южного берега Крыма. Первый пункт – Карадагский природный заповедник (рис. 1, в, г), второй – Приморское лесничество Судакского лесоохотниччьего хозяйства (Судакский ЛОХ) (рис. 1, а, б). Эти два пункта находятся в непосредственной близости друг от друга и имеют сходные орографические и фитоценотические характеристики, но существенно отличаются плотностью населения косули.

Горный массив Карадаг занимает крайне восточное положение на Восточном Южнобережье Крыма. Основными лесообразующими породами в заповеднике являются: дуб пушистый (Дп) (*Quercus pubescens* Willd., 1796) – 531,6 га, дуб скальный (Дс) (*Quercus petraea* Liebl., 1784) – 278,1 га, сосна крымская (Ск) (*Pinus pallasiana* D. Don.) – 130,1 га, ясень обыкновенный (Яо) (*Fraxinus excelsior* L.) – 77,2 га, фисташка туполистная (Фт) (*Pistacia mutica* Fisch. et Mey.) – 44,3 га, граб восточный (грабинник) (Гв) (*Carpinus orientalis* Mill.) – 11,1 га, можжевельник высокий (Мжв) (*Juniperus excelsa* M.B.) – 9,9 га, можжевельник красный (Мжк) (*Juniperus oxycedrus* L.) – 8,6 га, держи-дерево обыкновенное (Ддо) (*Paliurus spina-christi* Mill.) – 7,9 га, груша лохолистная (Гл) (*Pyrus elaeagnifolia* Pall.) – 6,7 га, скимния обыкновенная (Ско) (*Cotinus coggygria* Scop.) – 6,5 га, вяз пробковый (Взп) (*Ulmus suberosa* Moench.) – 5,1 га, кизил (Киз) (*Cornus mas* L.) – 4,6 га, миндаль обыкновенный (Мио) (*Amygdalus communis* L.) – 3,7 га, сосна пицундская (Сп) (*Pinus brutia* var. *pitayusa* (Stev.) Silba) – 2,8 га, тuya западная (Туз) (*Thuja occidentalis* L.) – 2,5 га. Меньшую площадь в заповеднике занимают (но, тем не менее, вошли в состав учетных площадок) следующие виды: клен полевой (Клп) (*Acer campestre* L.), берека (Бер) (*Sorbus torminalis* Crantz.), липа серебристая (Лпс) (*Tilia tomentosa* Moench), граб обыкновенный (Го) (*Carpinus betulus* L.) [Проект..., 2005].

Тенистые, относительно высокостволовые скальнодубовые леса высотой 10–15 м (с сомкнутостью крон 0,8–1,0) занимают 24,5 % покрытой лесом площади Карадагского природного заповедника и произраста-

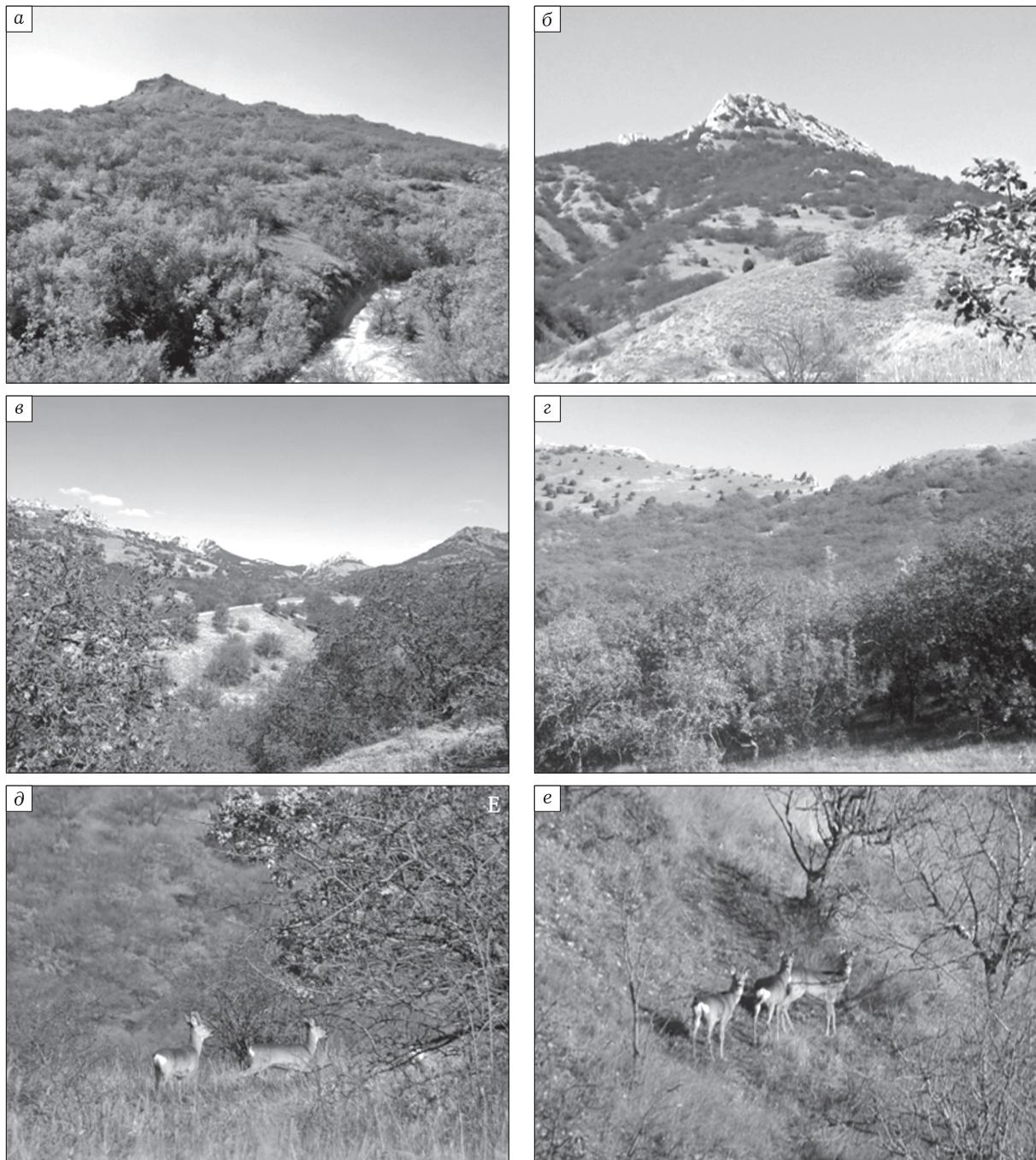


Рис. 1. Местообитания косули на территории Приморского лесничества (а, б) и Карадагского заповедника (в, г). Косули, потревоженные во время учета численности прогоном, в Карадагском заповеднике (д, е) а – юго-восточный склон горы Эчкидаг, б – южный склон горы Чукур-Кая (Приморское лесничество); в – балка Карадагская, г – северный склон горы Зуб в Карадагском заповеднике. Фото В. Л. Ярыша (а–г) и Л. В. Знаменской (д, е)

ют в предвершинной части северных и северо-западных склонов выше 400 м над уровнем моря, формируя верхний пояс растительности заповедника. Дуб пушистый представлен в основном насаждениями 5А и 5Б бонитетов, дуб скальный – 5 и 5А.

