

РОЛЬ КАБАНА (*SUS SCROFA*) В ДИНАМИКЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЁМОВ ОКСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2013 Панкова Н.Л.

Югорский государственный университет, г. Ханты-Мансийск, n.l.pankova@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2013

Кабан является исконным обитателем юго-восточной Мещёры, однако в результате деятельности человека, биоценозы долгое время развивались в отсутствие влияния этого вида. Когда, после продолжительного отсутствия, кабаны около 50 лет назад вновь появились на территории заповедника и начали быстро восстанавливать численность, деятельность этих животных стала новым фактором, нарушающим течение природных процессов. Роющая деятельность кабана оказывает влияние не только на наземные, но и на водные экосистемы. Однако её влияние на водные экосистемы изучено гораздо меньше. Мы попытались охарактеризовать (на примере Окского заповедника) особенности использования кабанами водоёмов различных типов и оценить влияние кабана на водную растительность в краткосрочном и долгосрочном аспектах.

Из всех водных и прибрежно-водных растений, в условиях заповедника, кабанов наиболее привлекал *Sagittaria sagittifolia*. Наиболее интенсивно кабаны нарушают растительность мелководных зарастающих пойменных водоёмов, не имеющих значительных илистых отложений, и рек Пра и Ока. Но, при этом, заметную роль в динамике растительности роющая деятельность кабана начинает играть только в водоёмах высокой части поймы, не регулярно заливаемых полыми водами. Влияние кабанов на растительность пересыхающих водоёмов высокой поймы заключается в сокращении и изреживании зарослей *Sagittaria sagittifolia*, увеличении гетерогенности и мозаичности растительности на местах пороев и образовании незарастающих участков в местах регулярных нарушений (купалки).

Сравнение наших данных с первыми описаниями растительности десяти стариц р. Пра, сделанными до вселения кабана, показало увеличение встречаемости *Sagittaria sagittifolia* на уровне растительных ассоциаций и водоёмов. Вероятно, это связано с тем, что нарушение кабанами густых зарослей доминантов прибрежно-водной зоны растительности создаёт благоприятные условия для вселения таких видов как *Sagittaria sagittifolia*.

Ключевые слова: *Sus scrofa*, динамика растительности, макрофиты, зоогенный фактор, экосистемный инженер, роющая деятельность.

Введение

Ареал кабана (*Sus scrofa*) неоднократно менял свои очертания, наиболее существенные изменения произошли во второй половине 2-го тысячелетия н. э. После максимальной депрессии, наблюдавшейся в XVII – начале XX в. произошла резкая трансформация его границ [Гептнер и др., 1961; Кириков, 1966]. С середины XX в. кабан начал быстро расселяться от западных и

южных окраин России на север и восток и не только восстановил свой видовой ареал, но и значительно расширил его [Фадеев, 1981]. Заселяя территорию, кабан начинает активно влиять на природные экосистемы в результате кормодобывания и оборудования участка обитания. В зарубежной научной литературе [Arrington et al., 1999; Crooks, 2002; Sandom et al., 2013] кабана, наряду с бобрами и гоферами, даже

относят к «экосистемным инженерам» – видам, деятельность которых напрямую и косвенно влияет на условия существования других организмов, изменяет, создаёт и поддерживает местообитания [Jones et al., 1994.]. Влиянию роющей деятельности кабана на лесные и луговые экосистемы посвящена обширная литература [Булахов, 1975; Козло, Ставровская, 1974; Антонец, 1998; Евстигнеев и др., 1999; и др.]. Но деятельность кабана по преобразованию окружающей среды не ограничивается наземными местообитаниями. Известно, что кабанов привлекают водоёмы и болота. В литературе часто встречаются указания на то, что в рацион кабанов входят водные и земноводные растения — *Calla palustris*, *Caltha palustris*, *Carex sp.*, *Comarum palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Iris pseudacorus*, *Nuphar htea*, *Nymphae sp.*, *Phragmites australis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*, *Trapa natans*, *Typha sp.*, [Слудский, 1956; Дубына, 1982; Русаков, Тимофеева, 1984; Данилкин, 2002], а также, разнообразный животный корм. В Астраханском заповеднике основным кормом кабанов являются рогозы, чилим, тростник, лотос *Nehimbo sp.* сусак зонтичный [Русаков, Конечный, 1991], в дельте р. Или к основным кормам кабана относятся побеги и корневища тростника и рогоза узколистного [Слудский, 1956]. Внедрение наземных организмов в экосистемы водоёмов происходят, в основном, при обсыхании мелководий в результате естественных сезонных колебаний уровня воды [Doupe et al., 2010]. Но, по наблюдениям Х. Майнхардта, для кабанов не представляет проблемы и добывание растительной пищи, находящейся под водой. Он описывает, как кабаны на его глазах «за считанные часы опустошили один небольшой пруд, где росло много рогозов. Шлепая по грязи, а то и вплавь, они выдергивали растения из болота, тащили свою добычу на берег и тут же поедали корневища, не трогая зелёные стебли» [Майнхардт, 1983, с. 39]. По наблюдениям А.А. Слудского [1956],

роющая деятельность кабана возможна на мелководьях с глубиной воды до 30 см.

Однако, работы, посвящённые изучению влияния кабанов на водные экосистемы, довольно редки. Австралийские исследователи [Doupe et al., 2010], изучая воздействие кормовой активности диких свиней на различные параметры экосистем эфемерных пойменных лагун, отметили значительные сокращения зарастания водоёмов, на которых кормились свиньи, а также изменения рН, прозрачности и содержания растворённого кислорода в воде. Исследования, проведённые в Центральной Флориде [Arrington et al., 1999], показали увеличение видового богатства пойменных болот, подвергшихся воздействию этих животных. Несмотря на то, что в условиях России кабаны не менее активно используют обводнённые местообитания [Слудский, 1956; Данилкин, 2002], сведения о влиянии на них кабанов носят отрывочный характер. Например, некоторые указания на масштабы роющей деятельности кабана на берегах пойменных водоёмов рек Клязьма и Хопер, можно найти в статье Г.В. Хахина, И.В. Снеговой, Н.Н. Новиковой [2005]. Наблюдения, касающиеся питания кабанов водной растительностью в дельте р. Или (Казахстан), содержатся в работе А.А. Слудского [1956]. Отечественных работ, посвящённых детальному исследованию влияния деятельности этого активно расселяющегося крупного зверя на водные экосистемы, нам обнаружить не удалось. В нашей статье мы попытаемся отчасти восполнить этот пробел, охарактеризовав (на примере Окского заповедника) особенности использования кабаном водоёмов различных типов и оценить влияние деятельности кабана на важный компонент экосистемы водоёма – водную растительность.

Кабан является исконным обитателем юго-восточной Мещёры, [Слудский, 1956; Бородина, 1960; Данилкин, 2002], однако в результате деятельности человека, биоценозы долгое время

развивались в отсутствие влияния этого вида. Когда, после продолжительного отсутствия, кабаны в 1960-е гг. вновь появились на территории заповедника и начали быстро восстанавливать численность [Окский заповедник..., 2005], деятельность этих животных стала новым фактором, нарушающим течение природных процессов. Поскольку некоторые наблюдения за водной растительностью проводились до вселения кабанов [Чернов, 1940], мы имеем редкую возможность сравнения состава и распределения растительности водоёмов до и после вселения этих животных.

