

О.И. Евстигнеев, О.В. Солонина

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ ПОРТРЕТ БАРСУКА ЕВРОПЕЙСКОГО



МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ И ЭКОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»



О.И. Евстигнеев, О.В. Солонина

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЙ ПОРТРЕТ БАРСУКА ЕВРОПЕЙСКОГО



Брянск
2020

Евстигнеев О.И., Солонина О.В. Фитоценотический портрет барсука европейского. Брянск: Заповедник «Брянский лес», 2020. 40 с.

Эта брошюра – русский вариант статьи о барсуке, которая опубликована на английском языке: Evstigneev O.I., Solonina O.V. Phytocenotic portrait of the European Badger // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020. Vol. 5. № 1. P. 1–26. – DOI 10.21685/2500-0578-2020-1-3.



RUSSIAN JOURNAL
OF ECOSYSTEM ECOLOGY

Статья на английском языке доступна на сайте – rjee.ru

Ответственный редактор к.б.н. В.Н. Коротков
Дизайн и вёрстка О.В. Екимова

На обложке: барсук европейский.
Рисунок Алексея Субботина.

© О.И. Евстигнеев
© О.В. Солонина
© Государственный заповедник «Брянский лес»

Барсук европейский участвует в создании внутриценотических и межценотических потоков диаспор растений. Об этом свидетельствует присутствие в его рационе видов, принадлежащих к разным сообществам: лесным, луговым, болотным и водным. Барсук перемещает диаспоры растений тремя способами: эндозоохорным, эпизоохорным и синзоохорным. Благодаря этому в потоки диаспор вовлекаются семена максимального числа видов растений с разнообразными приспособлениями к зоохории. Показано, что барсук может перемещать диаспоры в массовом количестве на расстояние до одного километра, а в умеренном – до двух-трех. Трофическая и строительная деятельность барсука увеличивает видовое разнообразие сосудистых растений на поселениях в полтора раза. Благодаря этому животному флора в сообществе становится смешанной. В травяном покрове неморальных лесов начинают содоминировать луговые, черноольховые, борельные и боровые виды. Занимаясь поисками пищи, барсук нарушает почвенный слой и создает мозаику травяного покрова на всем пространстве обитания семьи, которое составляет несколько сотен гектар. Эта гетерогенность состоит из трех вариантов микрогруппировок: 1) с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и многолетников реактивной группы (*Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Lactuca serriola*, *Moehringia trinervia*, *Polygonum convolvulus* и др.); 2) с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы (*Galium odoratum*, *Glechoma hederacea* и *Stellaria holostea*), а также со значительным участием фитоценотически толерантных растений (*Asarum europaeum*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis* и др.); 3) с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa* и *Convallaria majalis*). Эта последовательность микрогруппировок представляет собой микросукцессию. Движущей силой развития группировок выступают конкурентные виды. Они постепенно вытесняют реактивные и толерантные растения. Конкурентные виды могут надолго стать доминантами травяного покрова. Однако использование барсуками территории сообщества по «переложной» системе периодически прерывает эти однонаправленные микросукцессии. Благодаря нарушениям, которые создают барсуки, и циклическим микросукцессиям поддерживается многовидовый состав в травяном покрове лесных сообществ. Приведенные факты свидетельствуют о том, что барсук в ненарушенном биоценотическом покрове был эдификатором

(ключевым видом) в ярусе трав. Однако в последнее время из-за перепромысла и упорного преследования браконьерами барсук превратился в редкое исчезающее животное. Этот зверь перестал быть активным средообразователем в сообществе и практически полностью прекратил перемещать диаспоры растений, которые необходимы для восстановления ценозов.

Ключевые слова: барсук европейский; *Meles meles*; зоохория; видовое разнообразие сообществ; средообразование; смешанная флора; мозаичность травяного покрова; микрогруппировка; микросукцессия; хвойно-широколиственный лес.

ВВЕДЕНИЕ

Выяснение механизмов поддержания биологического разнообразия в природе – основа для разработки методов рационального природопользования. Климатические (ненарушенные) биогеоценозы доагрикультурного времени, которые отличались максимальным видовым разнообразием, являются идеальными объектами для выявления этих механизмов. Однако в настоящее время из-за многовековой деятельности человека ненарушенные ценозы на территории Европы не сохранились [1, 2]. По этой причине важная задача экологии – реконструкция климатической структуры отдельных сообществ и всего биогеоценозического покрова. Возможный путь такой реконструкции – выяснение механизмов поддержания биологического разнообразия в связи с жизнедеятельностью популяций сохранившихся эдификаторов [3, 4]. Одним из эдификаторов в лесной зоне центральной России был барсук европейский (*Meles meles* Linnaeus, 1758), который в последнее время из-за перепромысла и браконьерства стал чрезвычайно редким [5].

Цель работы – проанализировать роль барсука в формировании и поддержании структурного и видового разнообразия растительного покрова.

ОБЪЕКТЫ, РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ

В центре внимания статьи – барсук европейский (рис. 1) и его влияние на растительность. Исследования проводили в заповеднике «Брянский лес» и на прилегающей территории. Здесь известно 13 жилых и заброшенных поселений¹ этого животного [6]. Барсук внесен в Красную книгу Брянской области, как сокращающийся в численности вид [5]. Этот хищник – лесной зверь, однако встречается он и в нелесной местности. Барсук всеяден: в состав корма входят животные и растения [7].

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Основные исследования проведены на юго-востоке Брянской области в Неруссо-Деснянском полесье. По ботанико-географическому районированию этот физико-географический район относится к зоне северных широколиственных лесов с небольшим участием ели, которые принадлежат к Полесской подпровинции Восточно-европейской провинции Европейской широколиственно-лесной области [15]. Дополнительно эдификаторные свойства барсука изучали на территории двух памятников природы. Первый расположен в пределах Погарского ополья, а второй – в Комаричско-Севском физико-географическом районе. Ботанико-географическая характеристика этих памятников была дана ранее [16]. Все места исследования с зоогеографической точки зрения входят в центрально-русский район провинции смешанных лесов бореально-лесной подобласти Палеарктической области [17].

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На поселениях барсуков было сделано две группы геоботанических описаний. В первой группе на каждом поселении закладывали прямоугольные площадки по 100 м². Одновременно за пределами

¹ Вслед за Ю. С. Лобачевым [8] под поселением мы понимаем одну нору или группу нор, которые заняты одиноким барсуком или его семьей. Синонимы этого понятия – «городок» [9], «барсучник» [10], «колония» [11], «норник» [12]. Крупные поселения иногда называют «городами» [13].



Рис. 1. Объект исследования – барсук европейский (*Meles meles* Linnaeus, 1758). Рисунок Алексея Субботина [14] выполнен простым карандашом

поселения описывали контрольную пробу, где воздействие хищника было минимально. В обоих случаях давали характеристику трем ярусам леса: древостою, подросту и подлеску, травяному покрову. Было выполнено по 9 описаний на поселениях и на контроле. До закладки площадок второй группы описаний провели предварительную типизацию мозаичности травяного покрова вокруг поселений по степени нарушения его барсуками. При этом было выделено три варианта мозаики. К первому варианту были отнесены пятна с нарушением травяного покрова от 90 до 100 %, ко второму – от 40 до 90 %, а к третьему – от 1 до 40 %. Используя эту градацию нарушений, составили карту травяного покрова вокруг поселения барсуков при помощи GPS-навигатора и геоинформационной системы MapInfo. В каждом варианте мозаики травяного покрова закладывали прямоугольные площадки размером 1 м². Всего на метровых площадках выполнили 56 описаний: 14 – в первом варианте пятен, по 21 – во втором и третьем. Во всех группах геоботанических описаний оценивали участие видов по шкале Ж. Браун-Бланке [18]. Встречаемость видов в сообществе выражали баллами с равными классами: I классу соответствует встречаемость от 1 до 20 %, II классу – от 21 до 40 %, III классу – от 41 до 60 %, IV классу – от 61 до 80 %, а V классу – от 81 до 100 %. Латинские названия видов даны по П. Ф. Маевскому [19].

Геоботанические описания использовали для оценки разнообразия сообществ: видового богатства сосудистыми растениями, видовой насыщенности, распределения видов по эколого-ценотическим группам и типам популяционной стратегии. Видовое богатство – это число видов в одном варианте сообществ. Этот показатель определяли как суммарное число видов на всех площадках, которое относится к одному варианту ценозов. Видовая насыщенность – среднее арифметическое число видов на площадках фиксированного размера, полученное из всех описаний одного варианта сообществ [20]. Под эколого-ценотическими группами (ЭЦГ), в соответствии с представлениями А. А. Ниценко, понимали крупные группы экологически близких видов, которые в своем генезисе связаны с разными типами сообществ [21]. При этом использовали классификацию видов по ЭЦГ, разработанную для Европейской России, и доступную на сайте Института математических проблем биологии РАН (URL: <http://www.impb.ru/index.php?id=div/lce/ecg>) [22]. Под популяционной стратегией растений, или типом поведения, подразумевали потенциальную способность видов господствовать или занимать подчиненное положение в сообществе, которая выработалась в результате длительной эволюции в доагрикультурных

климаксовых ценозах [23]. Для отнесения видов к тому или иному типу стратегии использовали классификацию О. В. Смирновой [24]. В работе соотношение числа видов по ЭЦГ и типам стратегии определяли по списку всех видов, встреченных в одном варианте сообществ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всеядность – это особенность барсука, которая значима для растительного покрова в двух аспектах. Во-первых, поедая диаспоры² растений, этот зверь распространяет зачатки, которые необходимы для сукцессионного развития сообществ. Во-вторых, в поисках мелких животных, а также подземных частей растений, барсук перекапывает верхние слои почвы и создает мозаичность в травяном покрове, постоянное формирование которой необходимо для поддержания видового разнообразия ценозов.