Леса Приморского лесничества сходны с Карадагом по составу и соотношению пород. Нижний пояс южных склонов гор занят светлыми можжевеловыми, дубовыми лесами и зарослями кустарников типа шибляков. В можжевеловых лесах доминирует можже-

вельник высокий, в дубовых – дуб пушистый. Шибляки образуют сумах дубильный (*Rhus coriaria* L.), скумпия, граб восточный, держи-дерево. Средний пояс состоит из дуба скального и сосны крымской (Палласа). Верхний пояс представлен буком восточным (*Fagus orientalis* Lipsky), но сплошного покрытия по южному склону он не образует, а занимает главным образом наиболее влажные и затененные участки. В качестве примеси вместе с буком встречается граб и клен татарский (*Acer tataricum* L.) [Проект..., 2013].

Слоны горных хребтов как на Карадаге, так и в пределах Приморского лесничества разные по форме и крутизне. Долины имеют эрозийное происхождение и отличаются различной степенью проработанности. Почвообразующими породами являются продукты выветривания глинистых сланцев, песчаников, известняков и конгломератов.

Данные по составу основных пород и состоянию подроста лесонасаждений в указанных пунктах получены путем обследования пробных площадей. Пробные площади в Карадагском заповеднике были заложены лесоустроительной экспедицией в 2005 г. с целью долговременного мониторинга состояния основных лесообразующих пород заповедника [Проект..., 2005].

Было заложено 18 постоянных пробных площадей, в том числе 4 пробные площади в насаждениях с преобладанием дуба пушистого (*Quercus pubescens*) и 3 – в насаждениях с преобладанием дуба скального (*Quercus petraea*). Общая площадь участка насаждений дуба скального, на котором выделялись учетные площадки, – 3702 м², дуба пушистого – 3430 м². На каждой пробной площади проведены картирование проекций крон деревьев и обмер пронумерованных деревьев по десяти параметрам. Кроме того, на каждой постоянной пробной площади выделено десять дополнительных временных пробных площадок, каждая площадью 20 м² (4 × 5 м), для изучения наличия и состояния подроста. Учет состояния подроста проводился с разделением его по высоте: мелкий – до 0,5 м, средний – от 0,5 до 1,5 м, крупный – от 1,5 м и выше. В каждой из этих групп отмечались здоровые и поврежденные деревья, а также их возраст. В 2017 г. повторно на четырех постоянных пробных площадях с преобладанием

дуба пушистого и трех с преобладанием дуба скального заложено по 10 временных пробных площадок. Использовалась та же методика, что и на Карадаге в 2005 г. Таким образом, получены приемлемые для сравнения и анализа данные о состоянии подроста в дубовых насаждениях на территории Карадагского заповедника в 2005 и 2017 гг.

Материал в Приморском лесничестве собирали на территории лесного массива на склонах горы Эчкидаг (см. рис. 1, а, б), расположенного в 5 км юго-западнее с. Щебетовка и в 5 км южнее Карадагского заповедника. Пробные площади закладывались аналогичным образом: четыре пробных площади – в насаждениях с преобладанием дуба пушистого и три – в насаждениях с преобладанием дуба скального. Для учета состояния подроста также выделено десять площадок по 20 м² на каждой пробной площади, учет подроста проводился с распределением по высоте.

Относительное обилие видов (выравненность по обилию) основных лесообразующих пород в насаждениях и среди подроста на исследованных территориях оценивали с помощью индекса Бергера – Паркера [Лебедева, Криволуцкий, 2002]:

$$d = 100/N_{\max},$$

где N_{\max} – доля особей самого обильного вида.

Данный индекс был выбран с учетом простоты вычисления и интерпретации, а также как показатель, наиболее адекватно отражающий важнейшие свойства лесных фитоценозов в отношении структуры их биоразнообразия и возможностей воспроизводства.

Учет численности косуль на исследованных территориях проводили в ходе мероприятий по ежегодной оценке численности копытных в Крыму. Основной и единственный метод – шумовой прогон. Учетные площади прогонов и в Карадагском заповеднике, и в Приморском лесничестве располагались в пределах высотных поясов преимущественного произрастания дубов пушистого и скального и включали пробные площадки, использованные для оценки влияния косуль на древесную растительность. Данные учетов численности в Судакском ЛОХ любезно предоставлены отделом охраны охотничьих ресурсов Минприроды Крыма.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность и плотность косули. Карадагский природный заповедник перенаселен косулей, численность которой начала расти сразу после установления здесь полноценного заповедного режима (рис. 2, а). С этого момента наблюдался неуклонный рост численности косули со средним значением коэффициента воспроизводства 1,2 за год, что соответствует значению, характерному для популяций этого вида при благоприятных условиях. С 1986 по 2016 г. численность косули в заповеднике возросла с 50 особей до 750, а плотность – с 28 до 437 гол./1000 га (рис. 3).

Таким образом, за последние 30 лет численность, а соответственно, и плотность косули в заповеднике увеличилась в 15 раз.

Учитывая, что расчетная оптимальная плотность косули в заповеднике составляет 44 особи на 1 тыс. га [Проект..., 2005], фактическая плотность косули к 2016 г. превысила норму в 10 раз. После 2016 г. численность косули резко снизилась – более чем в 2 раза, и составила 310 особей в 2017 г. В 2018 г. численность косули возросла на 23 % и составила 384 особи. В 2019 г. количество косули в заповеднике вновь снизилось в 2 раза до 192 особей.

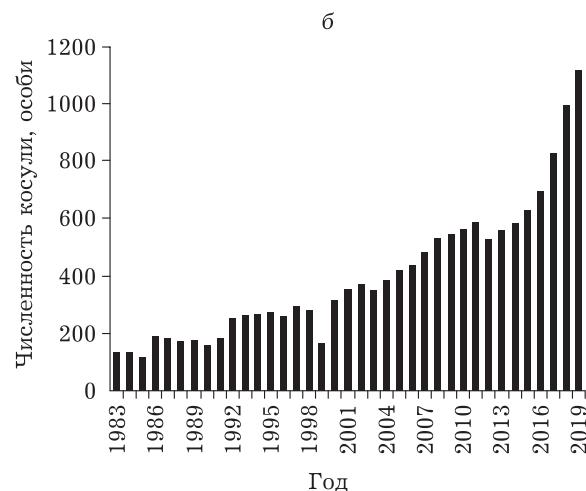
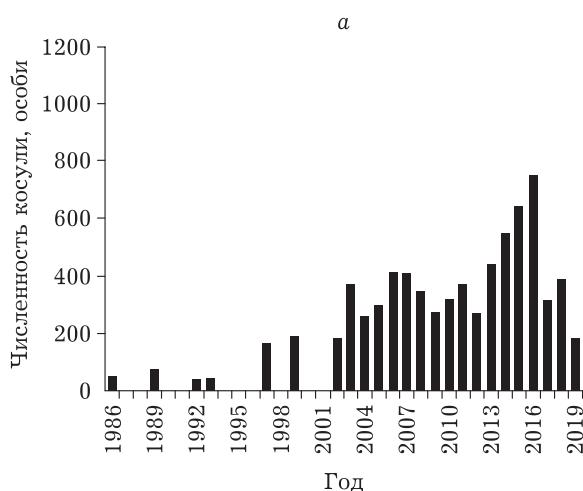