Материалы и методы

Окский биосферный государственный заповедник расположен в центральной части европейской территории России, в среднем течении р. Ока, в юго-восточной части Мещёрской низменности. Площадь его составляет 77 177 га. Из них территория полного заповедника («ядра») 22 900 га; биосферного полигона – 33 100 га, охранной зоны 21 177 га. Мещёрская низменность – типичное «полесье», для которого характерны развитые поймы рек и эоловые (дюнные) формы рельефа междуречий. Поверхность сложена водно-ледниковыми и речными песками и суглинками, лежащими на «перемытой» днепровской морене или на коренных породах (известняках и глинах карбона). Леса, в основном сосновые, в заболоченных низинах заменяются черноольшаниками и березняками, а вдоль рек и озёр – дубравами. Рельеф территории равнинный, плоскоравнинный с наличием террас и эоловых форм [Окский заповедник..., 2005]. По данным Летописи природы Окского заповедника [2006–2011], численность кабана на территории заповедника в 2006–2010 гг. составляла 144–600 особей в разные годы.

Территория заповедника и его охранной зоны включает участки пойм рек Ока и Пра с многочисленными разновозрастными старицами, а также водораздельные озёра ледникового про-

исхождения, что обеспечивает значительное разнообразие типов водоёмов. В работе используется ландшафтно-генетическая типология водоёмов заповедника, подробно описанная автором в одной из статей [Панкова, 2012а]. В исследование входили следующие типы водных объектов: реки Ока (РО) и Пра (РП) и затоны р. Пра (ЗП), затоны р. Ока (ЗО), молодые (СО1), средневозрастные (СО2), старые (СО3), древние (СО4) старицы р. Ока, молодые (СП1), средневозрастные (СП2), старые (СП3), древние (СП4) старицы р. Пра, а также старицы древней долины р. Пра в пойме р. Ока (СП4О); заливаемые понижения высокой (ПВПО) и низкой (ПНПО) поймы Оки, внепойменные озера (В). Мы не будем здесь останавливаться на описании растительности водоёмов заповедника, поскольку ее современному состоянию посвящена специальная работа [Панкова, 2012б].

В основу работы положены результаты полевых исследований, проведённых в 2006–2012 гг. Были проведены следующие работы по изучению влияния деятельности кабана.

1. Изучение растительного покрова 218 водоёмов путем маршрутного обследования со схематическим глазомерным картированием и описанием водных и прибрежно-водных фитоценозов, в соответствии с методикой В.Г. Папченкова [2003а], с последующим осенним (сентябрь–октябрь) фиксированием нарушений, произведённых кабаном (пороев, купалок, троп).

2. Мониторинг роющей деятельности кабанов на учётном маршруте, включающем 15 км русла р. Пра в приустьевой части и 20 пойменных водоёмов (2007–2010 гг.). Картирование нарушений в разные сезоны года.

3. Картирование растительности 4-х модельных водоёмов (в заливаемых понижениях высокой поймы Оки) до начала интенсивной роющей деятельности (июнь – начало июля) с последующим картированием и описанием пороев по мере появления. Слежение за использованием кабаном водоёмов в



Рис. 1. Порои кабана на оз. Харламово, август 2008 г.

течение разных сезонов года, описания площадок для слежения за восстановлением растительности на пороях (2006–2012 гг.).

При описании нарушений фиксировались площадь порога, глубина, список видов и обилие растений в отвалах порога (и в самом порое). Всего было описано 170 пороев. Порои кабана разделялись на 4 типа: сплошные, диффузные, точечные (покопки) и «купалки» (рис. 1) [Лебедева, 1956, с дополнениями]. Сплошные порои отличаются практически полным обнажением грунта и образованием отвалов, в то время как диффузные представляют собой множество небольших покопок, среди которых могут уцелеть отдельные растения. Купалки близки к сплошным пороям, но отличаются большей глубиной (до 45 см) и характерной формой, напоминающей ванну.

Растительные сообщества выделялись по доминантно-детерминантному принципу [Папченков, 2003б]. Для ра-

боты с пространственной информацией использовалась программа Quantum GIS [Quantum GIS Development Team, 2011].

Результаты и обсуждение

Особенности использования кабаном водных объектов разных типов.

В период нашего исследования в летнее время 96–98% всех водоёмов Окского заповедника имели следы присутствия кабанов (тропы, купалки, порои). Рассмотрим особенности использования кабаном водных объектов различных типов.

Растительность отмелей рек используется кабаном интенсивно, но в течение короткого времени. На р. Пре максимум роющей деятельности приходится на июль-август (период летней межени и время созревания клубней стрелолиста *Sagittaria sagittifolia* L. (табл. 1), а на р. Оке порои кабана появляются чуть позже – в сентябре. Это, вероятно, связано с действием антропогенного фактора – летом берега

Таблица 1. Динамика интенсивности роющей деятельности кабана на водных объектах разных типов в течение года (по данным 2007 г.)

Типы водоёмов/ мес-яцы года	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
р. Пра и ее затоны						■	■	■				
р. Ока и ее затоны							■	■	■			
Заливаемые понижения поймы Оки	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Старицы Пры							■	■	■			■
Старицы Оки							■	■	■			
	Высокая интенсивность роющей деятельности (сплошные и диффузные порои, более 50% от общей годовой площади нарушений)											
	Средняя интенсивность роющей деятельности (изредка появляются сплошные и диффузные порои, купалки)											
	Низкая интенсивность роющей деятельности (появляются отдельные точечные порои, купалки)											

Оки в пределах охранной зоны заповедника активно посещаются людьми. Громкая музыка и круглосуточное пребывание людей на отмелях, очевидно, отпугивают кабанов и обширные заросли стрелолиста остаются практически нетронутыми до сентября, когда погода начинает «портиться» и отдыхающие покидают берега реки. С началом осеннего подъёма воды кабаны теряют интерес к речным отмелям и до следующего лета используют реки только для переходов.

В августе 2007 г. на 10 км нижнего течения р. Пра было зафиксировано 50 пороев кабанов общей площадью 370 м². Из растений, произрастающих на отмелях реки, кабаны, несомненно, предпочитали *Sagittaria sagittifolia*. Жизненная форма этого растения – клубневой вегетативный однолетник. Кабаны выкапывают клубни, располагающиеся на столонах в земле, на глубине 5–10 см, а листья отбрасывают в сторону, лишь иногда скусывая основание розетки. Для стрелолиста характерно произрастание в условиях постепенного понижения уровня воды в течение вегетативного периода, вплоть до полного обсыхания грунта к концу лета [Кривохарченко, Жмылев, 1996]. Одна розетка стрелолиста производит до 10 клубней. На 0.25 м чистых стрелолистных зарослей на отмели Пры прихо-

дится 14 клубней общим весом 28 г (в затоне Оки – 27 клубней, весом 69 г). Кабаны раскапывали как чистые заросли стрелолиста (10% от общей площади пороев), так и любые растительные сообщества, в которых присутствует примесь этого вида. Чаще всего кабанами раскапывались стрелолисто-ежеголовковые и ежеголовково-стрелолистные группировки (вместе 43% от всех пороев), а также, хвощовые с участием стрелолиста. Глубина пороев колебалась в пределах 5–15 см. При том, что практически все растения в порое бывали выкопаны и отброшены в сторону, при внимательном рассмотрении оказывалось, что съедены лишь клубни стрелолиста, а все остальные растения пострадали «случайно». Порои в растительных сообществах, не содержащих стрелолист, встречались гораздо реже. В 2008 г. нами было обнаружено 15 пороев в зарослях рдеста злакового *Potamogeton gramineus* L. Кабаны выкапывали утолщённые клубнеобразные корневища рдеста, располагающиеся в почве на глубине до 20 см (на площади 0.25 м² – 13 г).