БАРСУК И СОСТАВ РАСТИТЕЛЬНЫХ КОРМОВ

Сведения о видовом составе растений, которыми питается барсук, важны для изучения сукцессий в растительном покрове. Это связано с тем, что вместе с растениями барсук поглощает их диаспоры и переносит на некоторое расстояние. Одновременно выяснение состава растительной пищи позволяет выявить местообитания барсука с наиболее оптимальным сочетанием сообществ.

Анализ литературы показал, что в рационе барсука представлено более семидесяти видов сосудистых растений природной флоры (табл. 1). Большая часть относится к лесным – 60 %. Не случайно зоолог П. Б. Юргенсон подчеркивает лесные черты барсука: из органов чувств лучше всего развиты обоняние, слух и осязание; как многие лесные хищники он близорук, но превосходно видит на небольшом расстоянии [29]. Детальный анализ корма выявил, что в составе лесных растений есть как неморальные, так и бореальные виды. Примеры неморальных растений – *Cerasus avium*, *Convallaria majalis*, *Cornus sanguinea*, *Euonymus europaea*, *Malus sylvestris*, *Viburnum opulus*, *Padus avium*, *Sambucus nigra* и др. Примеры бореальных растений – *Frangula*

² Диаспора (зачаток) – часть растения, которая обеспечивает воспроизведение, размножение и расселение вида [25, 26]. Диаспоры могут быть представлены семенами, плодами, соплодиями, вегетативными зачатками и другими частями растения [27, 28].

alnus, *Rubus idaeus*, *R. nessensis*, *R. saxatilis*, *Sorbus aucuparia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др. Это указывает на то, что барсук изначально – обитатель смешанных хвойно-широколиственных лесов. Согласно современным геоботаническим представлениям, чистые хвойные и широколиственные леса произошли от хвойно-широколиственных сообществ в результате деятельности человека [1, 30]. Следует особо подчеркнуть, что в корме отмечена существенная доля луговых видов – 26 %. Присутствуют также растения черноольховой, сфагновой и водной свиты, их совокупное участие – 14 %³ (табл. 1). Это свидетельствует о том, что к важным местообитаниям барсука, помимо хвойно-широколиственных лесов, относятся поляны, сухие и влажные луга, низинные и верховые болота, а также водные сообщества. Недаром зоологи пишут, что оптимальный биотоп барсука – мозаичный растительный покров, в котором леса разного типа чередуются с лугами, полянами, опушками, болотами и поймами ручьев [7, 31]. В настоящее время поляны и луга среди леса создаются и поддерживаются человеком, а в доагрикультурное время они формировались под воздействием трофической и топической деятельности крупных стадных копытных, которые в большом количестве населяли хвойно-широколиственные леса [1].

Состав растительных кормов показывает, что барсук участвует в создании как внутриценотических, так и межценотических потоков диаспор. Об этом свидетельствует присутствие в его рационе растений, принадлежащих к разным типам сообществ: лесным, луговым, болотным и водным (табл. 1). Внутриценотические потоки диаспор – это перемещение зачатков в пределах одного сообщества. Например, в границах хвойно-широколиственного леса. Эти потоки нужны для сохранения популяций растений внутри сообщества, для поддержания видового разнообразия ценоза, а также для обеспечения внутриценотических сукцессий семенами. Межценотические потоки диаспор – это перемещение зачатков между сообществами. Эти потоки необходимы для смены ценозов, принадлежащих к разным типам. Примеры таких смен: 1) зарастание луга лесом; 2) смена сосняка на хвойно-широколиственный лес; 3) преобразование теневого широколиственного леса с неморальным составом травяного покрова под воздействием сенокосения и выпаса, а также крупных диких животных (в т. ч. барсука), в светлый парковый лес с большим участием луговых видов и других эколого-ценотических групп растений.

³ Проценты рассчитаны от природной флоры (72 вида – 100 %). Культурные и адвентивные растения из расчета исключены (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав растительных кормов барсука европейского
в лесах Восточной Европы

Эколого-ценотические группы		Вид или род растений
Лесные (43)	Неморальные (31)	<i>Acer platanoides</i> L., <i>Acer pseudoplatanus</i> L., <i>Allium ursinum</i> L., <i>Betula pendula</i> Roth, <i>Carex pilosa</i> Scop., <i>Carpinus betulus</i> L., <i>Cerasus avium</i> (L.) Moench, <i>Convallaria majalis</i> L., <i>Cornus sanguinea</i> L., <i>Corydalis solida</i> (L.) Clairv., <i>Corylus avellana</i> L., <i>Dentaria quinquefolia</i> Bieb., <i>Euonymus europaea</i> L., <i>E. verrucosa</i> L., <i>Fagus sylvatica</i> L., <i>Festuca</i> sp., <i>Fraxinus excelsior</i> L., <i>Gagea lutea</i> (L.) Ker-Grawl., <i>Galathus nivalis</i> L., <i>Lilium martagon</i> L., <i>Luzula sylvatica</i> (Huds.) Gaudin, <i>Malus sylvestris</i> L., <i>Mercurialis perennis</i> L., <i>Padus avium</i> Mill., <i>Populus tremula</i> L., <i>Pyrus communis</i> L., <i>Quercus robur</i> L., <i>Sambucus nigra</i> L., <i>Taxus baccata</i> L., <i>Tilia</i> sp., <i>Viburnum opulus</i> L.
	Бореальные; боровые (12)	<i>Cornus alba</i> L., <i>Frangula alnus</i> Mill., <i>Juniperus communis</i> L., <i>Picea abies</i> (L.) Karst., <i>Pinus sibirica</i> Du Tour, <i>P. sylvestris</i> L., <i>Rubus idaeus</i> L., <i>R. nessensis</i> W. Hall, <i>R. saxatilis</i> L., <i>Sorbus aucuparia</i> L., <i>Vaccinium myrtillus</i> L., <i>V. vitis-idaea</i> L.
Черноольховые, сфагновых болот, водные (10)	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn., <i>Lemna minor</i> L. s.l., <i>L. trisulca</i> L., <i>Oxycoccus palustris</i> Pers., <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud., <i>Potamogeton</i> sp., <i>Ribes</i> sp., <i>Salix</i> sp., <i>Typha</i> sp., <i>Urtica dioica</i> L.	
Луговые, опушечные (19)	<i>Allium</i> sp., <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik., <i>Cerasus fruticosa</i> Pall., <i>Cirsium</i> sp., <i>Crataegus</i> sp., <i>Crocus heuffelianum</i> Herb., <i>Equisetum</i> sp., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>F. viridis</i> (Duch.) Weston, <i>Hedysarum</i> sp., <i>Lamium album</i> L., <i>Potentilla anserina</i> L., <i>Prunus spinosa</i> L., <i>Ranunculus</i> sp., <i>Rhamnus cathartica</i> L., <i>Rubus caesius</i> L., <i>Rosa canina</i> L., <i>Trifolium</i> sp., <i>Tulipa</i> sp.	
Культурные, адвентивные (28)	<i>Amelanchier</i> sp., <i>Armeniaca vulgaris</i> Willd., <i>Avena sativa</i> L. s. l., <i>Beta vulgaris</i> L., <i>Castanea sativa</i> Mill., <i>Cerasus vulgaris</i> Mill., <i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. et Nakai, <i>Cucumis sativus</i> L., <i>C. melo</i> L., <i>Cucurbita pepo</i> L., <i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Roehl., <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench, <i>Helianthus annuus</i> L., <i>Hordeum</i> sp., <i>Juglas regia</i> L., <i>Malus domestica</i> Borkh., <i>Medicago sativa</i> L., <i>Onobrychis viciifolia</i> Scop., <i>Panicum miliaceum</i> L., <i>Prunus cerasifera</i> Ehrh., <i>P. domestica</i> L., <i>Secale cereal</i> L., <i>Solanum lycopersicum</i> L., <i>S. tuberosum</i> L., <i>Spirea</i> sp., <i>Triticum</i> sp., <i>Vitis vinifera</i> L., <i>Zea mays</i> L.	

Источники информации: [7, 8, 32–52]

Примечание. В скобках указано число видов растений

БАРСУК И ЗООХОРИЯ

Для понимания развития лесных сообществ необходимы сведения о характере перемещения зачатков растений разными видами животных. Анализ литературы показал, что барсук вовлекает семена растений в потоки диаспор тремя способами: эндозоохорным, эпизоохорным и синзоохорным.

Эндозоохория – распространение диаспор, прошедших через пищеварительный тракт животных, а затем выброшенных с погадками или с пометом [27, 28, 53]. Сочные плоды *Cerasus avium*, *C. fruticosa*, *Fragaria vesca*, *F. viridis*, *Malus sylvestris*, *Prunus spinosa*, *Pyrus communis*, *Rubus caesius*, *R. idaeus*, *R. saxatilis*, *Vaccinium myrtillus* и других видов служат нажировочным кормом для барсука [34, 45]. Характер эндозоохорного перемещения семян зависит от сезона. Например, в начале лета в уборных барсука отмечается большое число семян черешни [34, 37], в середине лета – малины, костяники, черники и земляники [42, 47, 54], в конце лета – куманики, яблони и груши [34, 44], а осенью в туалетах нередко семена брусники и клюквы [44, 50]. О фактическом участии барсука в распространении диаспор растений можно судить по следующим цифрам. В одной кучке экскрементов этого хищника зоологи насчитали 2,3 тыс. семян черники [51], а в другой – 5,0 тыс. орешков земляники [55]. Барсук, потребляя зеленые части растений, попутно поедает множество сухих плодов и семян. Диаспоры растений могут участвовать в формировании сообществ только при условии, если они остаются живыми после прохождения через пищеварительный тракт животного. Исследования Б. В. Образцова показали, что жизнеспособность семян груши, прошедших через пищеварительную систему барсука, составляет 60 %, яблони – 83 %, а терна – 100 % [56]. Эти цифры сопоставимы с жизнеспособностью семян, которые прошли через пищеварительный тракт других хищников – медведя, волка и лисицы. Кроме того, зоологи отмечают, что барсук часто оставляет экскременты в специально выкопанных ямках или в покопках, сделанных ранее в поисках беспозвоночных (рис. 2, А, Б). Эти уборные после заполнения животные обычно зарывают [8, 49]. Такое поведение барсука при дефекации, несомненно, способствует лучшему прорастанию семян: почва удобряется, а диаспоры защищаются от высыхания.