Рис. 2. Динамика численности косули в Карадагском заповеднике в период с 1986 по 2019 г. (а) и в Судакском ЛОХ с 1983 по 2019 г. (б)

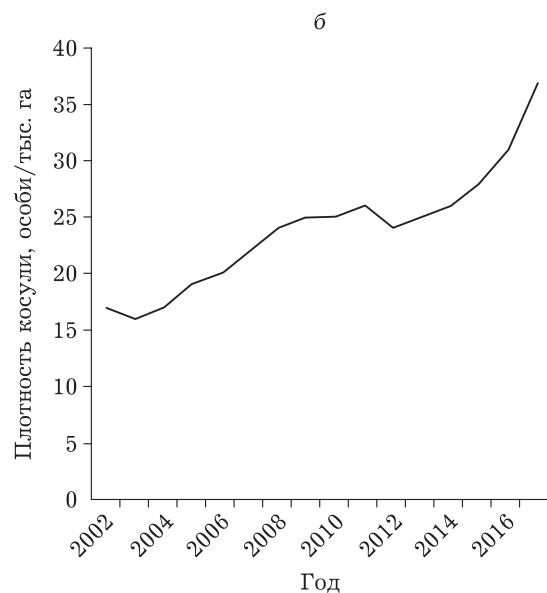
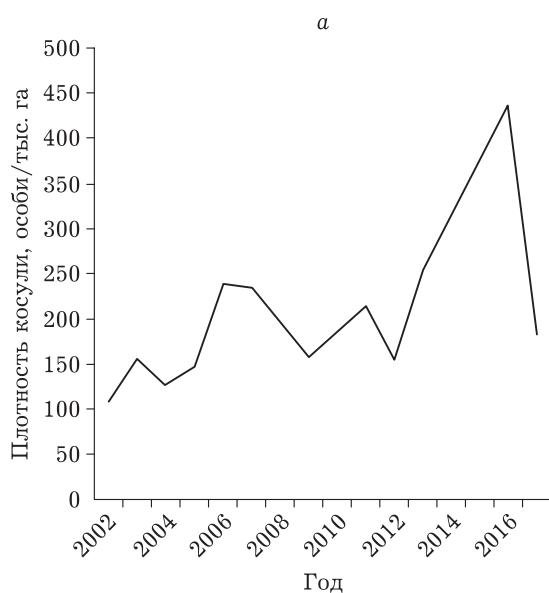


Рис. 3. Динамика плотности косули в Карадагском заповеднике (а) и Приморском лесничестве (б)

Наблюдения за численностью косули в Судакском ЛОХ, в состав которого входит Приморское лесничество, проводились начиная с 1983 г. С этого года, за исключением трех-четырех лет, численность и плотность косули возрастала от года к году более равномерно, чем в Карадагском заповеднике (см. рис. 2, б, в), с коэффициентом 1,06.

Состав и соотношение подроста разных пород. Обобщенные данные о составе насаждений, составе и состоянии подроста в Карадагском заповеднике в 2005 и 2017 гг. приведены в табл. 1.

При анализе данных таблицы обращают на себя внимание сильные отклонения состава подроста дуба скального от состава насаждений на 2-й и 7-й пробных площадях. Кроме того, для всех площадей отмечаются существенные отличия состава подроста как между собой, так и по годам. Стоит особо отметить, что выявленные отклонения зарегистрированы при почти полном сходстве состава насаждений на всех трех пробных площадях.

В дубравах дуба пушистого состав подроста в большей мере соответствует составу насаждений, чем в насаждениях с преобладанием дуба скального. Лишь на пробной площади

№ 11 в 2005 г. в составе подроста основной породы (Дп) зарегистрировано в 5 раз меньше, чем в составе насаждений. Однако в 2017 г. дуба пушистого уже меньше только в 2 раза, как и на пробной площади № 12. На пробных площадях № 13 и 18 отмечено почти полное соответствие состава подроста и состава насаждений по всем годам наблюдений.

В целом, по всем трем площадям доля подроста дуба скального среди всего подроста составила как в 2005, так и в 2017 г. около 30 %, а дуба пушистого в 2005 г. – 50 %, а в 2017 – 60 %. Численность подроста дуба скального меньше взрослых деревьев в 2,8 раза в 2005 г. и в 2,5 в 2017 г., а подроста дуба пушистого в 1,7 и 1,4 раза соответственно.

Состав насаждений и подроста в Приморском лесничестве представлен в табл. 2.

В этом пункте распределение подроста по отдельным площадям по сравнению с заповедником более равномерное. В целом, по всем четырем площадям доля подроста дуба скального среди всего подроста составила 33 %, а дуба пушистого всего 18 %. Численность подроста дуба скального меньше взрослых деревьев в 2,4 раза, а подроста дуба пушистого – в 3,7.

Таблица 1
Состав насаждений и подроста в Карадагском заповеднике в 2005 и 2017 гг.

Номер пробной площади	Состав насаждений	Состав подроста по годам		Плотность всего подроста/плотность поврежденного подроста, тыс. шт./га/доля поврежденного подроста, %	
		2005	2017	2005	2017
Дуб скальный					
2	6Дс3Яо1Лпс+Бер	4Го2Бе- р2Яо1Лпс1Взп	8Бер1Дс1Яо + Гв ед.Клп	4,8/0,9	3,9/3,6
7	9Дс1Яо+Бер ед.Го,Гв,Клп	7Бер2Клп1Яо	6Дс2Клп1Яо1Бер ед.Гв	40,9/0,1	13,4/11,9
9	10Дс ед.Бер,Клп,Го	9Дс1Бер+Яо	5Гв3Дс1Яо1Бер	17,4/3,7	1,7/1,3
В среднем для трех участков				21,0/1,6/7,6	6,3/5,6/88,9
Дуб пушистый					
11	10Дп+Гв	5Гв2Дп2Гл 1Клп	6Дп4Гв	6,2/0,1	15,5/14,1
12	9Дп1Гв ед.Яо	5Дп4Гв1Яо	5Гв4Дп1Яо	16,6/0	15,7/14,2
13	10Дп+Гв	9Дп1Гв+Яо	10Дп ед.Гв	5,7/1,3	16,3/13,8
18	5Дп4Дс1Бер+Яо,Гв	4Дп5Яо1Гв	5Дп5Яо ед.Бер	10,3/1,9	6,3/2,9
В среднем для четырех участков				9,5/0,8/8,4	13,5/11,3/83,7

Примечание. Дп – дуб пушистый (*Quercus pubescens*); Дс – дуб скальный (*Quercus petraea*); Гв – граб восточный (грабинник) (*Carpinus orientalis*); Го – граб обыкновенный (*Carpinus betulus*); Яо – ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*); Клп – клен полевой (*Acer campestre*); Лпс – липа серебристая (*Tilia tomentosa*); Взп – вяз пробковый (*Ulmus suberosa*); Бер – берека (*Sorbus torminalis*); Гл – груша лохолистная (*Pyrus elaeagnifolia*). Приведено по [Ярыш и др., 2018] с небольшими изменениями.

Т а б л и ц а 2
Состав насаждений и подроста и его состояние в Приморском лесничестве, 2018 г.