Степень нарушенности растительности рек Пра и Ока вследствие роющей деятельности кабанов (площадь пороев, отнесённая к площади растительности) – в 2007 г. составила соответственно 70 и 30% (табл. 2). Кабанами поедались следующие растения — стрелолист,

Таблица 2. Характеристика использования кабаном растительности водоёмов разных типов

Типы водоёмов	Степень нарушенности [% от площади растительности водоёма]	Число видов растений	Число видов растений, поедаемых кабаном	Типы пороев
р. Ока	30	67	4	точечные, диффузные, сплошные
р. Пра	70	58	4	точечные, диффузные, сплошные
СО1	0.1	29	4	точечные, купалки
СО2	0.1	42	3	точечные, купалки
СО3	0.5	50	3	точечные, купалки
СО4	0.1	55	2	точечные
ПВПО	от 10 до 70	76	15	точечные, диффузные, сплошные, купалки
ПНПО	от 0 до 30	37	11	точечные, диффузные, сплошные, купалки
СП1	от 0.1 до 1	47	11	точечные, купалки
СП2	от 0.5 до 1.7 [20]	70	15	точечные, купалки
СП3	от 1 до 50	89	15	точечные, купалки
СП4	от 1 до 50	40	12	точечные, диффузные, сплошные, купалки
СП4-О	от 1 до 10	59	13	точечные, диффузные, сплошные, купалки
В	от 0 до 1	63	9	точечные

рдест злаковый, поручейник широколистный *Sium latifolium*. L (листья) и частуха подорожниковая *Alisma plantago-aquatica* L. (листья).

Старицы р. Пра, располагающиеся среди дубрав и имеющие хорошие защитные условия, также интенсивно посещаются кабаном. Практически все старицы р. Пра в той или иной степени используются ими для водопоя и купания (принятия грязевых ванн). На их берегах стада кабанов и одиночные животные часто устраивают лёжки, но в кормовом отношении для них наиболее привлекательны хорошо заросшие мелководные водоёмы (СП3, СП4 и некоторые старицы из группы СП2, табл. 2). Такие водоёмы используются кабаном в течение всего года. Степень нарушенности растительности колеблется от 11–12% в наиболее глубоководных из них (оз. Харламово) до 70% в мелководных (оз. Глушица № 4, Кабанье). Основны-

ми растительными сообществами, нарушаемыми кабаном в водоёмах этого типа являются *Equiseto fluviatilis-Sagittarietum sagittifoliae*, *Sagittarietum Caricetum acutae*, *Sagittarietum-Nupharetum luteae*, *Sagittarietum-Sparganietum erecti*, *Sagittarietum sagittifoliae*. Порои отмечались с июля по март. Порои, отмеченные с ноября по март, после того, как было раскопано большинство растительных группировок с участием стрелолиста, носили преимущественно диффузный характер, располагались в сообществах *Equisetetum fluviatilis*, *Rorippeto-Equisetetum fluviatilis*, *Sparganietum erecti-Equisetetum fluviatilis*, *Sagittarietum-Sparganietum erecti*. Кабанов интересовали корневища хвоща приречного *Equisetum fluviatile* L., ежеголовников *Sparganium emersum* Rehmman и *S. erectum* L., молодые побеги омежника водного *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., корневища частухи и побеги

жерушника земноводного *Rorippa amphibia* (L.) Besser.

На слабозаросших старицах (СП1 или промывных СП2) летом кабаны раскапывали сообщества с присутствием стрелолиста (преимущественно *Sagittarieto-Caricetum acutae*). Но из-за незначительного распространения стрелолиста, большого урона растительности кабаны не наносили (степень нарушенности до 1.7%). Зимой на оз. Кривое, Рогастое и Малое Попово были обнаружены неглубокие поковки в полосе осоки и сабельника. На оз. Санкина Лука в конце декабря 2007 г. кабан проделал около 20 «лунок» во льду (толщина льда до 9 см, площадь лунки 0.2–1 м²) на участке, где летом было описано сообщество *Trarpeto-Sparganietum erecti*. Глубина воды в этих местах не превышала 25–30 см. Вероятно, причиной такого поведения послужил замор рыбы. Тем не менее, вокруг лунок было обнаружено немало вынутых из воды корневищ и листьев ежеголовки прямой, обрывков побегов жерушника земноводного, а также, осколков плодов чилима. Подобное поведение кабанов было отмечено в конце декабря и на других водоёмах, подверженных зимнему замору рыбы, но лишь на оз. Санкина Лука кабан продолжал регулярно делать лунки до начала таяния льда.

Еще охотнее, чем старицы р. Пра, кабаны используют заливаемые понижения высокой поймы (ПВПО). Несколько таких понижений располагаются в совмещенной пойме рек Ока и Пра, в окрестностях кордона «Липовая гора». Эти водоёмы отличаются богатством флористического состава и непостоянством уровня воды. Ниже, при рассмотрении роли кабанов в динамике растительности, мы подробно остановимся на водоёмах этого типа.

Водоёмы поймы р. Ока представляют для кабанов меньший интерес. Это связано, отчасти, с их расположением вне заповедника (в охранной зоне). Заливаемые понижения низкой поймы (ПНПО), расположенные в окрестно-

стях села Лакаш (как и оз. Лакаш) вообще не имели следов посещения кабанями, несмотря на обширные заросли стрелолиста и других кормовых растений. Сенокосение, а затем и охота на водоплавающую дичь, очевидно, отпугивают кабанов от этих водоёмов. Старицы Оки (СО1, СО2, СО3, табл.2), находящиеся вдали от населённых пунктов, посещаются кабанями довольно часто, однако зоогенные нарушения составляют не более 0.5% от площади растительности, несмотря на наличие на некоторых из них больших зарослей стрелолиста (оз. Травное, Ватажное). Эти водоёмы сильно заилены, а стрелолист произрастает далеко от берега. Очевидно, кабаны не могут перемещаться по вязкому илу даже при значительном его обсыхании, и вынуждены довольствоваться раскапыванием берегов, незначительно повреждая прибрежно-водную растительность.

Следы посещения кабанями внепойменных озёр отмечались только в наиболее «сухие» годы. Несмотря на твёрдость дна и наличие кормовых растений, эти озёра не пользуются у кабанов популярностью. Возможно, это связано с их расположением среди ольховых и ивовых болот, тогда как летом и осенью наибольшая плотность населения кабанов наблюдалась в пойменных дубравах. На водораздельных озёрах ни разу не было отмечено купалок, что, вероятно, связано с особенностями грунта. Основными кормовыми растениями на водоёмах этого типа были молодые побеги и корневища тростника и рогоза широколистного. Следы пребывания кабанов ни разу не были обнаружены на оз. Святое Лубяницкое, несмотря на наличие кормовых растений – камыша озёрного *Scirpus lacustris* L., рогоза *Typha latifolia* L., стрелолиста.

Таким образом, по интенсивности использования кабанями, водные объекты Окского заповедника можно разделить на несколько групп:

1) Водоёмы, посещаемые кабанями круглогодично, зоогенные нарушения растительного покрова составляют до

50–70% от площади, занятой водной и прибрежно-водной растительностью (ПВПО, ПНПО, СПЗ, СП4).

2) Водоёмы (водотоки), привлекающие кабанов на непродолжительное время (лето-осень), зоогенные нарушения растительного покрова составляют до 50–70% от площади, занятой водной и прибрежно-водной растительностью (реки Пра и Ока).

3) Водоёмы, посещаемые кабаном круглогодично (по берегам имеются тропы и купалки), но нарушения составляют не более 1–2% от площади растительности (СП1, СП2, некоторые старицы Оки).

4) Водоёмы, посещаемые кабаном эпизодически, нарушения составляют менее 1% от площади растительности (внепойменные озёра).

5) Водоёмы, практически не посещаемые кабаном, тропы, купалки и порою отсутствуют (водоёмы в окрестностях п. Лакаш, окружённые сенокосными лугами, оз. Святое Лубяницкое).