Эпизоохория – распространение диаспор, прицепившихся или прилипших к телу животного [27, 28, 53]. В этом случае животные лишь пассивно переносят семена на теле, без пользы для себя. Среди растений, обнаруженных на поселениях, и у которых выражена специализация диаспор к эпизоохории, относятся, например: *Arctium lappa* [44], *Geum urbanum*, *Leonurus quinquelobatus* (табл. 6), *Cirsium* sp.,

Carduus sp., *Galeopsis ladanum* L., *G. tetrahit* L. [57]. У гравилата прицепками служат видоизмененные стилодии орешков, у пустырника и пикульников – шиловидные зубцы чашечки, у лопуха, бодяка и чертополоха – колючая и цепкая паутинистая обертка. Часть семян,

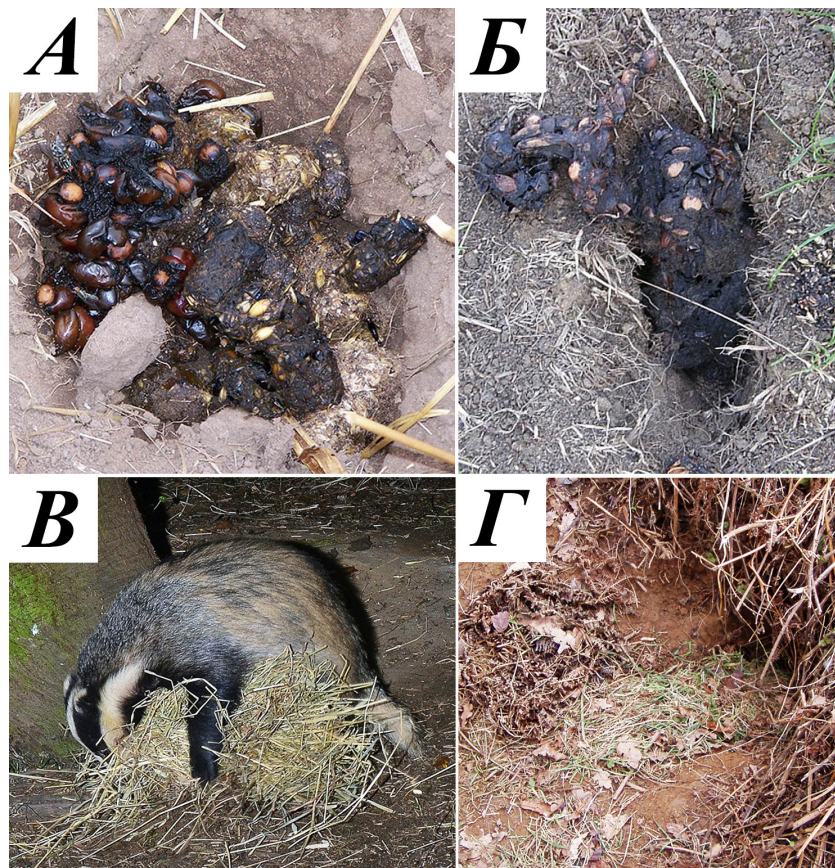


Рис. 2. Примеры перемещения диаспор растений барсуком европейским: А, Б – уборные в виде ямок, заполненные экскрементами, которые содержат зерновки злаков и остатки сочных костянок из рода *Cerasus* (эндозоохория); В – заготовка травы из злаков вместе с их диаспорами для выстилки гнездовой камеры (синзоохория); Г – сушка и проветривание травы около норы. Источники фотографий: А – URL: <https://www.mammal.org.uk/species-hub/full-species-hub/discover-mammals/species-badger>; Б – URL: <https://www.badgerwatcher.com/>; В, Г – URL: <https://www.wildlifeonline.me.uk/animals/article/european-badger-setts>

особенно мелких, барсук переносит вместе с сырой почвой, которая прилипает к шерсти и лапам. Важный момент в поведении барсука для эпизоохории – чистка меха от прицепившихся семян и прилипшей грязи. Животное ухаживает за шерстью ежедневно, как правило, на площадке около норы. Наблюдения показали, что одна чистка может длиться до 40 минут. Иногда к процедуре подключается сородич, который помогает вычистить мех в малодоступных местах [50].

Синзоохория – распространение диаспор, связанное с перемещением их животными с целью запасания в кладовых или поедания в гнездах или на кузницах [27, 28, 53]. Барсук не запасает корм. Однако он заготавливает траву для выстилки гнездовой камеры, а также делает из них пробки для затыкания норы во время зимнего сна (рис. 2, В, Г). Собирая траву, барсук скатывает из нее клубки диаметром 20–35 см, а затем перемещает их к норе, где возле входа в течение нескольких дней просушивает на солнце [49, 58]. Часть семян и других диаспор высыпается из сухого клубка и, попадая на рыхлую почву, выброшенную из нор, прорастает. Зоологи в составе клубка обнаружили *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Mercurialis perennis*, *Scilla* sp., а также виды сем. *Poaceae* [57]. Эти же авторы предполагают, что таким путем на поселениях могли появиться *Carduus* sp., *Rumex* sp., *Lamium purpureum* L., *Galeopsis ladanum*, *Melandrium dioicum* (L.) Cosson et Germ. В этом случае растениям не обязательно иметь приспособления к зоохории. Материал для клубка барсуки собирают чаще в 10–30 м от норы, иногда в радиусе 50 м. Известен случай, когда звери делали клубки в 230 м от городка. Отмечен эпизод использования барсуками соломы для подстилки, которая лежала на поле в 300 м от поселения [47, 49]. Масса гнездовой выстилки может достигать 5 кг [7, 9, 58].

Перемещая семена разными способами, барсук может вовлекать в потоки диаспор максимальное число видов растений с всевозможными приспособлениями к зоохории и даже без них (например, перекатывая клубки травы с семенами). Все это свидетельствует о том, что барсук – активный участник сукцессий в растительном покрове.

БАРСУК И ДАЛЬНОСТЬ РАЗНОСА ДИАСПОР РАСТЕНИЙ

Для изучения сукцессий и прогнозов развития лесных сообществ необходимы сведения о дальности перемещения диаспор растений разными агентами, в т. ч. барсуками [1, 59, 60]. Дальность перемещения диаспор растений можно оценить через размеры (радиус) участков обитания животных [61, 62]. Зоологи в пределах семейного участка обитания барсука выделяют две области [11, 33, 63].

К первой области относится территория, где обнаружено наибольшее число следов жизнедеятельности этого зверька. Видимо, данная зона максимально близка по площади к суточному участку обитания одного животного [64]. Вполне допустимо, что в пределах этой зоны диаспоры растений перемещаются барсуком в наибольшем количестве. Это связано с тем, что основная масса пищи, а вместе с ней и зачатков, проходит через пищеварительный тракт хищников, в т. ч. барсука, в первые сутки [56, 65, 66]. Можно предположить, что дальность разноса диаспор растений этим зверьком в массовом количестве будет соответствовать радиусу суточного участка, который составляет 1,0–1,5 км (табл. 2).

Таблица 2

Радиус семейного участка барсука европейского

Радиус семейного участка, где обнаружено наибольшее число следов жизнедеятельности барсука, м	Диапазон радиуса семейного участка, где обнаружено относительно небольшое число следов жизнедеятельности барсука, м	Источники информации
500–1500	1500–3000	[37]
900–1100	1100–3000	[49]
750–960	960–2300	[64]
520–710	710–1020	[67]
500–700	700–2000	[63]
300–700	700–1500	[68]
250–500	500–3000	[33]

Вторая область – это весь семейный участок, который эксплуатируется животными с момента выхода из норы после зимней спячки и до следующего залегания на зимовку. Можно ожидать, что в пределах семейного участка диаспоры растений перемещаются в умеренном количестве. Это связано с тем, что относительно небольшая часть семян может попасть за пределы суточного участка, если задержится в пищеварительном тракте животного на несколько суток. Известно, что пища, в т. ч. зачатки растений, особенно мелкие, могут оставаться в трофической системе барсука до пяти дней [65]. В этом случае дальность перемещения диаспор этим животным близка к радиусу всего семейного участка, который составляет 2–3 км (табл. 2). Прямые наблюдения подтверждают эти предположения: экскременты барсука, состоящие из овса, обнаружили на поселении, которое находилось

в 3,5 км от ближайшего овсяного поля [47]; в норе были обнаружены остатки алычи (*Prunus cerasifera*), которую зверек подобрал в саду, находящемся на расстоянии более одного километра [39].

Дальность перемещения диаспор растений барсуком сопоставима с таковой у крупных млекопитающих – медведя, косули, лося и зубра [61]. Если животные с относительно небольшими участками обитания (например, белка обыкновенная, желтогорлая мышь, сойка) создают главным образом внутриценотические потоки диаспор, то млекопитающие с крупными участками, к которым относится и барсук, организуют преимущественно межценотические потоки диаспор, которые необходимы для формирования смешанной флоры сообществ и для сукцессионных преобразований ценозов [62, 69].