Номер пробной площади	Состав насаждений	Состав подроста	Плотность всего подроста/плотность поврежденного подроста, тыс. шт./га/доля поврежденного подроста, %
Дуб скальный			
5	7Дс2Яо1Гв	5Гв3Дс1Яо1Бер	10,85/0,55
6	8Дс2Яо+Гв	5Гв2Дс2Яо1Клп ед.Бер	9,6/0,95
7	9Дс1Яо	5Дс4Гв1Яо ед.Бер	6,75/0,05
В среднем для трех участков			9,1/0,5/5,5
Дуб пушистый			
1	5Дп5Гв	9Гв1Дп ед.Яо, Бер	7,7/1,2
2	7Дп2Яо1Гв	5Яо3Гв2Дп	13,2/0,9
3	7Дп2Яо1Гв	5Яо3Гв2Дп	13,9/1,0
4	7Дп2Гв1Яо ед.Гл	4Яо4Гв2Дп ед.Гл	15,4/0,6
В среднем для четырех участков			12,55/0,9/7,2

П р и м е ч а н и е . Дп – дуб пушистый (*Quercus rubescens*); Дс – дуб скальный *Quercus petraea*; Гв – граб восточный (грабинник) (*Carpinus orientalis*); Яо – ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*); Клп – клен полевой (*Acer campestre*); Бер – бересклет (*Sorbus torminalis*); Гл – груша лохолистная (*Pyrus elaeagnifolia*).

Отличия в составе подроста насаждений дуба скального и пушистого в обобщенном виде представлены на рис. 4.

Обращает на себя внимание отсутствие явного доминирования в подросте дуба скального основной лесообразующей породы (всего около 30 %). Наблюдается почти полное равенство доли дуба скального и второй по представительству породы – бересклета. Это, на наш взгляд, свидетельствует о большем угнетении основной лесообразующей породы в насаждениях дуба скального по сравнению с насаждениями дуба пушистого.

В Приморском лесничестве (см. табл. 2) состав насаждений дуба скального идентичен составу насаждений дуба скального в Карадагском заповеднике, в то время как состав насаждений дуба пушистого более выравнен. Наибольшие отличия от Карадагского заповедника состоят в большей стабильности состава подроста как для отдельных учетных площадок дуба скального, так и для площадок дуба пушистого. Большая выравненность отмечается и для двух других показателей: плотность всего подроста и плотность поврежденного подроста.

Наиболее интересные отличия от Карадагского заповедника зарегистрированы в отношении состава подроста. Для насаждений дуба скального и пушистого отмечается лидерство не главной лесообразующей породы, а второ-

степенных (рис. 5). Так, первое место по представительству в подросте насаждений из дуба скального занимает граб восточный (47,6 %). Более того, в насаждениях дуба пушистого занимает третье место (17,5 %), уступая грабу восточному (47,5 %) и ясению обыкновенному (35,0 %).

Состояние подроста и степень его поврежденности в целом и по отдельным размерным категориям. Из данных табл. 1 следует, что наибольшая плотность подроста (21,0 тыс. шт./га) зарегистрирована на пробных площадях в дубраве дуба скального в Карадагском заповеднике в 2005 г. Однако это довольно большое превышение, возможно, связано с очень сильным отклонением в большую сторону количества подроста на пробной площади № 7. В 2017 г. плотность подроста как в Карадагском заповеднике, так и в Приморском лесничестве зафиксирована в заметно меньшем значении (от 6,3 до 13,5 тыс. шт./га) с незначительными отличиями по этим двум пунктам (см. табл. 1 и 2). В обоих случаях наблюдается большая плотность подроста в дубравах из дуба пушистого по сравнению с дубом скальным, при этом данная тенденция выражена в большей степени в заповеднике.

Сравнение степени повреждения подроста в дубравах дуба скального и пушистого в заповеднике в 2005 и 2017 гг. (см. табл. 1) свидетельствует, что повреждение подроста за эти

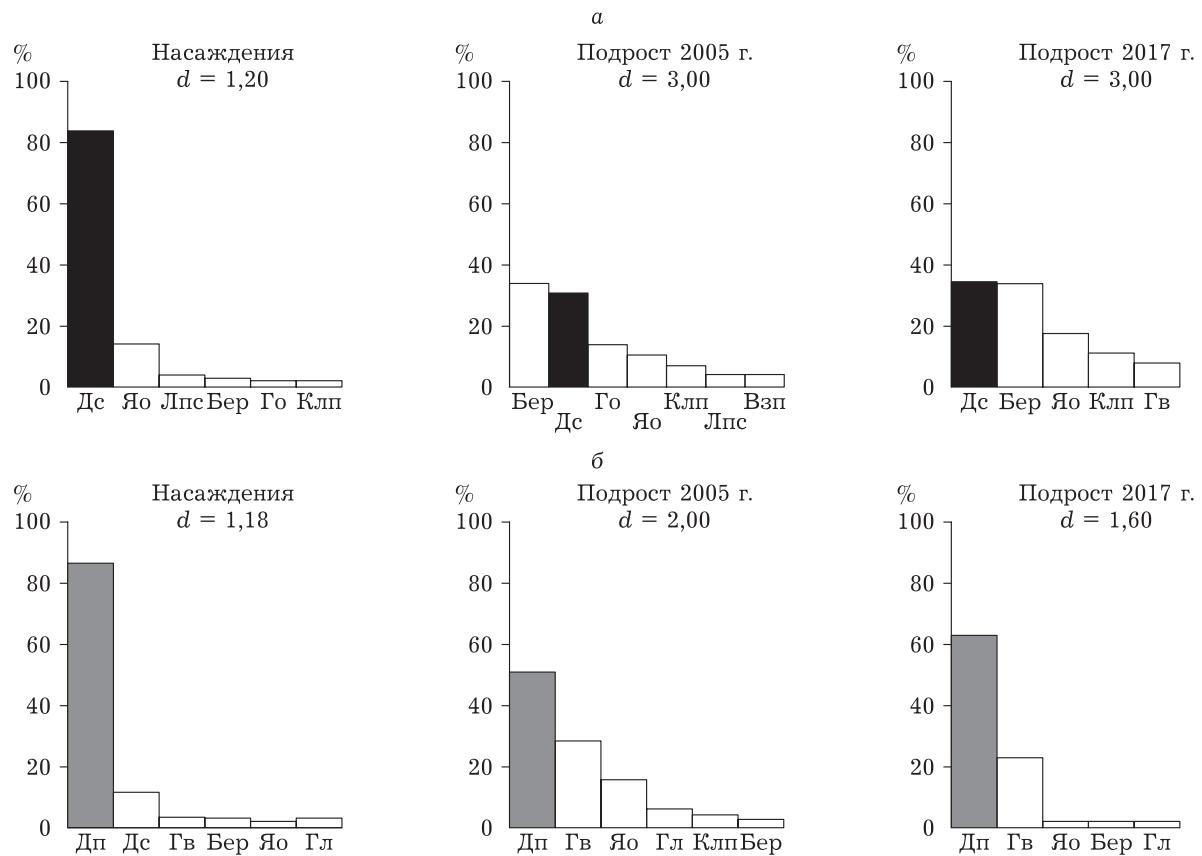


Рис. 4. Состав насаждений и подроста в дубравах из дуба скального (а) и дуба пушистого (б) в Карадагском природном заповеднике в 2005 и 2017 гг. (d – значение индекса Бергера – Паркера).