Из всех водных и прибрежно-водных растений, в условиях заповедника, при хорошей обеспеченности прочими кормами (урожай желудей 4–5 баллов), кабанов наиболее привлекал стрелолист (клубни). Помимо стрелолиста, кабан поедает манник большой (корневища, листья), чилим (плоды), частуху подорожниковую (листья, корневища), омежник водный (листья), рдесты (*Potamogeton sarmaticus*, *P. x angustifolius*, *P. gramineus*) (корневища), хвощ приречный (побеги, корневища), чистец болотный (корневища), ежеголовку прямую (корневища, почки), тростник (корневища, молодые побеги), рогозы, ирис водный (корневища), поручейник широколистный (листья), сабельник болотный, осоку острую, жерушник земноводный (надземную часть растений). Но все эти растения (кроме стрелолиста, рдестов и чистеца) имели небольшое значение в питании кабана, и, несмотря на хорошую распространённость, употреб-

лялись, в основном, зимой и весной, то есть, после того, как все клубни стрелолиста уже выкопаны. Чистец болотный, в отсутствие стрелолиста, стал в 2008 г. основным кормовым растением на некоторых водоёмах высокой поймы. По данным Д.В. Дубыны в Украине кабан охотно и в большом количестве поедает корневища и почки кувшинки белой и чистобелой, режы, кубышки жёлтой [Дубына, 1982]. Нами не было отмечено ни одного достоверного случая поедания кабаном нимфейных. Также не было отмечено и интереса кабанов к сусаку и камышу озёрному, которые приводятся в литературе в качестве кормовых растений кабанов [Данилкин, 2002].

Роль деятельности кабана в динамике растительности водоёмов.

Далее рассмотрим роющую деятельность кабана в контексте краткосрочной (2006–2012 гг.) динамики растительности озёр в понижениях высокой части совмещённой поймы рек Ока и Пра (ПВПО, наливные озёра: оз. Большие и Малые Сады, Большая Толпега и Дубовое).

Ежегодно, в течение всего ряда наблюдений, лёжки кабанов располагались в непосредственной близости от этих водоёмов или непосредственно на их обсыхающих мелководьях. Тропы, порою и купалки отмечались круглогодично, поскольку весенние и осенние паводки в некоторые годы практически не касались водоёмов высокой поймы. Расположение среди дубрав (что особо привлекает кабанов в годы, урожайные на желуди), заповедность территории, а также отсутствие заливания в половодье приводят к тому, что окрестности кордона «Липовая гора» не пустуют даже в годы депрессии численности кабанов. Так в период наблюдений поголовье кабанов в заповеднике по данным «Летописи природы» изменялось с 114 до 612 особей, но в ближайших окрестностях изучаемых водоёмов практически постоянно держались 1–3 одиноч-

ных секача и стадо, численностью от 5 до 30 особей.

Шестилетние наблюдения за роющей деятельностью кабанов в заливаемых понижениях показали, что её масштабы зависят от уровня весеннего половодья. Не все из изучаемых понижений находятся на одном высотном уровне. Для заполнения водой озёр Большие Сады и Голубые требуется более высокий уровень половодья, чем для озёр Малые Сады и Большая Толпега, поэтому развитие растительности этих водоёмов в один и тот же год может происходить не одинаково. Для примера понижения, заливаемого при наиболее высоких паводках, рассмотрим оз. Большие Сады. Весной 2006 г. водоём соединился с рекой, благодаря чему, водная и прибрежно-водная растительность были хорошо развиты. Летом кабаны устроили лёжки в зарослях тростника и проложили тропы по мелководью. В растительности преобладали такие виды, как *Phragmites australis*, *Glyceria maxima*, *Scirpus lacustris*, *Sparganium emersum*, *S. erectum*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Potamogeton lucens*, *P. x angustifolius*, *P. gramineus*, *P. sarmaticus* и другие. Максимальная глубина водоёма в летнее время составляла 70 см. К осени водоём значительно обмелел, по его периметру появились многочисленные тропы, купалки и порои. По мере схода воды кабанов осваивались всё новые и новые участки понижения. В первую очередь, кабаны перекапывали сообщества, содержащие стрелолист. Также, кабанов интересовали подземные части рдестов и, вероятно, разнообразный животный корм, содержащийся в иле. В октябре 2006 г. озеро обсохло на 70% (и было перекопано кабанов на 50%), но в декабре-январе, до установления снегового покрова, вода прибыла. Весной 2007 г. заливаемые понижения высокой поймы вообще не соединялись с рекой, и, уровень воды в них поднялся лишь за счёт таяния снега. Очень быстро вода стала убывать. Оз. Б. Сады полностью

пересохло уже к середине июня: к этому времени уже нельзя было обнаружить большинства рдестовых сообществ, на их местах виднелся лишь сухой потрескавшийся грунт. Дольше всего вода сохранялась в глубоких прошлогодних пороях и купалках, заросших *Callitriche palustris*. Прибрежно-водные растения (манник большой, ежеголовники, частуха, тростник) были сильно угнетены и пожелтели. После того как прошли дожди, обсохшие участки водоёмов стали интенсивно зарастать частухой, чередой *Bidens tripartita*, омежником и другими растениями. Заросли стрелолиста и рдестов сильно сократились по сравнению с предыдущим годом и располагались на тех 30% площади озера, где осенью 2006 г. оставалась вода, и которые остались нетронуты кабанов. В середине июля 2007 г. и они были выкопаны. Кроме стрелолистных сообществ, были повреждены также густые заросли частухи (*Alismatetum plantago-aquaticae*). К осени растительность оз. Б. Сады уже не привлекала кабанов в пищевом отношении, но до морозов секач использовал для купания лужу, сохранившуюся в центральной части водоёма. Весной 2008 г. кабаны вновь принялись перекапывать обсохшее дно водоёма, но уже в поисках подземных частей манника и обильно разросшегося чистеца болотного *Stachys palustris* L. В последующие годы на дне высохшего оз. Б. Сады сохранялись тропы, ведущие к лёжкам, пороям и купалкам, функционирующим в наиболее низких местах. Даже полностью утратив водное зеркало, оз. Б. Сады сохранило свое значение для кабанов, но уже в качестве сырого луга.

Оз. М. Сады расположено на более низком гипсометрическом уровне, чем предыдущий водоём. В 2006 г. озеро было наполнено водой до краёв и зарастало ряской *Lemna minor* L. и рдестом плавающим, прибрежно-водная зона была практически не развита. К осени уровень воды стал падать, однако кабаны, подходя к воде, не интересовались растительностью. В 2007 г. этот водоём, так же, как и предыдущий, не

Условные обозначения

граница уреза воды (минимальный уровень)



порои кабана



Растительные сообщества

*Butometum umbellati**Caricetum acutae**Glycerietum maximae*

с преобладанием гигро-и мезофитов



с преобладанием гидрофитов (с примесью стрелолиста)