БАРСУК И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ

Размещение барсука в заповеднике «Брянский лес» и в его окружении показывает, что поселения в настоящее время расположены в сообществах с преобладанием неморальных видов⁴. Эти ценозы представлены широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, а также осинниками. Древостой в местах обитания барсуков формируют преимущественно *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata* Mill., *Populus tremula*. В подросте, помимо видов яруса деревьев, отмечены *Ulmus glabra* Huds. и *Malus sylvestris*, а среди кустарников – *Cornus sanguinea*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*. В травяном покрове доминируют *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Mercurialis perennis*, *Glechoma hederacea*, *Lamium maculatum* (L.) L., *Stellaria holostea*. К ним примешиваются *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum* Huds., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Pulmonaria obscura*, *Viola mirabilis* и др. Неморальные леса, как правило, представлены на территории песчаных местностей, которые включают суглинистый материал. В пределах этих местностей барсук выбирает гривы, склоны которых удобны для рытья нор. Зоологи показали, что в жилых норах гнездовая камера (логово, котел) для зимнего сна, а также для рождения щенков, строится преимущественно в песке под сводами из суглинка. Суглинок придает прочность норе и представляет собой водонепроницаемый потолок над жилой камерой, а песок, в котором легко рыться, обладая плохой теплопроводностью, создает благоприятный температурный режим и обеспечивает хороший дренаж в случае попадания воды в нору [9].

⁴ Считается, что неморальный флористический комплекс объединяет виды, ареал и история которых связаны с европейскими широколиственными лесами [70].

Общеизвестна большая привязанность барсука к обжитой норе. А. Н. Формозов подчеркивает, что «этот зверь настойчиво придерживается своих однажды облюбленных мест» [71]. Г. Н. Лихачев пишет, что такое тяготение к старым городкам – следствие редкости мест в природе, где могут быть вырыты постоянно обитаемые норы [9]. Если барсук нашел необходимые условия для устройства жилища, то он покидает свой дом лишь после упорного преследования браконьерами и всегда стремится вновь вернуться в свое старое убежище. Постоянные норы, которые используются для зимнего сна, а также для рождения и выкармливания потомства, существуют сотни и даже тысячи лет [72]. В результате поселения барсуков постепенно превращаются в крупные городки, а затем – в городища, площадь которых достигает значительных размеров. Например, в Окском заповеднике выявлен барсучник на территории 2 500 м² [73], в Брянской области найден городок размером 3 800 м² [74], а в Англии обнаружили городище площадью 17 500 м² [75]. В первом случае исследователи насчитали 31 входное отверстие, во втором – 17, а в третьем – 178.



Рис. 3. Следы жизнедеятельности барсука европейского на стволах древесных растений. Слева – кора клена ложноплатанового (*Acer pseudoplatanus* L.), ободранная ранней весной для добычи сладкого сока. Справа – поврежденная кора бузины (*Sambucus* sp.) с множеством глубоких царапин от когтей барсука [52, 76]

При таком длительном использовании территории в растительном покрове поселений постепенно накапливаются изменения (аккумулятивный эффект): меняется структура древостоя, подрост и подлеска, а также преобразуется видовой состав травяного покрова. На старых поселениях барсуков сомкнутость древостоя снижается до 20 % и меньше. Это связано с тем, что взрослые деревья понемногу вываливаются и не сменяются молодыми. Единичный подрост, сохранившийся на городках, отличается низкой жизненностью, поскольку кора его стволиков ободрана и повреждена барсуками, которые лакомятся сладким соком и питательным лубом [57]. Недаром в желудке и в экскрементах этого зверя встречается кора древесных растений [44, 52]. Часто на стволах кустарников и подростка деревьев можно увидеть множество глубоких царапин, оставленных барсуком от заточки когтей (рис. 3). Одновременно это животное препятствует приживанию деревьев и кустарников, выедавая их опавшие плоды и проросшие сеянцы [33, 34, 58]. Не случайно на поселениях этого хищника мы не обнаружили всходов лещины обыкновенной, бересклета бородавчатого и вяза

Таблица 3

Число видов сосудистых растений в ярусе трав на поселениях барсуков и на контроле

Номер поселения	Характер поселения	Число видов	
		Поселение	Контроль
1	Жилое	42	31
2	Жилое	41	23
3	Жилое	37	20
4	Жилое	33	17
5	Жилое	33	14
6	Нежилое	25	15
7	Нежилое	25	15
8	Нежилое	21	20
9	Нежилое	21	16
Видовая насыщенность, $M \pm t_M$		30,9 ± 2,73	19,0 ± 1,80
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)		6,0 (p = 0,0026)	
Видовое богатство		79	53

Примечание. M – среднее арифметическое, t_M – ошибка среднего арифметического, p – уровень значимости отличий видовой насыщенности, существенные отличия отмечены полужирным шрифтом. Видовая насыщенность – среднее число видов на 9 площадках по 100 м². Видовое богатство – суммарное число видов на всех 9 площадках по 100 м².

шершавого, хотя рядом росли плодоносящие особи этих видов, а численность проростков клена остролистного и ясеня обыкновенного была на четверть меньше, чем за пределами городка.

В результате такого воздействия древостой постепенно редет, подрост исчезает, а освещенность на уровне травяного покрова становится выше, чем в окружающем лесу. Это способствует внедрению в темные неморальные леса светолюбивых растений. Их диаспоры постоянно заносят барсуки. Благодаря деятельности этих животных видовая насыщенность и видовое богатство сосудистых растений на поселениях достоверно выше, чем за пределами городков (табл. 3). Показатели разнообразия возрастают в основном за счет луговых видов, занесенных сюда с открытых солнечных мест: опушек, полей и лугов. К луговым растениям относятся: *Achillea millefolium*, *Anthriscus sylvestris*, *Carex echinata* Murr., *Chelidonium majus*, *Chenopodium album* L., *Clinopodium vulgare*, *Erigeron annuus* (L.) Pers., *E. canadensis* L., *Equisetum pratense* Erhh., *Fragaria vesca*, *Galium mollugo* L., *G. physocarpum* Ledeb.,

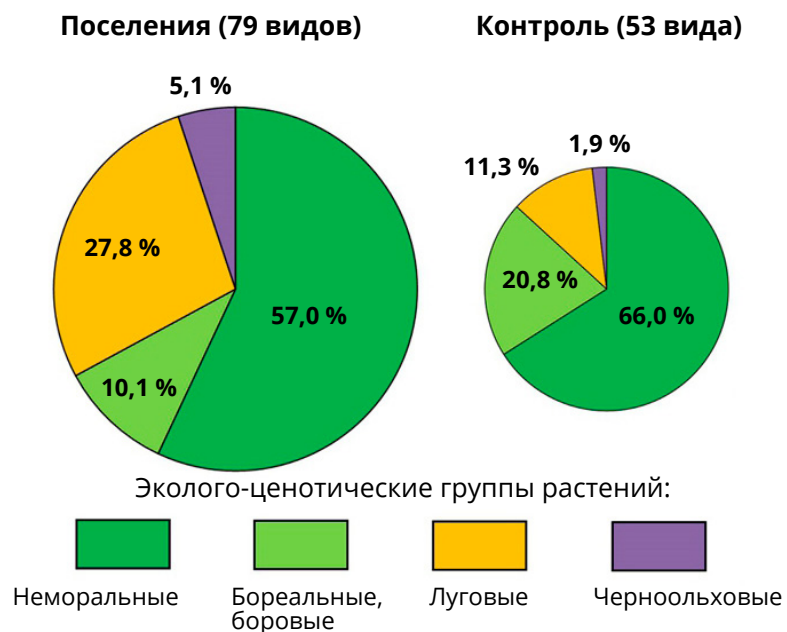


Рис. 4. Соотношение видов растений разных эколого-ценотических групп на поселениях барсуков и на контроле. В скобках указано видовое богатство. Площадь круга соответствует видовому богатству. На поселениях и на контроле заложили по 9 геоботанических площадок по 100 м²

Hypericum perforatum, *Lactuca serriola*, *Leonurus quinquelobatus*, *Polygonum convolvulus*, *Prunella vulgaris* L., *Rorippa sylvestris*, *Solidago virgaurea* L., *Taraxacum officinale*, *Veronica chamaedrys* L., *Viola canina* и др. В травяном покрове городков появляются черноольховые виды, которые несвойственны неморальным лесам: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Ribes nigrum* L., *Solanum dulcamara* L. и *Urtica dioica*. Одновременно на поселениях барсуков по сравнению с контролем существенно расширяется видовой состав неморальной группы. Здесь отмечены: *Actaea spicata* L., *Ajuga reptans* L., *Cystopteris fragilis*, *Festuca gigantea* (L.) Vill., *Geranium robertianum*, *Lamium maculatum*, *Lathyrus niger*, *Moehringia trinervia*, *Scrophularia nodosa* L. и *Viburnum opulus*. В сообществе возрастает участие светолюбивых боровых растений и некоторых теневыносливых бореальных видов. К боровым принадлежат *Pteridium aquilinum* и *Rubus idaeus*, а к бореальным – *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Maianthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*.

Геоботаническое обследование поселений показало, что трофическая и строительная деятельность барсуков изменяет эколого-ценотический состав сообществ. Флора становится смешанной (рис. 4). Благодаря барсукам на месте чистых неморальных лесов формируются ценозы, в которых начинают содоминировать луговые виды. Одновременно возрастает роль черноольховых, бореальных и боровых растений, которые несвойственны современным неморальным сообществам. Известно, что светлые леса со смешанной флорой были первичны и характерны для ненарушенных (климаксовых) ценозов доагрикультурного времени. Такие сообщества создавались и поддерживались разными группами животных [1, 3, 77].