Дс – дуб скальный (*Quercus petraea*); Дп – дуб пушистый (*Quercus pubescens*); Гв – граб восточный (грабинник) (*Carpinus orientalis*); Яо – ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*); Клп – клен полевой (*Acer campestre*); Бер – берека (*Sorbus torminalis*); Лпс – липа серебристая (*Tilia tomentosa*); Го – граб обыкновенный (*Carpinus betulus*); Взп – вяз пробковый (*Ulmus suberosa*); Гл – груша лохолистная (*Pyrus elaeagnifolia*)

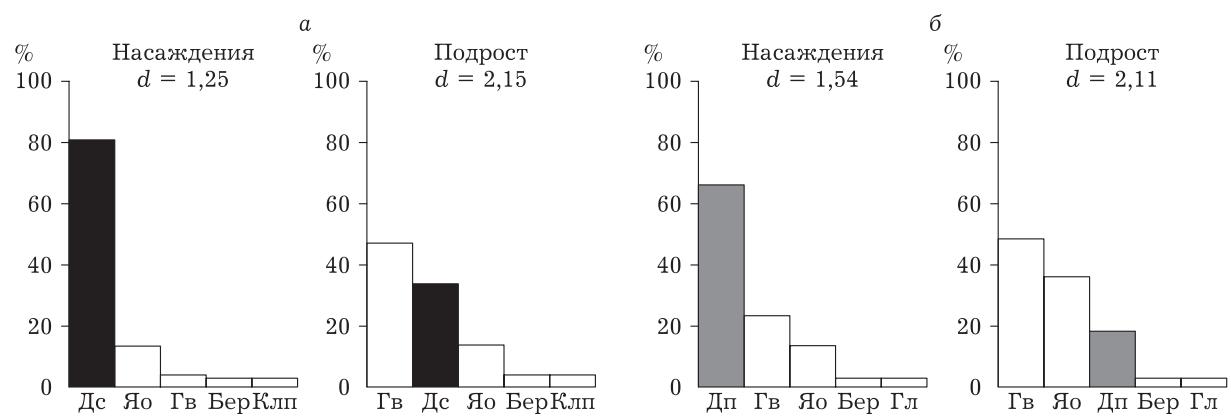


Рис. 5. Состав насаждений и подроста в дубравах из дуба скального (а) и дуба пушистого (б) в Приморском лесничестве в 2018 г. (d – значение индекса Бергера – Паркера).

Дс – дуб скальный (*Quercus petraea*); Дп – дуб пушистый (*Quercus pubescens*); Гв – граб восточный (грабинник) (*Carpinus orientalis*); Яо – ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*); Клп – клен полевой (*Acer campestre*); Бер – берека (*Sorbus torminalis*); Гл – груша лохолистная (*Pyrus elaeagnifolia*)

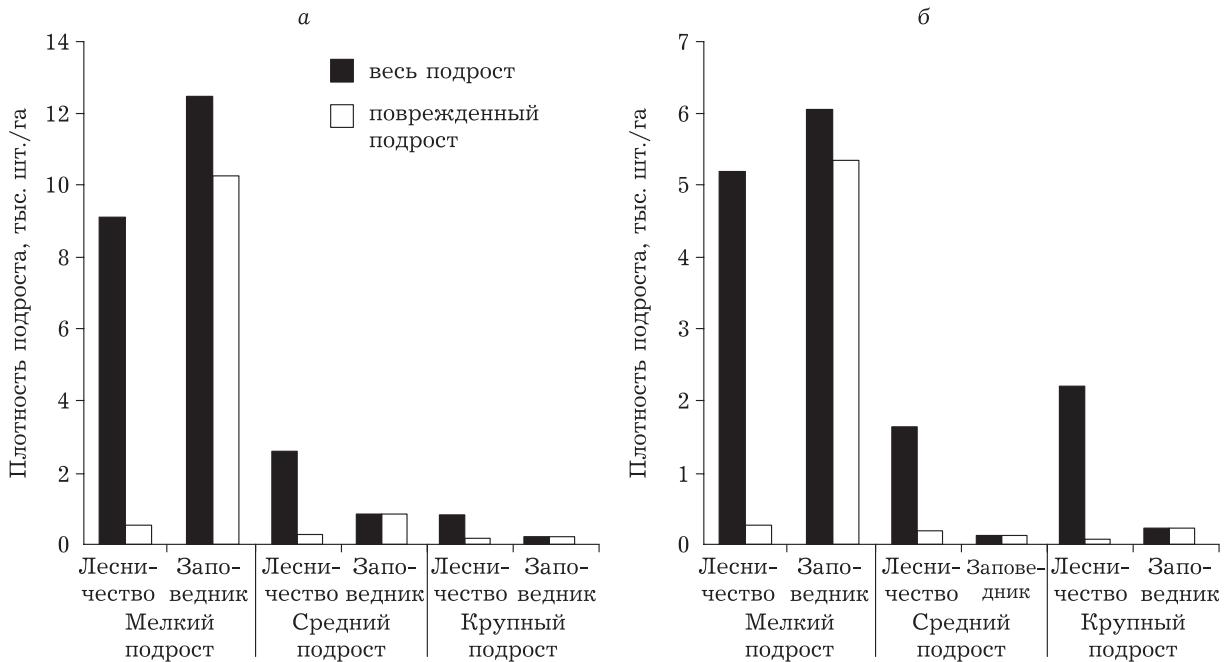


Рис. 6. Плотность подроста в насаждениях дуба пушистого (а) и скального (б), и степень его повреждения в Карадагском природном заповеднике и Приморском лесничестве

годы увеличилось для дуба скального с 7,6 до 88,9 % (рост в 11,7 раза), а дуба пушистого – с 8,4 до 83,7 % (рост в 9,9 раза). При этом нами отмечен сильный разброс степени повреждения подроста по отдельным площадям, выраженный в большей степени в 2005 г. по сравнению с 2017 г.

Анализ численности мелкого, среднего и крупного подроста показал, что эти три категории подроста представлены неравномерно на обеих исследованных территориях (рис. 6). В Приморском лесничестве наибольшую плотность имеет мелкий подрост, а среднего и крупного подроста в 3,2 и 2,4 раза меньше в дубравах дуба скального и в 3,5 и 11,4 раза меньше в дубравах дуба пушистого. В Карадагском заповеднике разница в плотности мелкого подроста и подроста двух других категорий значительно больше, поскольку в большинстве случаев эти категории представлены минимальными значениями.

При раздельном учете степени повреждения подроста разного возраста установлено, что в условиях Приморского лесничества в насаждениях с преобладанием дуба скального наибольшей степени поражается средний подрост (11,3 %), в меньшей степени – мелкий (5,2 %) и еще меньше – крупный

(3,1 %). В дубравах дуба пушистого характер повреждения подроста разного возраста и степень его повреждения сравнимы с данными по дубравам дуба скального. Выявленные в Приморском лесничестве уровни повреждения подроста как для дуба скального, так и для дуба пушистого, видимо, являются приемлемыми.