*Sparganietum erecti**Eleocharietum acicularis**Glycerietum maximae*

Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae

*Rorippetum amphibiae**Salvinietum natantis*

Alismateto-Oenanthetum aquaticae



Alismateto-Sparganietum emersi



Alismatetum plantago-aquaticae



Hydroherboso-Sparganietum emersi

*Oenanthetum aquaticae*

Potameto-Alismatetum plantago-aquaticae



Potameto-Sparganietum emersi

*Sagittarietum sagittifoliae*

Hydroherboso-Potametum natantis

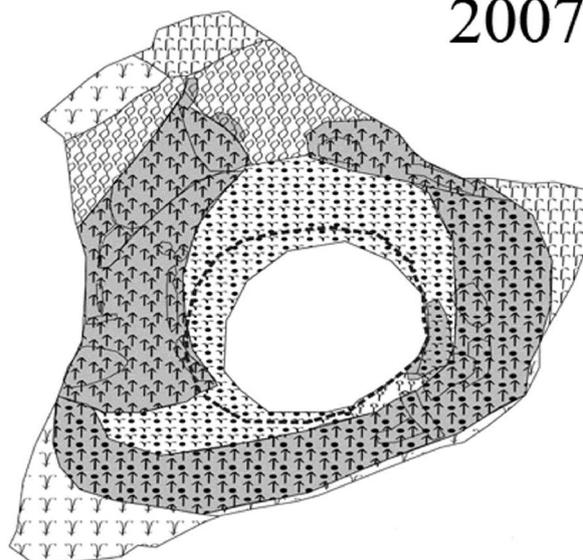


вода, свободная от растительности



вода, свободная от растительности

2007



2008

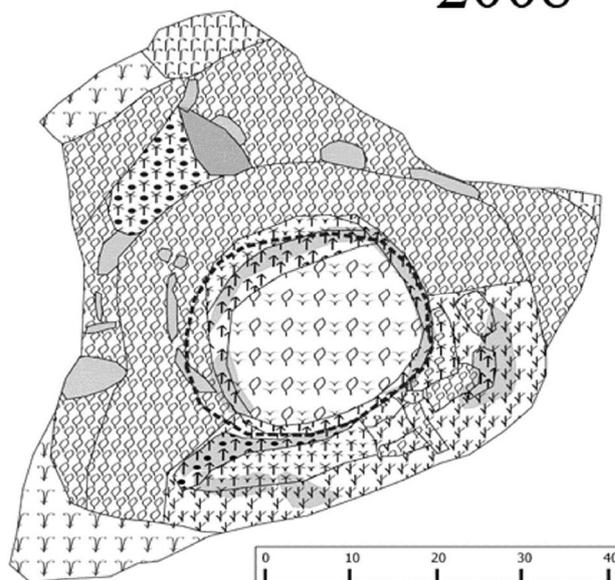


Рис. 2. Схема размещения растительных сообществ и пороев кабана на оз. Малые Сады в 2007 и 2008 гг.

соединялся с разливом, благодаря чему уровень воды всё лето был очень низким. Облик водоёма резко изменился – появились обширные заросли частухи и стрелолиста (рис. 2). С начала лета кабаны активно посещали водоём. Отдельные поеди стрелолиста наблюдались еще в июне: кабаны заходили в воду и выдирали розетки стрелолиста с недоразвитыми клубнями. Однако максимум роящей деятельности пришёлся

на август. В этот год площадь пороев совпала с площадью, занятой сообществами с преобладанием стрелолиста. Порои, в основном, имели диффузный характер, однако были и глубокие порои (глубиной 15–30 см), создающие выраженный зоогенный микрорельеф. До глубокой осени секач использовал купалку в северной части водоёма.

В 2008 г. водоём также не соединялся с рекой, и уровень воды в нём был

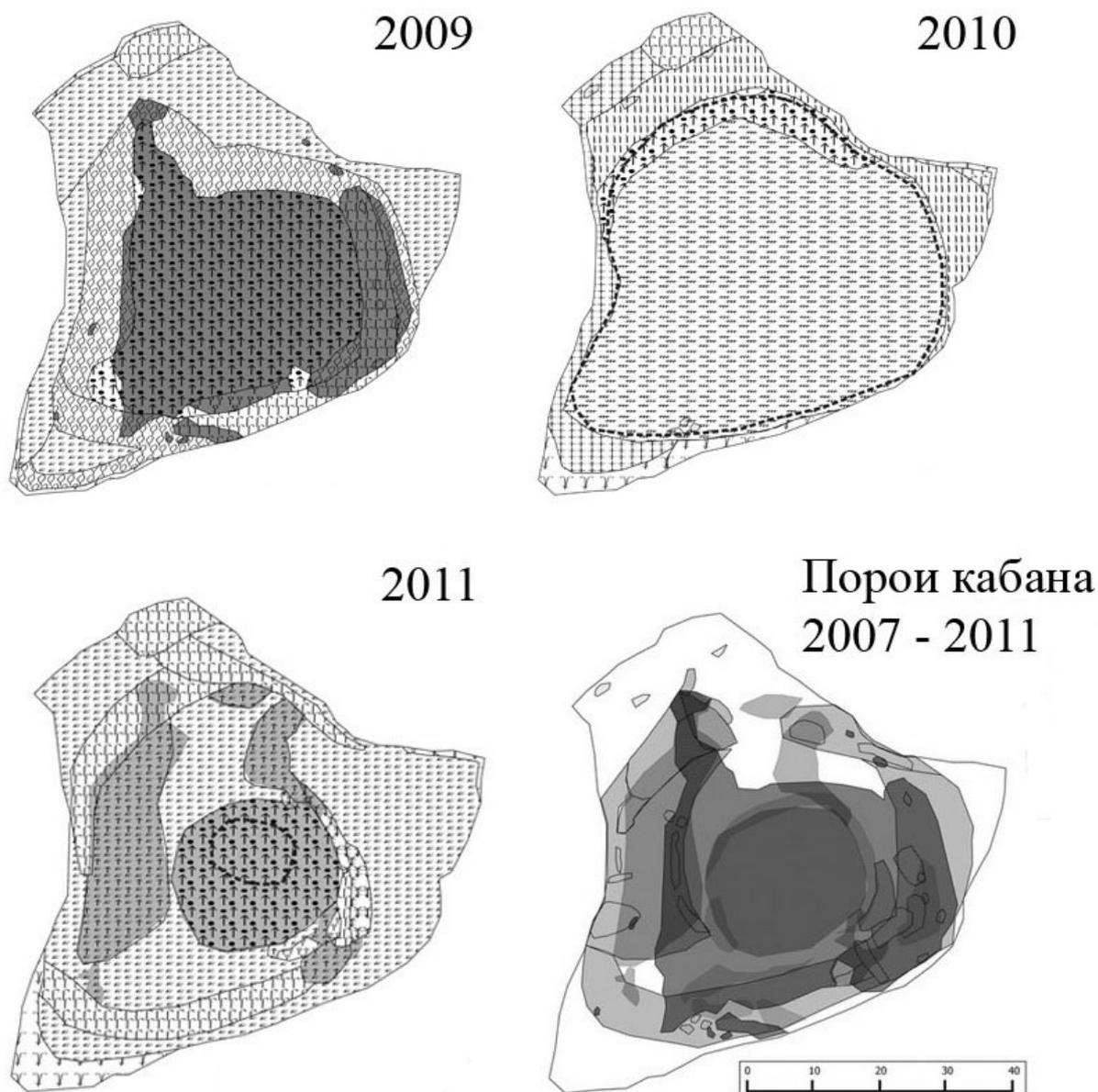


Рис. 3. Схема размещения растительных сообществ и пороев кабана на оз. Малые Сады в 2009, 2010 и 2011 гг. (условные обозначения см. рис. 2).

ещё ниже. Площадь зарослей стрелолиста значительно сократилась, в местах диффузных пороев прошлого года развились густые заросли *Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica* и *Alopecurus aequalis*, на некоторых участках сплошных пороев растительность не сформировалась. Стрелолиственные сообщества протянулись узкой полосой в центре водоёма (где в предыдущий год стояла вода), также стрелолист кое-где возобновился на отвалах старых пороев. Порои 2008 г. снова примерно соответствовали по площади зарослям стрелолиста, и частично совпадали с

прошлогодними пороями, в прежнем месте располагалась и купалка (рис. 2).