БАРСУК И НАРУШЕНИЯ ПОЧВЕННОГО ПОКРОВА

Из литературы известно, что в результате роющей деятельности животных, сопоставимых по размерам с барсуком, в сообществе создается неоднородность почвенного покрова, которая характеризуется своеобразным экологическим режимом [78, 79, 83]. Площадь отдельных пороев (нарушений) этих животных, как правило, небольшая. Она измеряется квадратными дециметрами и метрами. Элементы такой мозаики называют микросайтами, или микроместообитаниями [18, 80]. На микросайтах формируются уникальные микрогруппировки (микроценозы) растений и животных [81, 82], для которых свойственны особые динамические процессы – микросукцессии [3, 83]. Барсук создает два типа нарушений почвенного покрова. Они отличаются функциональным назначением.

Первый тип нарушений – результат строительной деятельности барсука. Эти нарушения связаны с выбросами земли (бутанами⁵, холмиками) на поселении во время чистки, подновления, расширения и углубления старых нор, а также строительства новых (рис. 5). Норы могут проникать на глубину до 3–6 м [7, 10]. Площадь отдельных земляных холмиков бывает от 2 до 23 м². При этом звери выносят на поверхность от 0,7 до 8,1 м³ грунта [49]. В отдельных случаях площадь выбросов земли достигает 55,0 м², а объем 10,0 м³ [42]. Почва, выброшенная на поверхность, обогащена минеральными веществами. Около норы изменяется микрорельеф: формируются бутаны высотой до 80 см, которые утопаны животными. Эти микроместообитания отличаются уникальным видовым составом растений и почвенных беспозвоночных [78, 84, 85].

Второй тип нарушений – следствие трофической деятельности барсука. В поисках беспозвоночных и мелких позвоночных, а также сочных подземных частей растений, зверь вынужден перекапывать верхние слои почвы. Эти нарушения, как правило, рассредоточены по всему семейному участку. Для барсука характерны в основном четыре варианта покопок, которые различаются способами добычи корма [47]. Первый вариант – мелкие покопки площадью 30 см² и глубиной до 10 см (рис. 6, А, Б). Их создают барсуки во время добычи личинок хрущей и других беспозвоночных. За одну кормежку зверек делает от 30 до 2 700 мелких покопок на 100 м² [42, 45, 86, 87]. При этом он нарушает до 8 % площади почвенного покрова. Второй вариант – нарушения округлой формы площадью около 500 см² и глубиной до 35 см (рис. 6, В). Эти покопки барсуки делают, добывая земляных ос и шмелей. Третий вариант – продолговатые и округлые ямки. Их площадь достигает 1 000 см², а глубина 45 см (рис. 6, Г, Д). Они появляются при раскопках нор мышей, полевок, кротов, бурозубок и других мелких позвоночных [42, 47]. В Ленинградской области при обследовании территории вокруг поселения зоологи подсчитали, что из 284 ходов крота барсуки разрыли 209 [87]. При этом хищники охотились не только на кротов, они также искали дождевых червей и других беспозвоночных, которые населяют подземные лабиринты. Четвертый вариант нарушений – вскопанный и перевернутый мордой и когтями передних лап верхний слой почвы на значительном протяжении (рис. 6, Е). Площадь таких нарушений может достигать 900 м² и даже четверти гектара [42, 87]. По внешнему виду и масштабам преобразований они схожи со следами жировок кабана [40]. В верхнем

⁵ Бутан – одинокий степной холм; курган, горка на равнине; бугор, нарытый сурками, байбаками, тарбаганами [89]. Это слово употребляют некоторые зоологи, которые изучают барсуков [8, 49, 58].

слое почвы барсуки ищут дождевых червей и других беспозвоночных, а также клубни и луковицы весенних эфемероидов – *Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Galathus nivalis*, корневища видов летнего широколиственного – *Mercurialis perennis*, *Dentaria quinquefolia* и др., опавшие плоды деревьев и кустарников – *Acer platanoides*, *Carpinus betulus*, *Cerasus avium*, *Corylus avellana*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* и др. [33, 34, 49, 52].

Значения большинства цифр, которыми охарактеризована роющая деятельность барсука, возрастут на порядки, если их пересчитать на весь сезон и на всю семью, живущую на поселении. Все это свидетельствует о том, что барсук – изначально эдификатор травяного покрова. Благодаря энергичной строительной и трофической деятельности этот хищник способен активно создавать мозаичность в ярусе трав на всем пространстве обитания семьи. Зоологи показали, что площадь семейного участка барсука может достигать несколько сот гектар [64, 67].



Рис. 5. Нарушения почвенного покрова барсуком европейским, которые связаны с выбросами земли на поселении во время чистки, подновления, расширения и углубления старых нор, а также строительства новых. Фотографии Е. Ф. Ситниковой

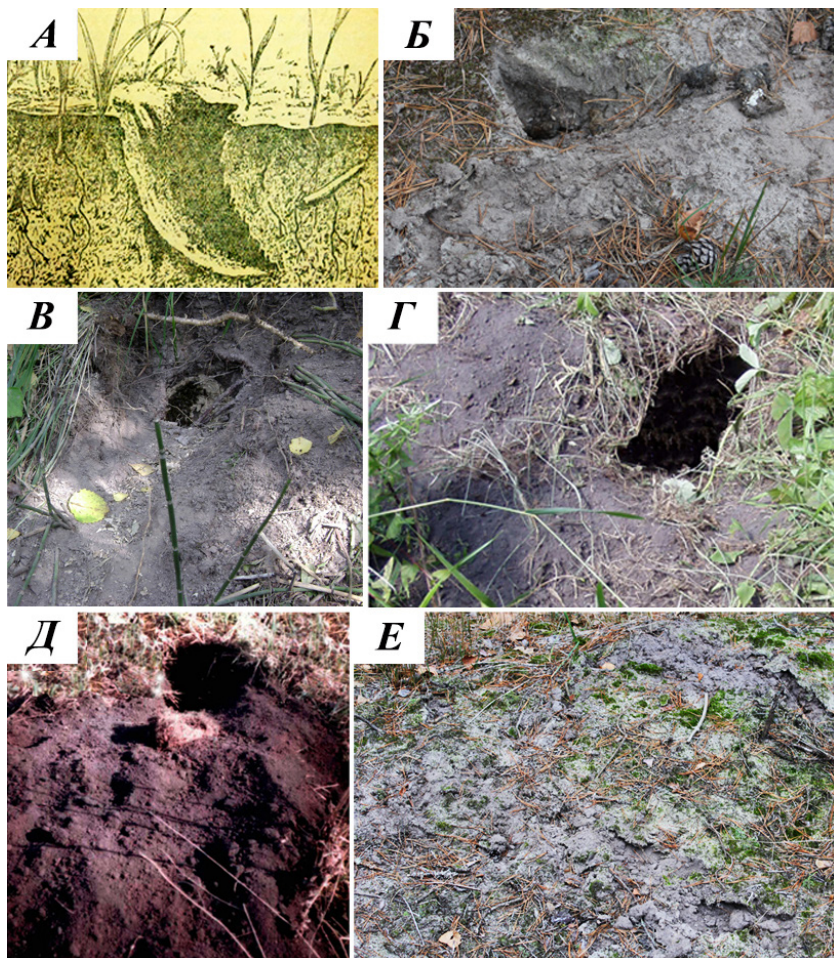


Рис. 6. Нарушения почвенного покрова, которые связаны с трофической деятельностью барсука европейского: А, Б – мелкие поковки в профиле и в плане площадью 30 см² и глубиной до 10 см, сделанные во время добычи личинок хрущей и других беспозвоночных; В – нарушения округлой формы площадью около 500 см² и глубиной до 35 см, сформированные в результате добычи земляных ос (в поковке видны остатки сот); Г, Д – продолговатые и округлые ямки площадью до 1 000 см² и глубиной до 45 см, которые были сделаны при раскопках нор мелких мышевидных грызунов (около поковки видна выброшенная подстилка грызунов); Е – вскопанный и перевернутый верхний слой почвы, в котором барсуки искали беспозвоночных, корневища, клубни и луковицы растений. Авторы рисунка и фотографий: А – [55]; Б, Е – О. В. Солонина; В – [90]; Г – Е. Ф. Ситникова; Д – [47]

БАРСУК И МОЗАИЧНОСТЬ ТРАВЯНОГО ПОКРОВА

По интенсивности нарушений, производимых барсуком, в травяном покрове выделяются три зоны (рис. 7). Первая и вторая зоны значительно изменены барсуками, поскольку они наиболее активно используются животными на протяжении всего существования городка. Третья зона эксплуатируется в меньшей степени. Однако и здесь выражены следы жизнедеятельности барсуков. Все три зоны резко отличаются друг от друга по видовому составу растений, их обилию, доминированию, по эколого-ценотической структуре и, как следствие, по преобладающим микрогруппировкам трав. Рассмотрим эти различия.