В Карадагском заповеднике плотность мелкого подроста даже превышает плотность подроста дубов в Приморском лесничестве как для скального, так и для дуба пушистого, в то время как плотность среднего и крупного подроста минимальна при 100 % поражении. Мелкий подрост сильно поражен как у дуба скального (88,2 %), так и у дуба пушистого (82,3 %). Данные о степени повреждения подроста основных пород в Карадагском заповеднике и Приморском лесничестве в зависимости от возраста представлены в табл. 3.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнивая данные учетов численности косули в Карадагском заповеднике и Судакском ЛОХ (см. рис. 2 и 3), видно, что во втором случае увеличение численности косули шло с меньшим коэффициентом по сравнению

Таблица 3
Степень повреждения подроста в дубравах Карадагского природного заповедника и Приморского лесничества, 2018 г.

Порода	Мелкий подрост		Средний подрост		Крупный подрост		Всего	
	Осмотрено, шт.	Повреждено, %	Осмотрено, шт.	Повреждено, %	Осмотрено, шт.	Повреждено, %	Плотность, тыс. шт/га	Повреждено, %
Карадагский заповедник, 2005 г.								
Дуб пушистый	355	14,4	14	21,4	4	0	4,7	14,5
Дуб скальный	850	8,7	19	0	—	—	14,5	8,5
Карадагский заповедник, 2017 г.								
Дуб пушистый	656	80,5	33	100	2	100	8,6	81,5
Дуб скальный	182	87,4	—	—	—	—	3,0	87,4
Приморское лесничество (2018)								
Дуб пушистый	167	4,2	15	0	—	—	2,3	3,8
Все породы	728	5,9	210	9,5	67	16,4		
Дуб скальный	151	1,3	12	16,7	1	0	2,7	2,4
Все породы	316	5,1	97	11,3	131	3,1		

с Карадагским заповедником (1,06 по сравнению с 1,2) и более равномерно. Низкое значение коэффициента в Приморском лесничестве, очевидно, связано с проведением здесь любительской охоты. В результате оптимальная для данного региона плотность особей – 37 особей на 1 тыс. га [Проект..., 2000; Нестанова..., 2002], была достигнута только к 2017 г. Отмеченный нами более равномерный рост численности и плотности популяции косули в лесничестве по сравнению с заповедником позволяет сделать важное заключение. При увеличении плотности косули выше 40 особей на 1 тыс. га относительно равномерный рост численности косули меняется на крайне неравномерный. Предел равномерного роста плотности, видимо, соответствует расчетной оптимальной плотности косули для дубрав Южного берега Крыма.

Учитывая достаточно высокий потенциал размножения косули, необходимо отметить, что поддержание ее численности на одном уровне возможно только в условиях полнокомпонентных природных экосистем с участием крупных хищников. Ярким примером такого равновесия может служить ситуация с копытными в лесах Приморского края на юге Дальнего Востока [Гапонов, 2010], где на протяжении десятилетий поддерживается постоянная плотность копытных – 20–40 особей на 1 тыс. га в пересчете на косулю (пересчет авт.).

Сравнительный анализ полученных нами данных по составу, соотношению и численности подроста разных пород в насаждениях, отличающихся по плотности косули, показал, что в обоих случаях значение этих показателей на отдельных участках может сильно варьировать (несколько в меньшей мере при низкой численности косули), но по мере перехода подроста в состав насаждений состав и соотношение его пород приближаются к составу и соотношению пород насаждений. В целом, чрезмерная численность косули в дубравах Южного берега Крыма приводит к увеличению доли основной породы в составе подроста с 20–30 до 50–60. Эти данные согласуются с мнением ряда исследователей о существенном влиянии копытных на процесс формирования состава и структуры лесных экосистем и способности их выполнять роль своеобразного биотического фильтра генотипов [Keddy, 1992; Augustine, McNaughton, 1998; HilleRis-Lambers et al., 2012; Suzuki et al., 2013].

Значительно более высокая степень повреждения подроста в заповеднике по сравнению с Судакским ЛОХ, безусловно, связана с чрезмерно высокой численностью косули на Карадаге. Требует объяснения только отмеченный нами сильный разброс степени повреждения подроста по отдельным площадям, выраженный в большей степени в 2005 г. по сравнению с 2017 г. Это можно объяснить крайне неравномерным распределением ко-

пытных в угодьях, в целом характерным как для косули [Шадура и др., 2004], так и для целого ряда других видов копытных [Гапонов, 2010]. А большая концентрация косули на отдельных участках леса в 2005 г. при более низкой общей численности животных свидетельствует о том, что концентрация животных как таковая вызывается не столько обилием кормов, сколько факторами иного рода. Сложившаяся под влиянием этих факторов неравномерность распределения животных по территории при увеличении их плотности, выше определенного значения, начинает выравниваться из-за недостатка корма в очагах скопления.

Анализ полученных нами данных о степени поражения подроста основных пород в Карадагском заповеднике и Приморском лесничестве в зависимости от возраста позволяет заключить, что превышение нормы плотности косули в 3 раза (данные по 2005 г.), возможно, все еще не является критическим, поскольку повреждение подроста не превышает 22 %. Данные таблицы по Приморскому лесничеству свидетельствуют, что и при минимальном повреждении подроста в целом подрост основных пород – дубов скального и пушистого – повреждается в меньшей степени по сравнению с остальными породами. Таким образом, очевидно, что доминирование основной породы в дубравах Южного берега Крыма, возрастающее по мере развития подроста, обеспечивается кормодобывающей деятельностью косули.

По данным ряда исследований степень повреждения древесных пород копытными является основным критерием оценки благополучия насаждений. Уровень повреждений копытными подроста в дубравах Полесья, достигающий 40–50 %, считается приемлемым [Шадура и др., 2004]. Повреждение древесных пород копытными выше 50 %, по оценке В. В. Червонного [2013], следует считать предельной.

Полученные нами данные в совокупности свидетельствуют, что в дубравах Карадагского заповедника сложилась критическая ситуация. Возобновление дубов скального и пушистого фактически остановлено. Очевидно, что это связано непосредственно с чрезмерной численностью косули.

Дуб пушистый в условиях чрезмерно высокой численности косули проявляет большую

устойчивость по сравнению с дубом скальным, что проявляется в большей плотности подроста, а также в меньшей степени его повреждения. Однако фактическое отсутствие среднего и крупного подроста свидетельствует об отсутствии возобновления и у этого вида.

Таким образом, в целом следует признать, что сверхвысокая численность косули в заповеднике играет резко отрицательную роль – в дубравах полностью поврежден средний и крупный подрост как дуба скального, так и дуба пушистого.

Констатируя этот ожидаемый результат наших исследований, необходимо обратить внимание на еще один показатель оценки экологического состояния дубрав Южного берега Крыма – разнообразие пород подроста и степень их выравненности по обилию. При сравнении рядов, ранжированных по величине значений плотности разных видов подроста в Заповеднике и Приморском лесничестве (см. рис. 4 и 5), нельзя не заметить отличия по целому ряду характеристик как между видами, так и между этими двумя пунктами. Кроме отмеченных нами ранее отличий в составе пород следует обратить внимание на выравненность пород, как один из важных критериев биоразнообразия. Если принять за норму выравненность пород подроста в Приморском лесничестве, то можно заключить, что сверхвысокая плотность косули в дубравах из дуба пушистого в Заповеднике снижает выравненность пород подроста в 1,3 раза (по величине индекса Бергера – Паркера), в дубравах из дуба скального – в 1,4 раза.