В 2009 г. озеро также не соединялось с разливом, однако уровень воды понижался медленно, что дало возможность развиваться сообществу *Hydroherboso-Sagittarietum sagittifoliae* с проективным покрытием стрелолиста 20–30% (рис.3). Порои 2007 г. уже не выделялись по растительности и были заняты, в основном, зарослями частухи и гигрофитов, хотя и сохранили характерный для пороев микрорельеф. К осени водоём обсох полностью, и диффузными пороями оказалась

охвачена площадь, занятая сообществом с присутствием стрелолиста и заросли манника. Купалка в северной части озера использовалась в первую половину лета, пока не высохла и не заросла частухой.

Весной 2010 г. уровень половодья был достаточно высоким и водоём до краёв наполнился водой, которая сходилась медленно. Кабаны посещали водоём, однако не находили на нём ничего интересного – преобладающими видами в этот год были *Eleocharis acicularis* и *Salvinia natans* (рис. 3). Было отмечено несколько точечных пороев и купалок в незатопленной части водоёма. Небольшие заросли гидрофитов с примесью стрелолиста развились в северной части озера, но, вероятно, они остались неосвоенными кабанами из-за высокого уровня воды.

В 2011 г. водоём вновь не соединялся с разливом, и уровень воды был очень низким. Заросли гидрофитов сменились гигрофитами, только в центре озера развились заросли *Hydroherbosa-Sagittarietum sagittifoliae*, с проективным покрытием стрелолиста 20% (рис. 3). Также небольшая (около 5%) примесь стрелолиста отмечалась в сообществах гигрофитов в западной части озера. Заросли манника не возобновились на месте, где были вырыты в 2009 г., но зато заняли прошлогодние местообитания *Eleocharis acicularis*. Также манник в начале лета «затянул» многолетнюю купалку в северной части озера, однако, она вновь была разрыта и углублена во второй половине лета. Порои были отмечены всюду, где наблюдалась хоть малейшая примесь стрелолиста, и имели большей частью диффузный характер.

Таким образом, с 2007 по 2011 г. кабаны перекопали около 70% площади заливаемого понижения (рис. 3). Можно выделить участки наиболее «любимые» кабанами, перекапываемые по много раз, а также – участки вовсе не тронутые роющей деятельностью. К нетронутым участкам мы можем отнести наиболее «сухие» окраины водоёма, заливаемые только в многоводные годы.

Они заняты манниковым и осоковыми сообществами, а в «сухие» годы зарастают гигро- и гигромезофитами. Растительность этих участков наиболее стабильна и её флуктуации зависят, в основном, от уровня воды в водоёме.

Самая глубокая, центральная часть подвергалась воздействию кабанов лишь в наиболее маловодные годы. Практически ежегодно (за исключением лет с высоким уровнем воды) перекапывалось дно юго-восточной и западной частей водоёма. Особо следует отметить консерватизм кабанов в отношении расположения глубоких, многоразовых грязевых ванн (купалок), ежегодно отмечавшихся в одном и том же месте в северной части озера. Сплошные порои имели наибольшую площадь в 2007 г., когда проективное покрытие зарослей стрелолиста было высоким (70%). При более редком расположении розеток порои были, в основном, диффузными. Однако, на количество, площадь и глубину пороев могут влиять и поведенческие факторы: большое стадо кабанов, кормясь и купаясь на озере производит гораздо большее нарушение, чем одиночный секач. Так, на оз. Большая Толпега кабаны из большой семейной группы (около 30 особей) соорудили несколько купалок рядом, при их неоднократном использовании перемесив грунт и разрушив растительный покров на 20% площади водоёма. Оз. М. Сады, в основном, посещалось одиночными особями, что, вероятно, объясняется близостью водоёма к кордону заповедника.

Как мы видим из карто-схем, площадь пороев на водоёме напрямую зависела от площади мелководий, обсохших к концу лета. Более всего наливные водоёмы оказались повреждены кабанами в сухом 2009 г., менее всего – в многоводном 2010 г. (рис. 3). Также, некоторая корреляция прослеживается между площадью нарушений и площадью, занятой стрелолистом ($r=0.64$, $p<0.05$). Однако, первая всегда была значительно больше второй, поскольку растительные группировки с

Таблица 3. Динамика растительности трёх площадок (2 х 2 м) на мелководье оз. Харламово в 2008–2010 гг. Глубина воды летом до 30 см, осенью площадки полностью перекапывались кабаном.

Виды	2008	2009	2010	2008	2009	2010	2008	2009	2010
	Площадка №1			Площадка №2			Площадка №3		
	Проективное покрытие, %								
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	50	70	70	50	50	50	40	30	30
<i>Nuphar lutea</i>	20	–	–	–	–	–	10	10	10
<i>Sparganium emersum</i>	–	–	–	–	–	–	5	–	–

незначительной примесью стрелолиста временами перекапывались кабаном полностью, а также повреждались заросли других кормовых растений – частухи, чистеца болотного, жерушника земноводного. Кроме того, нарушения зарослей не кормовых растений происходило при устройстве купалок и поисках животного корма.

Следует отметить, что заросли стрелолиста в период наблюдений ни разу не возобновлялись в полной мере на прежнем месте на следующий год после перекапывания, несмотря на то, что в отвалах пороев сохранялись семена и некоторое количество клубней растений. Заросли сокращались, и стрелолист входил как примесь в растительные сообщества, располагающиеся на ненарушенных участках. Сомкнутые чистые заросли стрелолиста образовывались только на следующий год после высокого разлива. Совсем иначе реагирует на подобные нарушения растительность регулярно заливаемых пойменных водоёмов и речных отмелей. На следующий год после перекапывания места расположения обширных пороев и купалок уже не выделяются на фоне ненарушенных участков, поскольку во время половодья происходит сглаживание зоогенного микрорельефа дна. Также сохраняет относительную однородность и растительность; заросли возобновляются ежегодно на прежних местах, стрелолист сохраняет доминирующую позицию, несмотря на ежегодное перекапывание. Для примера приведены описания растительности трёх регулярно перекапываемых кабаном площадок, расположенных

на мелководье одной из стариц низкой поймы р. Пра (табл. 3).

Вероятно, положение водоёма в низкой пойме нивелирует влияние роющей деятельности кабана на прибрежно-водную растительность, благодаря стабильной работе полых вод и, соответственно, свободному перемещению диаспор.

Поскольку зоогенный фактор, особенно, в случае водоёмов высокой поймы, действует совместно с гидрологическим (степень зоогенного нарушения зависит от того, заливался ли водоём полыми водами, и, соответственно, от площади обсыхания), трудно отделить действие одного фактора от другого и однозначно оценить степень влияния кабана на динамику растительности наливных водоёмов. Можно лишь констатировать сокращение и изреживание зарослей стрелолиста в местах пороев, возникновение участков, лишённых растительности и изменение микрорельефа дна. Чтобы проиллюстрировать процессы восстановления растительности на пороях, приведём ряд описаний двух наиболее типичных площадок, заложенных на месте зарослей стрелолиста, разрытых кабаном в начале августа 2007 г. (табл. 4.)

В 2008 г. площадка №1 (на сплошном порое глубиной 15–20 см, размером 2 х 2 м) была окружена практически чистыми зарослями частухи, образовавшимися на месте обширного диффузного пороя прошлого года. Площадка имела выраженный зоогенный микрорельеф – пониженная часть, где грунт был снят на глубину 10–20 см, и повышенная часть,

Таблица 4. Динамика растительности двух площадок (2 x 2 м), заложенных на пороях 2007 г.