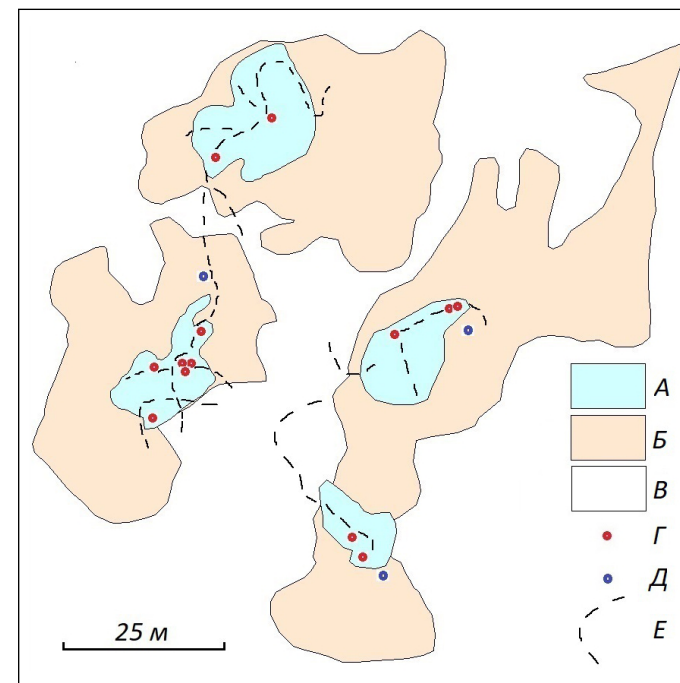


Рис. 7. Мозаика травяного покрова на барсучьем поселении и в его окружении. Обозначения: А – первая зона с преобладанием луговых и неморальных вегетативно неподвижных растений реактивной группы (*Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Lactuca serriola*, *Moehringia trinervia*, *Polygonum convolvulus* и др.); Б – вторая зона с доминированием неморальных вегетативно подвижных растений реактивной группы (*Galium odoratum*, *Glechoma hederacea*, *Stellaria holostea*); В – третья зона с доминированием неморальных вегетативно подвижных растений конкурентной группы (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*); Г – действующие отнорки, Д – заброшенные отнорки; Е – тропы

Первая зона. Представляет собой утопанные площадки, на которых расположена система нор со свежими и старыми выбросами грунта в виде холмиков (рис. 5, 8). Выше было показано, что в этой зоне сомкнутость древостоя низкая. Недаром здесь барсуки отдыхают, греются на солнце, переваливаясь с боку на бок, чистят мех партнера и свой, играют, воспитывают потомство [91, 92]. К этой зоне относятся и широкие тропы, которые соединяют между собой отверстия нор, а также игровые пятячки. Площадь первой зоны, собственно поселения (городка), составляет 1 000 м². На ее долю приходится 15 % от территории травяного покрова, существенно измененной барсуком (рис. 7, А).

Активное использование площадок и троп, на которых образуется утрамбованная почва с плохим газообменом и низкой влагоемкостью, сказывается на травяном покрове. В этих условиях приживаемость трав низкая, они формируют небольшую сомкнутость – всего 1–2 %. Видовая насыщенность группировок – минимальная, в среднем 3,3 вида на 1 м². Однако видовое богатство отличается наибольшими значениями: в этой зоне обнаружено 19 видов сосудистых растений (табл. 4).



Рис. 8. Первая зона растительности: А – утопанный холмик земли (бутан) и тропа около действующей норы; Б – игровой пятячок, а также место отдыха и чистки меха; В – щенки барсука около норы в поисках почвенных беспозвоночных. Фотографии Е. Ф. Ситниковой

Травы принадлежат к разным эколого-ценотическим группам: луговой, неморальной, черноольховой и боровой. При этом луговых видов значительно больше, чем других (табл. 5). К луговым относятся: *Achillea millefolium*, *Anthriscus sylvestris*, *Chelidonium majus*, *Clinopodium vulgare*, *Convolvulus arvensis*, *Fragaria vesca*, *Hypericum perforatum*, *Lactuca serriola*, *Leonurus quinquelobatus*, *Polygonum convolvulus*, *Rorippa sylvestris*, *Taraxacum officinale* и *Viola canina* (табл. 6). Появление этих трав связано с барсуком. Одну часть семян животные могли принести эпизоохорно на лапах вместе с почвой и на шерсти, а также эндозоохорно в пищеварительном тракте. Ближайший луг расположен в 100 м от барсучника. Другую часть звери, видимо, прикатали вместе с клубками (рулонами) травы, которую собирали на лесной поляне в 30 м от норы. Напомним, что барсуки сначала высушивают траву, а затем используют ее в качестве подстилки в гнездовых камерах или закрывают ею выходы из нор перед зимней спячкой. Часть семян при сушке осыпается. Среди неморальных растений встречено лишь четыре вида: *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum* и *Moehringia trinervia*. В боровую и черноольховую группы входят только по одному виду: *Rubus idaeus* и *Urtica dioica* (табл. 6). Известно, что малина – любимое лакомство барсука [44], а крапива привлекает животных, видимо, большим содержанием белков и витаминов [93].

Таблица 4
Характеристики яруса трав в разных зонах растительности на барсучьем поселении и в его окружении

Характеристики яруса трав	Зоны яруса трав		
	Первая	Вторая	Третья
Число площадок по 1 м ²	14	21	21
Диапазон покрытия яруса трав, %	1–2	5–30	65–85
Среднее покрытие яруса трав %, $M \pm m_m$	1,4 ± 0,13	14,3 ± 1,53	72,1 ± 1,17
Диапазон числа видов на площадках	1–5	2–6	1–8
Видовая насыщенность, $M \pm m_m$	3,3 ± 0,34	4,3 ± 0,27	4,9 ± 0,42
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)	85 (p = 0,0368)		
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)	71 (p = 0,0110)		
Коэффициент отличия Манна-Уитни (U)	183 (p = 0,34551)		
Видовое богатство	19	16	13

Примечание. M – среднее арифметическое, m_m – ошибка среднего арифметического, p – уровень значимости отличий видовой насыщенности, существенные отличия отмечены полужирным шрифтом

Таблица 5

Число и доля (%) видов разных эколого-ценотических групп в травяном покрове трех зон растительности на барсучьем поселении и в его окружении

Эколого-ценотические группы	Зоны яруса трав		
	Первая	Вторая	Третья
Луговые	13 (68,4)	-	-
Неморальные	4 (21,0)	16 (100)	12 (92,3)
Бореальные и боровые	1 (5,3)	-	1 (7,7)
Черноольховые	1 (5,3)	-	-

На утопанных площадках и тропах доминируют реактивные виды (рис. 9, I). Это слабоконкурентные растения, их существование в сообществе зависит от нарушений травяного покрова, создаваемых роющими животными, в т. ч. барсуками [24]. Реактивные виды представлены двумя группами. К первой относятся многолетние вегетивно подвижные растения – *Convolvulus arvensis*, *Fragaria vesca*, *Rubus idaeus*, *Urtica dioica* и др. Они представлены единичными особями, которые в случае прекращения интенсивного вытаптывания способны быстро захватить территорию благодаря высокой вегетативной подвижности (рис. 11, А). Вторая группа образована однолетними и малолетними вегетивно неподвижными травами – *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Lactuca serriola*, *Moehringia trinervia* и *Polygonum convolvulus*. У этих растений полностью отсутствуют вегетативное разрастание и размножение. Однако у них выражен комплекс биологических черт «номадного» типа⁶ (термин J. S. Denslow [94]). Он направлен на стремительное освоение нарушений и на быстрый переход в латентное состояние. Номады формируют запас семян в почве [95], отличаются высокой семенной продуктивностью, растянутым периодом прорастания и высокими темпами развития. Они не способны переходить в квазисенильное состояние и во вторичный покой. Длительность удержания территории этими видами не превышает одного года [24].

Вторая зона. Непосредственно примыкает к первой зоне, к утопанным площадкам с норами, и представляет собой участок, на котором барсуки активно кормятся (рис. 7, Б). Например, в этой зоне барсучиха с щенками постоянно собирает пищу, поскольку выводок

все лето и осень держится в основном около норы [91, 97]. Во время дневного отдыха сюда выходят кормиться и другие члены семейства [42]. Некоторые зоологи утверждают, что барсуки перед зимним залеганием в нору, а также весной после сна, две-три недели стараются пастись в непосредственной близости от поселения, не далее 150–200 м [47]. Добывая почвенных беспозвоночных и мелких мышевидных грызунов, а также выкапывая корни, корневища, клубни и луковицы, звери делают большое число покопок, разрыхляют подстилку и слои почвы, лежащие ниже. Нарушения, создаваемые барсуками в этой зоне, в совокупности достигают 70–95 % (рис. 10). Известно, что рыхление уменьшает объемный вес почвы и увеличивает ее плодородие. Такая почва отличается повышенной температурой и улучшенным газообменом, в ней усиливается интенсивность микробиологических процессов и увеличивается доступность элементов питания для растений [98, 99]. Площадь второй зоны – 5 500 м². На ее долю приходится 85 % от территории травяного покрова, которая существенно изменена барсуком (рис. 7, Б).

Активная роющая деятельность зверька определяет формирование микрогруппировок с относительно низким проективным покрытием – от 5 до 30 %. Видовое богатство сосудистых растений меньше по сравнению с первой зоной (табл. 4). Здесь полностью отсутствуют светолюбивые луговые и боровые виды (табл. 5). Это связано с затенением травяного покрова, который находится под сомкнутым пологом древостоя из *Acer platanoides*, *Tilia cordata* и др. Все 16 обнаруженных видов представлены теневыносливыми травами, относящимися к неморальной группе. При этом видовая насыщенность микрогруппировок второй зоны достоверно выше первой (табл. 4).

Во второй зоне максимальное покрытие по-прежнему остается за реактивными видами (рис. 9, II). Однако в этой группе полностью отсутствуют однолетники и малолетники, а наибольшая ценотическая значимость принадлежит вегетивно подвижным растениям: *Galium odoratum*, *Glechoma hederacea* и *Stellaria holostea* (табл. 6) Они характеризуются наивысшими баллами встречаемости и покрытия. Высокая вегетативная подвижность позволяет им быстро восстанавливаться после нарушений, созданных барсуками. Подмаренник, будра и звездчатка от реактивных видов «номадного» типа отличаются большей длительностью удержания территории – свыше двух лет [24]. Следует отметить, что в этой зоне максимальное участие характерно для растений толерантной группы, среди которых типичными компонентами травяного покрова становятся *Asarum europaeum*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura* и *Viola mirabilis*; иногда встречаются *Campanula trachelium*, *Carex digitata* L., *Cystopteris fragilis* и *Dryopteris*

⁶ Номадный – связанный с переселением с места на место, кочевой [96].

filix-mas. Одновременно в сообществе отмечены все конкурентные виды широколиственного: *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis* и *Mercurialis perennis*. Однако их участие минимально (табл. 6).