На основании совокупности полученных данных можно заключить, что высокая и сверхвысокая численность косули в Карадагском заповеднике, наблюдаемая на протяжении последних 20–25 лет, привела к существенной перестройке структуры подроста. В дубравах из дуба скального это проявилось в полном отсутствии здорового крупного и среднего подроста и 88,2%-м повреждении мелкого. В дубравах из дуба пушистого отмечается при большей (в 2 раза) плотности мелкого подроста более низкая его повреждаемость (82,3 %) и минимальное присутствие среднего и отсутствие крупного подроста при 100%-й повреждаемости как первого, так и второго.

Сравнение состояния подроста в дубравах из дубов скального и пушистого свидетельствует, во-первых, о большей устойчивости к потраве дубрав из дуба пушистого по сравнению с дубом скальным, а во-вторых, о том, что и в экстремальных условиях сверх нагрузки со стороны копытных оба вида дубрав сохраняют способность к восстановлению за счет увеличения плотности мелкого подроста в дубравах из дуба пушистого и повышения как минимум одного из показателей биоразнообразия – выравненности по обилию видов – в дубравах из дуба скального.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рост численности косули в Карадагском природном заповеднике начался с момента его создания (1979 г.). Уже через 10 лет она достигла оптимальной величины – около 90 голов при плотности 44 гол./1000 га. В дальнейшем, увеличиваясь по экспоненте, к 2016 г. численность косули достигла 750 особей при плотности 437 гол./1000 га, что превысило норму в 10 раз.

Учеты степени поврежденности подроста основных лесообразующих пород заповедника – дуба скального и дуба пушистого – показали, что с 2005 по 2017 г. доля поврежденного подроста дуба скального возросла с 7,6 до 88,9 % (увеличилась в 11,7 раза), а дуба пушистого – с 8,4 до 83,7 % (увеличилась в 9,9 раза). При этом дуб скальный снизил общую численность подроста, а дуб пушистый даже несколько увеличил ее в основном за счет мелкого подроста. Эти данные свидетельствуют, что дуб пушистый в условиях чрезмерно высокой численности косули проявляет большую устойчивость по сравнению с дубом скальным.

В то же время отмечено существенное влияние высокой плотности косули на состав и численное соотношение подроста других видов деревьев как в насаждениях дуба скального, так и дуба пушистого. При этом для дуба скального отмечается большая выравненность соотношения пород и отсутствие явного доминирования основной породы – дуба скального. Это свидетельствует о том, что избирательность косули в потреблении кормов (принимаемая априори) оказывает существенное влияние на плотность разных пород

(видов) подроста, выравнивая их соотношение на первых этапах роста и обеспечивая доминирование основной породы на более поздних стадиях развития фитоценоза дубрав.

В дубравах Приморского лесничества численность косули в настоящее время соответствует норме (40–50 гол./1000 га). Степень повреждения подроста как дуба скального, так и дуба пушистого умеренное и не вызывает опасений в отношении процессов естественного возобновления основных пород. В то же время обращает на себя внимание меньшая выравненность пород подроста (по сравнению с выравненностью пород насаждений) и уход на второе место основной породы как в дубравах с доминированием дуба скального, так и дуба пушистого. Это свидетельствует о том, что в благополучных дубравах Южного берега Крыма формирование доминирования основной породы (дуба скального и дуба пушистого) происходит на более ранних стадиях развития фитоценоза дубрав.

Сравнивая соотношение пород подроста в Приморском лесничестве и Карадагском природном заповеднике, можно заключить, что чрезмерная численность косули в заповеднике парадоксальным образом улучшает показатели биоразнообразия, способствуя выравненности подроста разных пород по плотности.

В целом чрезмерная численность косули в Карадагском заповеднике в отношении возобновления основных пород играет исключительно негативную роль, об этом свидетельствуют снижение до минимума численности среднего и крупного подроста и его 100%-я поврежденность как у дуба скального, так и у дуба пушистого.

Необходимо особо подчеркнуть, что сложившуюся ситуацию в Карадагском природном заповеднике следует признать катастрофической, особенно учитывая крайнюю уязвимость маргинальных, расположенных на границах своих ареалов, дубовых лесов из дуба скального и пушистого на Южном берегу Крыма.

Таким образом, абсолютная заповедность территории Карадагского заповедника требует определенной корректировки в виде принятия научно обоснованных мер по регулированию численности копытных.

Работа выполнена в рамках темы Госзадания КНС-ПЗ РАН – филиал ФИЦ ИнБЮМ номер 121032300023-7.