Виды	2007	2008	2009	2010	2011	2007	2008	2009	2010	2011
	Площадка №1					Площадка №2				
	Проективное покрытие, %									
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	–	10	30	–	5	–	20	5	–	5
<i>Alopecurus aequalis</i>	–	10	10	–	50	–	–	25	–	20
<i>Bidens cernua</i>	–	–	–	–	30	–	–	–	–	50
<i>Bidens tripartita</i>	–	–	+	–	15	–	–	–	–	30
<i>Butomus umbellatus</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Callitriche palustris</i>	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Carex bohemica</i>	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+
<i>Elatine alsinastrum</i>	–	10	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Glyceria maxima</i>	–	–	–	–	+	–	–	50	–	+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	–	–	+	+	–	–	–	–	1	–
<i>Lemna minor</i>	10	10	20	+	–	10	–	10	+	–
<i>Myosotis palustris</i>	–	–	+	–	–	–	–	+	–	–
<i>Oenanthe aquatica</i>	–	–	–	–	–	–	50	–	–	–
<i>Potamogeton natans</i>	10	–	5	–	–	10	–	5	–	–
<i>Rorippa amphibia</i>	–	10	–	–	+	–	–	–	–	+
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	70	5	+	–	+	70	–	–	–	–
<i>Salvinia natans</i>	–	–	–	90	–	–	–	–	90	–
<i>Sparganium emersum</i>	–	10	10	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sparganium erectum</i>	–	–	5	–	–	–	–	–	–	5
<i>Utricularia vulgaris</i>	–	–	–	50	–	–	–	–	50	–

представленная отвалами грунта. В наиболее глубокой части площадки произрастали *Callitriche palustris*, *Elatine alsinastrum* и *Sparganium emersum*, а отвалы занимали такие виды, как *Alisma plantago-aquatica*, появившийся там уже осенью прошлого года *Alopecurus aequalis*, а также несколько розеток *Sagittaria sagittifolia*, развившихся из оставленных кабанами прошлогодних клубней. Стрелолист был вновь выкопан кабанами к середине лета 2008 г. Площадка № 2 располагалась несколько выше по профилю и в 2008 г. густо заросла *Oenanthe aquatica* с примесью *Alisma plantago-aquatica*, в окружении чистых зарослей омежника.

Сплошные порои и купалки (участки полностью очищенные от растительности), в отличие от диффузных пороев и ненарушенных участков, характеризовались большей гетерогенностью растительного состава. Но уже спустя два года порои перестали чётко читаться на фоне окружающей растительности, хотя их ещё можно было обнаружить по обилию *Alopecurus aequalis*, вида, характерного для нарушенных участков. В многоводный 2010 г. все порои оказались под водой и заросли гидрофитами, после чего в «сухом» 2011 г. их растительность уже практически не отличалась от таковой на ненарушенных кабанами обсохших мелководьях.

Поскольку, как мы выяснили, кабаны ежегодно истребляют большую часть зарослей стрелолиста на водоёмах, логично было предположить, что встречаемость и обилие этого вида в настоящее время и в период до повторного вселения кабанов могут различаться. Для выяснения этого вопроса мы воспользовались данными по динамике растительности 10 водоёмов поймы р. Пра, обследованных В.Н. Черновым в 1935–1939 гг. [Чернов, 1940], задолго до появления кабанов на территории заповедника. Для сравнения использовались наши данные по этим же водоёмам за 2004–2010 гг. (к тому времени водоёмы использовались кабаном более 40 лет). Старицы расположены в разных частях поймы и различаются по возрасту и режиму промывания в половодье [Панкова, 2010]. Некоторые из них за прошедшие более чем 70 лет обмелели и заросли (Харламово), другие же – напротив, подверглись «омоложению», благодаря интенсивному промыванию полыми водами (Санкина Лука, Белое).

Анализ встречаемости стрелолиста в разные годы дал неожиданные результаты. Из 10 изученных водоёмов в 1930-е гг. этот вид был обнаружен только в трёх, в виде незначительной примеси в ассоциациях *Glycerietum maximae*, *Hydroherboso-Stratiotetum aloides*, *Sparganietum erecti*, *Lemno-Salvinietum natantis*, а также в виде небольших моновидовых зарослей (табл. 5).

Со времени первого исследования стрелолист широко расселился по водоёмам и в 2004–2010 гг. встречался уже в 9 из 10 стариц (кроме оз. Белого, подвергшегося размыву, приведшему к редукции растительности).

Число ассоциаций, в которых был отмечен этот вид, достигло 10. Если раньше стрелолист отмечался как примесь в сообществах, сложенных гидрофитами и гелофитами, то теперь он активно внедряется в сообщества длиннокорневищных гигрогелофитов, таких, как осока острая и сабельник болотный. Такие изменения могут быть связаны с нарушениями береговой зоны расти-

тельности, производимыми кабаном. Делая многочисленные поковки в густых зарослях осоки, животные создают микроместообитания, благоприятные для поселения таких видов, как стрелолист, без «поддержки» кабаном, не способных конкурировать с осокой на урезе воды.

Заключение

Из всех водных и прибрежно-водных растений, в условиях заповедника, при хорошей обеспеченности прочими кормами (урожай желудей 4–5 баллов), кабаном более всего привлекал стрелолист (клубни).

Наиболее интенсивно кабаны нарушают растительность мелководных зарастающих пойменных водоёмов, не имеющих значительных илистых отложений (СПЗ, СП4, ПНПО, ПВПО), и рек Пра и Ока. Но, при этом, заметную роль в динамике растительности роющая деятельность кабана начинает играть только в водоёмах высокой поймы, не регулярно заливаемых полыми водами. Порои кабана мало влияют на растительность регулярно заливаемых водоёмов, поскольку воды половодья в изобилии переносят диаспоры растений и выравнивают зоогенный рельеф грунта. Влияние кабанов на растительность пересыхающих водоёмов высокой поймы заключается в сокращении и изреживании зарослей стрелолиста, увеличении гетерогенности и мозаичности растительности на местах пороев и образовании незарастающих участков в местах регулярных нарушений (купалки).

Сравнение наших данных с первыми описаниями растительности водоёмов поймы р. Пра [Чернов, 1940] показали, что с появлением кабанов, стрелолист, несмотря на ежегодное выедание его клубней, не только не исчез, но и, наоборот, шире распространился по старицам р. Пра, увеличив встречаемость на уровне водоёмов и растительных ассоциаций. Вероятно, это связано с тем, что нарушение кабаном сомкнутых зарослей доминантов

Таблица 5. Встречаемость стрелолиста в 10 старицах р. Пра в 1935–1938 и 2004–2010 гг.

Название водоёма	Растительные ассоциации	1935–1938	2004–2010
Большое Попово	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	sp	0
	<i>Comaretum palustris</i>	0	sol
Глушица	<i>Caricetum acutae</i>	0	sol
	<i>Eleocharietum palustris</i>	0	cop2
Рогастое	<i>Comaretum palustris</i>	0	sp
	<i>Caricetum acutae</i>	0	sp
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop3
	<i>Sagittarieto-Sparganietum erecti</i>	0	cop2-3
	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1
Санкина Лука	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop2
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop2-3
	<i>Hydroherboso-Stratiotetum aloides</i>	0	sp
Харламово	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop3
	<i>Sagittarieto-Sparganietum emersi</i>	0	cop2
	<i>Sagittarieto-Nupharetum luteae</i>	0	cop2
Белое	<i>Glycerietum maximae</i>	sol	-
Олений Надел	<i>Hydroherboso-Stratiotetum aloides</i>	sol	-
	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1
Смолянка	<i>Sagittarieto-Comaretum palustris</i>	0	cop1
	<i>Hydroherboso-Nupharetum lutea</i>	0	sp
Сундрица	<i>Sparganietum erecti</i>	sol	-
	<i>Lemno-Salvinietum natantis</i>	sol	-
	<i>Caricetum acutae</i>	0	sol-sp
	<i>Comaretum palustris</i>	0	sol-sp
	<i>Sagittarieto-Comaretum palustris</i>	0	cop1
	<i>Sagittarietum sagittifoliae</i>	0	cop2-3
Кривое	<i>Sagittarieto-Caricetum acutae</i>	0	cop1
	<i>Comaretum palustris</i>	0	sp
Число водоёмов со стрелолистом		3	9
Число ассоциаций со стрелолистом		5	10

Примечание: «-» – ассоциация на водоёме не отмечена.