Третья зона. Расположена, как правило, за границами второй зоны, иногда непосредственно примыкает к первой (рис. 7, В). Здесь барсуки также делают попки и разрыхляют почву, добывая корм. Однако интенсивность воздействия на травяной покров не так велика, как во второй зоне. Нарушения, создаваемые здесь животными, составляют всего 15–35 %.

Для этой части ценоза характерно относительно большее покрытие травяного покрова – 65–85 % (рис. 10). Это связано с тем, что при ослаблении роющей деятельности животных доминирование

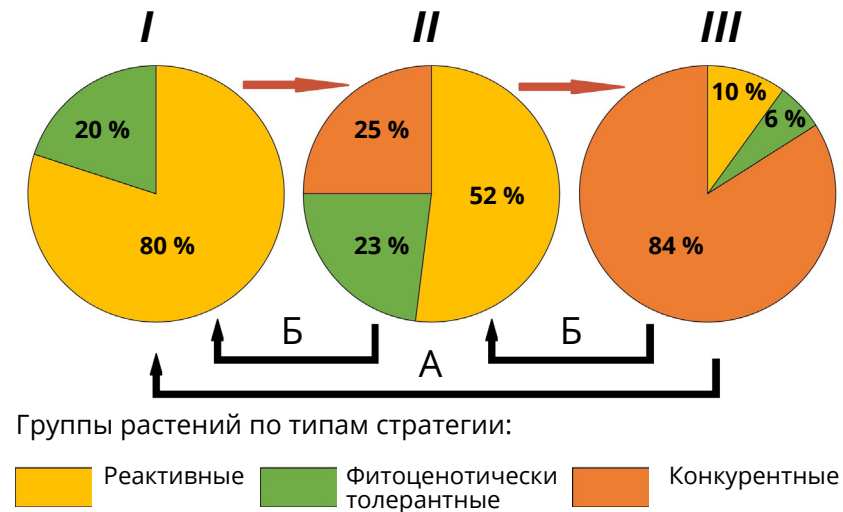


Рис. 9. Циклическое развитие микрогруппировок травяного покрова на барсучьих поселениях и в их окружении. Типы микрогруппировок: I – с доминированием луговых и неморальных вегетативно неподвижных растений реактивной группы (*Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Lactuca serriola*, *Moehringia trinervia*, *Polygonum convolvulus* и др.); II – с доминированием неморальных вегетативно подвижных растений реактивной группы (*Galium odoratum*, *Glechoma hederacea*, *Stellaria holostea*); III – с доминированием неморальных вегетативно подвижных растений конкурентной группы (*Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*). Коричневые стрелки – направление развития микрогруппировок, определяемое конкурентными растениями. Черные стрелки – направления преобразований микрогруппировок, определяемые барсуками. Циклы развития микрогруппировок: А – удлиненные; Б – укороченные



Рис. 10. Характер травяного покрова вокруг поселения барсука европейского. Верхняя фотография – вторая зона. Травяной покров сильно поврежден барсуками. Преобладают фитоценологически толерантные растения – вегетативно неподвижные чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.) и гравилат городской (*Geum urbanum*), вегетативно малоподвижная купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum*) и др. Нижняя фотография – третья зона. Травяной покров слабо поврежден барсуками. Доминирует вегетативно подвижное растение конкурентной группы осока волосистая (*Carex pilosa*). Фотографии О. В. Солониной

Таблица 6

Баллы встречаемости (римские цифры) и баллы покрытия-обилия (арабские цифры и +) в разных зонах травяного покрова на барсучьем поселении и его окружении. Широколиственный лес неморального состава. ЭЦГ – эколого-ценотические группы растений, ТС – типы стратегии (поведения) растений

Названия растений	Зоны растительности			ЭЦГ	ТС
	Первая	Вторая	Третья		
<i>Achillea millefolium</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Т
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	-	I (+)	-	Не-Ле	Р
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	-	II (+)	III (+-5)	Не-Ле	К
<i>Alliaria petiolata</i> (Bieb.) Cavara & Grande	II (+)	-	-	Не-Ле	Р
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Asarum europaeum</i> L.	-	III (+-1)	III (+-1)	Не-Ле	Т
<i>Campanula trachelium</i> L.	-	I (+)	-	Не-Ле	Т
<i>Carex digitata</i> L.	-	I (+)	-	Не-Ле	Т
<i>Carex pilosa</i> Scop.	-	III (+)	III (+-5)	Не-Ле	К
<i>Chelidonium majus</i> L.	III (+)	-	-	Лу	Р
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Convallaria majalis</i> L.	-	II (+-1)	III (1-4)	Не-Ле	К
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	-	I (+)	-	Не-Ле	Т
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	-	I (+)	-	Не-Ле	Т
<i>Fragaria vesca</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	-	III (+-2)	III (+-2)	Не-Ле	Р
<i>Geranium robertianum</i> L.	I (+)	-	-	Не-Ле	Р
<i>Geum urbanum</i> L.	III (+)	-	-	Не-Ле	Т
<i>Glechoma hederacea</i> L.	-	IV (+-2)	III (+-2)	Не-Ле	Р
<i>Hypericum perforatum</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Т
<i>Lactuca serriola</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F. W. Schmidt	-	-	I (+)	Бо-Ле	Т
<i>Mercurialis perennis</i> L.	-	II (+)	III (+-2)	Не-Ле	К
<i>Moehringia trinervia</i> (L.) Clairv.	I (+)	-	-	Не-Ле	Р
<i>Paris quadrifolia</i> L.	-	-	I (+)	Не-Ле	Т
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.) All.	-	II (+-1)	II (+-3)	Не-Ле	Т

Таблица 6 (окончание)

Названия растений	Зоны растительности			ЭЦГ	ТС
	Первая	Вторая	Третья		
<i>Polygonum convolvulus</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	-	III (+)	III (+-1)	Не-Ле	Т
<i>Rorippa sylvestris</i> (L.) Bess.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Rubus idaeus</i> L.	I (+)	-	-	Бо-Оп	Р
<i>Stellaria holostea</i> L.	-	II (+-2)	II (+-1)	Не-Ле	Р
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Urtica dioica</i> L.	III (+)	-	-	Че-Ле	Р
<i>Viola canina</i> L.	I (+)	-	-	Лу	Р
<i>Viola mirabilis</i> L.	-	II (+)	I (+)	Не-Ле	Т
Число видов	19	16	13	37	37

Примечание. ЭЦГ (эколого-ценотические группы): Не-Ле – неморальная лесная, Бо-Ле – бореальная лесная, Бо-Оп – бореальная опушечная (боровая), Лу – луговая, Че-Ле – черноольховая лесная. ТС (тип стратегии, или поведения): К – конкурентные, Р – реактивные, Т – фитоценотически толерантные

в микрогруппировках переходит к конкурентным растениям неморальной группы – *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa* и *Convallaria majalis* (табл. 5, 6). Они отличаются высокой вегетативной подвижностью и продуктивностью, большой биомассой, а также значительной длительностью удержания территории [24]. Это позволяет конкурентным растениям создавать ценотически замкнутые заросли, которые вытесняют слабые в соперничестве отношения виды (рис. 9, III). Так, в этой зоне не отмечены *Adoxa moschatellina*, *Campanula trachelium*, *Carex digitata*, *Cystopteris fragilis* и *Dryopteris filix-mas*. Кроме того, в эти группировки с трудом внедряются новые виды. Появились только единичные особи чрезвычайно толерантных растений: *Maianthemum bifolium* и *Paris quadrifolia*. Участие этого мелкотравья в сообществе минимально, оно существует на низком уровне жизненности и численности (табл. 6). В результате видовое богатство составляет всего 13 видов. При этом видовая насыщенность травяного покрова сходна со второй зоной (табл. 4).

Растительность зон и их границы динамичны, меняются с течением времени. Это связано с тем, что барсуки иногда забрасывают часть нор или все поселение на несколько лет [50]. Зоологи объясняют исчезновение зверьков сокращением их численности в результате эпизоотий и других болезней [7]. П. К Горшков считает, что барсук

может вытесняться с территории кабаном, который конкурирует с ним за пищу, разрушает его норы и уничтожает щенков [42]. Иногда звери покидают обжитое место из-за сильного заражения эктопаразитами [37]. В настоящее время основные причины снижения численности