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров В. Г. О функциональной роли диких позвоночных в биогеоценозах природных территорий // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука, 1980. С. 250–269.
- Антонец Н. В., Ярыш В. Л. Средообразующая деятельность диких копытных животных Карадагского природного заповедника // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского / А. В. Гаевская, А. Л. Морозова (ред.). Симферополь: Н. Оріанда, 2015. С. 361–371.
- Буховец Г. М., Лукьянцев В. Б. Современное состояние естественного возобновления дубрав Хоперского заповедника // Дубравы Хоперского заповедника. Ч. 2. Воронеж, 1976. С. 55–66.
- Гапонов В. В. Оптимизация численности копытных в лесах юга Дальнего Востока // Проблемы региональной экологии. 2010. № 1. С. 223–229.
- Гусев А. А. Допустимая плотность диких копытных животных и опыт ее поддержания в Центрально-Черноморском заповеднике // Популяционные исследования животных в заповедниках. М.: Наука, 1988. С. 114–128.
- Иванов С. П., Паршинцев А. В., Евстафьев И. Л., Топинец Н. Н., Ярыш В. Л. Проблема избытка диких копытных на заповедных территориях // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология: Сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадагской науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природ. заповедника. Кн. 1 / А. Л. Морозова, В. Ф. Гнубкин (ред.). Симферополь: СОННАТ, 2004. С. 446–463.
- Краснитский А. М. Проблемы заповедного дела. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
- Лебедева Н. В., Криволуцкий Д. А. Биологическое разнообразие и методы его оценки // География и мониторинг биоразнообразия / Н. С. Касимов, Э. П. Романова, А. А. Тишков (ред.). М.: Изд-во Науч. и учеб.-методич. центра, 2002. С. 8–76.
- Мишинев В. Г. Заповедники и принцип жесткой резервации территорий // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 8. С. 1106–1113.
- Мишинев В. Г. Заповедники – резерваты биоразнообразия (?) // Заповедники Крыма. Биоразнообразие на приоритетных территориях: 5 лет после Гурзуфа. Симферополь, 2002. С. 166–169.
- Настанова з упорядкування мисливських угідь // Державний комітет лісового господарства України: Рішення НТР Держкомлісгоспу України. Київ, 2002. 114 с.
- Оуэн О. С. Охрана природных ресурсов. М.: Колос, 1977. 416 с.
- Проект організації і розвитку лісового господарства Судацького державного лісомисливського господарства Республіканського комітету по лісовому і мисливському господарству АР Крим. Ірпінь, 2000. 421 с.
- Проект організації та розвитку лісового господарства Державного підприємства “Судацьке лісомисливське господарство” Республіканського комітету АРК з лісового і мисливського господарства. Ірпінь, 2013. 415 с.
- Проект організації території та охорони природних комплексів Карадацького природного заповідника НАН України. Ірпінь, 2005. 210 с.
- Рамад Ф. Основы прикладной экологии. Л.: Гидрометеоиздат, 1981. 544 с.
- Червонный В. В. Современное состояние зимней кормовой базы копытных-дэндрофагов в Белгородской области // Науч. ведомости Белгородского гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2013. № 10 (153), вып. 23. С. 92–98.
- Шадура М. В., Гулик І. Т., Шадура А. М. Пошкодження лісових культур диким кабаном (*Suscrofa L.*) та козулею європейською (*Capreoluscapreolus L.*) на Поліссі України // Науковий вісник. 2004. Вип. 14.8. С. 426–433.
- Ярыш В. Л., Иванов С. П. Динамика численности копытных в Карадагском природном заповеднике // 100 лет Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского / А. В. Гаевская, А. Л. Морозова (ред.). Симферополь: Н. Оріанда, 2015. С. 372–384.
- Ярыш В. Л., Иванов С. П. Феномен высокой плотности копытных в Карадагском природном заповеднике в Крыму. Сообщение I. Особенности проведения учетов численности и интерпретации данных // Учен. зап. Крымск. федерал. ун-та им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. 2017а. Том 3 (69), № 3. С. 232–248.
- Ярыш В. Л., Иванов С. П. Феномен высокой плотности копытных в Карадагском природном заповеднике в Крыму. Сообщение II. Многолетняя динамика численности // Учен. зап. Крым. федерал. ун-та им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. 2017б. Т. 3 (69), № 4. С. 253–267.
- Ярыш В. Л., Иванов С. П., Антонец Н. В. Влияние косули европейской на лесовозобновление в насаждениях Карадагского природного заповедника // Экосистемы. 2018. Вып. 16. С. 116–129.
- Augustine D., McNaughton S. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance // The Journal of Wildlife Management. 1998. Vol. 62. P. 1165–1183.
- Côté S., Rooney T., Tremblay J., Dussault C., Waller D. Ecological impacts of deer overabundance // Ann. Rev. Ecol. Evol. and Systemat. 2004. Vol. 35. P. 113–147.
- Coughenour M. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations, and interacting processes // Ann. Missouri Bot. Garden. 1985. Vol. 72. P. 852–863.
- Genries A., Morin X., Chauchard S., Carcaillet C. The function of surface fires in the dynamics and structure of a formerly grazed old subalpine forest // J. Ecol. 2009. Vol. 97 (4). P. 728–741.
- Goetsch C., Wigg J., Royo A., Ristau T., Carson W. Chronic over browsing and biodiversity collapse in a forest understory in Pennsylvania: results from a 60 year-old deer exclusion plot // J. Torrey Bot. Society. 2011. Vol. 138 (2). P. 220–224.
- Hayes F. A. Growing deer herds posing major problem // South Carolina Wildlife. 1964. Vol. 2 (3). P. 41–47.
- HilleRisLambers J., Adler P., Harpole W., Levine J., Mayfield M. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory // Ann. Rev. Ecol. Evol. and Systemat. 2012. Vol. 43. P. 227–248. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110411-160411
- Horsley S., Stout S., DeCalesta D. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a Northern Hardwood forest // Ecol. Applicat. 2003. Vol. 13. P. 98–118.
- Keddy P. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology // J. Veget. Sci. 1992. Vol. 3. P. 157–164.
- Martin J., Stockton S., Allombert S., Gaston A. Top-down and bottom-up consequences of unchecked ungulate

- browsing on plant and animal diversity in temperate forests: lessons from a deer introduction // *Biol. Invas.* 2010. Vol. 12. P. 353–371.
- Oldén A., Raatikainen K., Tervonen K., Halme P. Grazing and soil pH are biodiversity drivers of vascular plants and ryophytes in boreal woodpastures // *Agricul. Ecosyst. and Environ.* 2016. Vol. 222. P. 171–184.
- Osem Y., Fogel T., Moshe Y., Brant S. Managing cattle grazing and overstorey cover for the conversion of pine monocultures into mixed Mediterranean woodlands // *Appl. Veget. Sci.* 2015. Vol. 18. P. 261–271. doi: 10.1111/avsc.12152
- Rooney T. P. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective // *Forestry*. 2001. Vol. 74. P. 201–208.
- Rooney T., Waller D. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems // *Forest Ecology and Management*. 2003. Vol. 181. P. 165–176. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00130-0
- Royo A. A., Collins R., Adams M. B., Kirschbaum C., Carson W. P. Pervasive interactions between ungulate browsers and disturbance regimes promote temperate forest herbaceous diversity // *Ecology*. 2010. Vol. 91 (1). P. 93–105.
- Suzuki M., Miyashita T., Kabaya K., Ochiai K., Asada M., Kikvidze Z. Deer herbivory as an important driver of divergence of ground vegetation communities in temperate forests // *Oikos*. 2013. Vol. 122. P. 104–110.
- Trefethen J. B. Kaibabtold bitter but needed lesson // *South Carolina Wildlife*. 1968. Vol. 15 (3). P. 56–64.

Influence of roe deer on the state of undergrowth in oak groves at the Karadag Nature Reserve

V. L. YARYSH¹, S. P. IVANOV²

¹*T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS
298188, Feodosia, Kurortnoe, Nauki av., 24
E-mail: galina.yarish65@gmail.com*

²*V. I. Vernadsky Crimean Federal University
295007, Simferopol, Prospekt Akademika Vernadskogo, 4
E-mail: spi2006@list.ru*

Data on the state of stands and undergrowth of the main forest-forming species at the Karadag Nature Reserve in oak forests of downy oak (*Quercus pubescens*) and sessile oak (*Q. petraea*) under conditions of super-high density of European roe deer (*Capreolus capreolus*) are presented. The exponential growth in number of roe deer in the reserve, which has been observed since its creation (1979), led to an increase in its number by 2016 to 750 individuals and a density of up to 437 individuals per 1000 ha, which is 10 times higher than the norm. At the same time the level of damaged sessile oak undergrowth increased from 7.6 to 88.9 %, and downy oak – from 8.4 to 83.7 %. A decrease to an absolute minimum in number of mid and complete absence of big undergrowth of both sessile oak and pubescent oak took place. Alignment of tree species in abundance (estimated by the Berger-Parker index) is 1.20 for sessile oak stands and 1.18 for downy oak stands, and undergrowth in these stands is 3.0 and 1.6 respectively. At the Primorskoye Forestry located next to the reserve, relatively favorable in terms of the density of roe deer (37 individuals per 1 thousand ha), damage to the undergrowth of the main species was 5.5 % in sessile oak groves and 7.2 % in downy oak groves. Alignment of tree species in oak forests at the Primorskoye Forestry in abundance is 1.25 for sessile oak and 1.54 for downy oak, and for undergrowth – 2.15 and 2.11 respectively. Being based on the totality of the obtained data it was concluded that even under conditions of a super-high density of ungulates oak forests of the Karadag Reserve retain the possibility of renewal due to an increase in the density of small undergrowth (sessile oak groves) and alignment of undergrowth (downy oak groves). Regarding to the renewal of the main species the excessive number of roe deer in the reserve plays a negative role, and respectively biodiversity in terms of the alignment of tree species undergrowth in terms of abundance it plays a positive role.

Key words: downy oak, sessile oak, Crimea, reforestation, Protected Area, density of ungulates.