прибрежно-водной зоны растительности создаёт благоприятные условия для внедрения в сообщества таких видов, как *Sagittaria sagittifolia*. В этом случае кабан в результате средообразующей деятельности способствует увеличению численности своего кормового растения, снабжая его подходящими местобитаниями.

К сожалению, по причине доступности для кабанов всех водоёмов заповед-

ника мы не имели возможности сравнивать динамику растительности экологически сходных водоёмов, подверженных и не подверженных зоогенным нарушениям. Для того, чтобы в полной мере оценить роль кабана в динамике водной растительности, очевидно, необходимо проведение опытов с огораживанием водоёмов, по примеру австралийских исследователей [Doupe et al., 2010].

Автор выражает благодарность старшему научному сотруднику Окского заповедника А.Б. Панкову за техническую поддержку при проведении полевых исследований.

Литература

- Антонец Н.В. Особенности роющей деятельности дикого кабана в поемных дубравах лесостепной и степной зон // Заповідна справа в Україні. 1998. Т. 4. Вып. 2. С. 18–24.
- Бородина М.Н. Млекопитающие Окского заповедника: эколого-фаунистический очерк // Труды Окского гос. заповедника. Вологда: Вологодское книжное изд-во. 1960. Вып. 3. С. 3–40.
- Булахов В.Л. Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические свойства почв лесных биоценозов // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана. М.: Наука, 1975. С. 159–161.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высшая школа, 1961. Т. 1. 776 с.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Свиные (Suidae). М.: ГЕОС, 2002. 309 с.
- Дубына Д.В. Кувшинковые Украины. Киев: Наук Думка, 1982. 226 с.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Браславская Т.Ю., Чупаченко В.Г. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов (на примере Нерусско-Деснянского Полесья) // Бюлл. МОИП. 1999. Т. 104. Вып. 6. С. 3–8.
- Козло П.Г., Ставровская Л.А. Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* L.) на травяную растительность // Заповедники Белоруссии. Минск. 1974. Вып. 3. С. 91–99.
- Кириков С.С. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 347 с.
- Кривохарченко И.С., Жмылев П.Ю. Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. М.: Аргус, 1996. Вып. 12. С. 4–21.
- Лебедева Л.С. Экологические особенности кабана Беловежской пуши. // Учёные записки Моск. пед. ин-та им. В.П. Потёмкина. 1936. С. 105–271.
- Летопись природы Окского биосферного государственного заповедника. 2006–2011 гг.
- Майнхардт Х. Моя жизнь среди кабанов / Пер. с нем. М.: Лесная промышленность, 1983. 128 с.
- Окский заповедник: история, люди, природа / Ред. В. П. Иванчев. Рязань, 2005. 449 с.
- Панкова Н.Л. Динамика растительности водоёмов поймы р. Пра // Материалы I(VII) Международной конференции по водным макрофитам «Гидрботаника 2010». Ярославль: Принт Хаус, 2010. С. 242–245.
- Панкова Н.Л. Типология водоёмов Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012а. Вып. 27. С. 285–314.
- Панкова Н.Л. Характеристика и синтаксономический состав высшей водной растительности Окского заповедника // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. Рязань: НП «Голос губернии», 2012б. Вып. 27. С. 265–280.
- Папченков В.Г. Картирование растительности водоёмов и водотоков // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003а. С. 132–137.
- Папченков В.Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности // Гидрботаника: методология, методы. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2003б. С. 126–131.

- Русаков Г.В., Конечный А.Г., Косова А.А. Астраханский заповедник. М: Агропромиздат, 1991. 191 с.
- Русаков О.С., Тимофеева Е.К. Кабан. Л.: ЛГУ, 1984. 206 с.
- Слудский А.А. Кабан: морфология, экология, хозяйственное и эпизоотологическое значение, промысел. Алма-Ата: Изд-во АН Каз. ССР, 1956. 219 с.
- Фадеев Е.В. О динамике северной границы ареала кабана в Восточной Европе // Биологические науки. 1981. № 9. С. 56–64.
- Хахин Г.В., Снеговая И.В., Новикова Н.Н. Воздействие дикого кабана на биоценозы // Фундаментальные исследования. Пенза, 2005. № 10. С. 90–91.
- Чернов В.Н. Геоботанический очерк Окского государственного заповедника // Тр. Окского заповедника. М., 1940. Вып. 1. С. 59–120.
- Arrington D.A., Toth L.A., Koebel J.W. Effects of rooting by feral hogs *Sus scrofa* L. on the structure of a floodplain vegetation assemblage // Wetlands. 1999. 19 (3). P. 535–544.
- Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // Oikos. 2002. 97. P. 153–166.
- Doupe R.G., Mitchell J., Knott M.J., Davis A.M., Lymbery A.J. Efficacy of exclusion fencing to protect ephemeral floodplain lagoon habitats from feral pigs (*Sus scrofa*) // Wetlands Ecology and Management. 2010. 18 (1). P. 69–78.
- Jones, C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos. 1994. 69. P. 373–386.
- Sandom C.J., Hughes J., Macdonald D.W. Rooting for rewilding: quantifying wild boar's *Sus scrofa* rooting rate in the Scottish Highlands // Restoration Ecology. 2013. 21. P. 329–335.
- Quantum GIS Development Team (2011) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project // (<http://qgis.osgeo.org>). Проверено 18.02.2013.

WILD BOAR'S (*SUS SCROFA*) ROLE IN THE VEGETATION DYNAMICS OF WATER BODIES OF OKSKY STATE RESERVE

© 2013 Pankova N.L.

Yugra State University, Khanty-Mansiysk, n.l.pankova@mail.ru

Wild boar (*Sus scrofa*) is a native inhabitant of the southeastern Meschera lowland. However, as a result of human activity, biotic communities evolved for a long time in the absence of this species. When, after a long absence, wild boars reappeared in the Oksky reserve nearly 50 years ago and began to restore a population quickly, the activity of these animals has become a new factor of disturbances. Rooting by wild boar can strongly affect wetland and aquatic vegetation, although the effect of wild boar on freshwater ecosystems has seldom been studied.

We characterized the use of different types of water bodies by wild boars and assessed long-term and short-term changes in vegetation of water reservoirs under the influence of a wild boar at the example of Oksky reserve.

Sagittaria sagittifolia was a species that was most attractive for wild boars of any water and wetland vegetation. A vegetation is most intensively disturbed by the animal at floodplain water bodies without significant muddy sediments and at the Pra and Oka rivers. However, a vegetation dynamics begins to be influenced by wild boar activity only in the waters of the high flood plain that are not regularly flooded by spring waters. This influence is expressed as a reduction and thinning of *Sagittaria sagittifolia* patches, an increase in heterogeneity and patchiness of vegetation on disturbed plots and a formation of naked sites lacking vegetation (in wallows made by the animals).

Comparison of our data with initial descriptions of vegetation in 10 oxbows of the Pra that were made before wild boar introduction showed an increase in the occurrence of *Sagittaria sagittifolia* at the plant associations and water bodies. It is probably due to the fact that a violation of dense thickets of coast dominant plants by boars provides favorable conditions for the invasion of the species such as *Sagittaria sagittifolia*.

Key words: *Sus scrofa*, vegetation dynamics, macrophytes, zoogenic factor, ecosystem engineer, wild boar rooting, wetland disturbance.