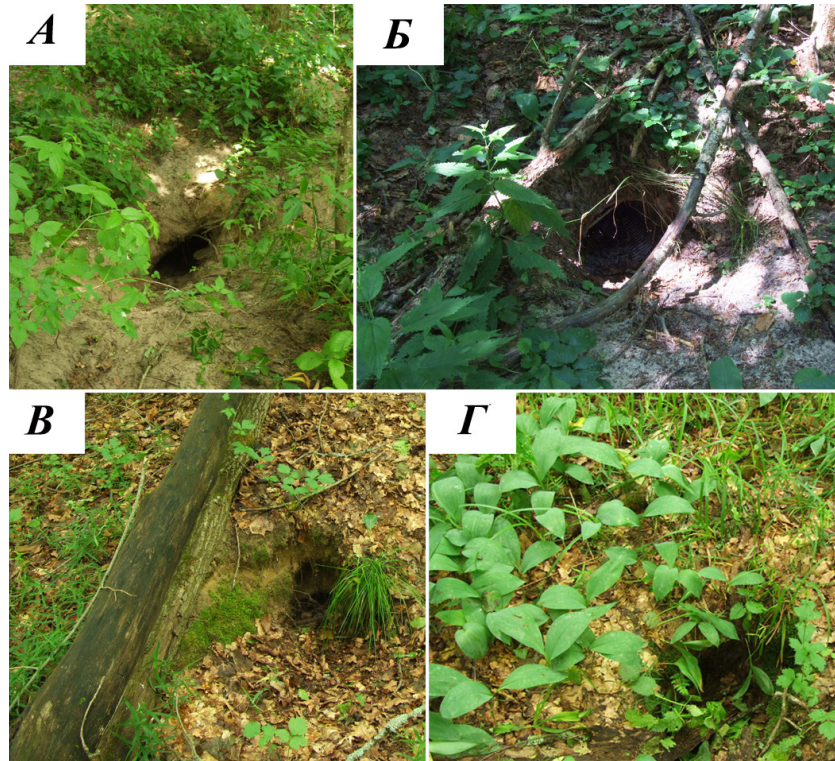


Рис. 11. Зброшенныя норы барсука еўрапейскага на разныя стадіі зарастання травяным покрывом: А – мік로그рупіроўка раслін з домінаваннем рэактыўных вегетатывно падвыжных крапівы двудомнай (*Urtica dioica*) і маліны лесной (*Rubus idaeus*); Б – мік로그рупіроўка раслін з домінаваннем рэактыўных вегетатывно падвыжных крапівы двудомнай (*Urtica dioica*) і будры пляшчэвіднай (*Glechoma hederacea*); В – мік로그рупіроўка раслін з домінаваннем рэактыўнай вегетатывно падвыжной звездчаткі жэстколістнай (*Stellaria holostea*) і толерантнага вегетатывно неподвыжнага гравілата горадскога (*Geum urbanum*), акало норы расце луговік дерністы (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.); Г – мік로그рупіроўка з домінаваннем неморальных вегетатывно падвыжных раслін конкурэнтнай групы осоки воласістай (*Carex pilosa*) і ландыша майскага (*Convallaria majalis*).
Фотаграфіі Е. Ф. Сітніковай

барсука – перепромысел і браконьерства. На зброшаных паселеннях утопантыя плошчадкі і тропы перад норамаі (первая зона), а такжэ прымыкаючая к ным другая зона, спачатка в тэчэнне трох-чатырх лет поўнасьцю зарастаюць рэактыўнымі вегетатывно падвыжнымі травамі (рис. 11, А-В), а затым – конкурэнтнымі (рис. 9; рис. 11, Г). С увелічэннем лічэбнасці барсук зноў вяртаецца к пакінутай нора, абнаўляе яе і прерывае гэту аднапраўленную мікросукцэсію в травяном покрыве. При этом формируются удлиненные и укороченные циклы развития растительности. Удлиненные ряды микрогруппировок образуются, если барсуки возвращаются к норе на стадии зарастания ее конкурэнтнымі травамі (рис. 11, Г). Укороченные циклы востановіаюць, калі жывотныя вярнуліся ко востановіаюць аднорка вегетатывно падвыжнымі відамі рэактыўнай групы (рис. 11, А-В) і дэлаюць невялікія пляшы сродзі конкурэнтных раслін, якія блыстро затягівваюць рэактыўнымі відамі (рис. 9).

Абследаванне паселенняў барсука паказала, што блэгодаря трэфічнаскай дэятэльнасці гэту жывотнага непэрыўна ствараецца мазіачнасць травянога покрыва і фарміруецца многавідовая састав сасудыстых раслін у сабшчэствэ. Мэханізм паддэржання гэту разнаобразія осущэствляецца за счэт прастранствэннага пэрэраспрэделенія мікргрупіроўкаў с домінаваннем відаў разных тыпаў стратэгіі – рэактыўных, толерантных і конкурэнтных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав растительных кормов показывает, что барсук участвует в создании как внутриценотических, так и межценотических потоков диаспор растений. Об этом свидетельствует присутствие в его рационе растений, принадлежащих к разным сообществам: лесным, луговым, болотным и водным. Барсук перемещает диаспоры растений эндозоохорным, эпизоохорным и синзоохорным способами. Благодаря этому в потоки диаспор вовлекаются семена максимально возможного числа видов растений с разнообразными приспособлениями к зоохории. Анализ литературы свидетельствует, что барсук может перемещать диаспоры в массовом количестве на расстояние до одного километра, а в умеренном – до двух-трех километров. Трофическая и строительная деятельность этих животных способствует значительному увеличению видового разнообразия сосудистых растений на поселениях. Под влиянием барсука изменяется эколого-ценотический

состав сообщества. Флора становится смешанной. В травяном покрове неморальных лесов начинают содоминировать лесные, луговые, черноольховые, бореальные и боровые виды растений.

Барсук, занимаясь поисками пищи, активно создает мозаику травяного покрова на всем пространстве обитания семьи, которое составляет несколько сот гектар. Эта мозаика представлена тремя вариантами микрогруппировок: 1) с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы; 2) с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы, а также со значительным участием фитоценотически толерантных растений; 3) с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы. Эта последовательность микрогруппировок, которая сменяет друг друга во времени, представляет собой микросукцессию. Движущей силой развития группировок выступают конкурентные виды. Они постепенно вытесняют реактивные и толерантные растения и могут стать доминантами травяного покрова на долгое время. Однако использование барсуками территории сообщества по «переложной» системе периодически прерывает эти однонаправленные микросукцессии. При этом формируются удлиненные и укороченные циклы развития микрогруппировок. Удлиненные циклы образуются, если барсуки перекапывают заросли конкурентных растений на значительной площади и снижают сомкнутость травяного покрова до минимума. Укороченные циклы могут сформироваться, если животные в поисках пищи возвращаются на прежние порою через два-три года, когда доминируют вегетативно подвижные травы реактивной группы. При этом выпадает стадия с доминированием конкурентных растений. Благодаря нарушениям, которые создают барсуки, и циклическим микросукцессиям поддерживается многовидовой состав в травяном покрове. Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения микрогруппировок с доминированием видов растений разных типов стратегии.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что барсук в ненарушенном биоценотическом покрове был эдификатором травяного покрова, активно участвовал в формировании и поддержании смешанного характера флоры сообществ, а также способствовал восстановлению видového разнообразия ценозов, утраченных в результате губительного воздействия человека. Однако в последнее время из-за перепромысла и упорного преследования браконьерами этот вид стал чрезвычайно редким и исчезающим, перестал играть активную средообразующую роль.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны В. Н. Короткову, Е. Ф. Ситниковой и А. В. Горнову за просмотр рукописи и критические замечания, а Н. В. Сидорчук – за консультации. Особая благодарность анималисту Алексею Субботину за разрешение использовать в статье превосходный рисунок «Барсуки». Исследование аспирантки О. В. Солониной поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 19-34-90032), а также выполнено в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем». Номер государственной регистрации АААА-А18-118052400130-7.

ЛИТЕРАТУРА

1. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / отв. ред. О. В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
2. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.
3. Евстигнеев О.И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов. Дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород, 2010. 513 с.
4. Евстигнеев О.И., Солонина О.В. Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника Брянский лес) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. Вып. 2. С. 59-65.
5. Красная книга Брянской области. Брянск: РИО БГУ, 2016. 432 с.
6. Ситникова Е.Ф., Мишта А.В. Млекопитающие заповедника «Брянский лес» // Фауна позвоночных животных заповедника «Брянский лес» (птицы, млекопитающие). Брянск: Десяточка, 2008. С. 50-84.
7. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высш. шк., 1967. Т. 2. 1004 с.
8. Лобачев Ю.С. Экология барсука в горах юго-востока Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 80. Вып. 5. С. 7-21.
9. Лихачев Г.Н. Некоторые черты экологии барсука в широколиственном лесу Тульских заповедников // Сб. материалов по результатам изучения млекопитающих в гос. заповедниках. М.: Минсельхоз СССР, 1956. С. 72-94.
10. Строганов С.У. Звери Сибири. Хищные. М.: АН СССР, 1962. 458 с.
11. Горшков П.К. К вопросу о значении барсука в лесных биоценозах Волжско-Камского края // Природные ресурсы Волжско-Камского края, животный мир. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1964. Вып. 1. С. 46-52.
12. Барабаш Л.А., Шибанов В.В. Экология барсука, корсака и лисицы в Северной Кулунде // Биотехнология. Теоретические основы и практические работы в Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. С. 197-216.

13. Болысов С.И. Биогенное рельефообразование на суше. Зональность. М.: ГЕОС, 2007. Т. 2. 466 с.
14. Анималистика Алексея Субботина. – 2013. URL: <http://www.aleksey-subbotin.ru/index.html>
15. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.
16. Федотов Ю.П. Некоторые участки важные для сохранения степных видов растений в Брянской области // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. Трубчевск: Заповедник «Брянский лес», 2005. Вып. 1. С. 8–17.
17. Кузнецов Б.А. Очерк зоогеографического районирования СССР. М.: Изд-во МГУ, 1950. 176 с.
18. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.
19. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. 600 с.
20. Ханина Л.Г., Заугольнова Л.Б., Смирнов В. Э., Глухова Е.М. Методика оценки и анализа разнообразия растительного покрова заповедников // Оценка и сохранения биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / под ред. Л. Б. Заугольновой. М.: Науч. мир, 2000. С. 30–45.
21. Ниценко А.А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1002–1014.
22. Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны Европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 2. С. 36–46.
23. Смирнова О.В., Чистякова А.А. Анализ фитоценологических потенциалов некоторых древесных видов широколиственных лесов европейской части СССР // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 350–362.
24. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
25. Хитрово В.Н. О парусности зачатков некоторых растений (материалы для учета скорости распространения растений) // Зап. Киевского о-ва естествоиспытателей. Киев: Тип. Императорского ун-та Св. Владимира, 1910. Т. 10. Вып. 3. С. 251–274.
26. Ильинский А.П. Расселение растений (основные понятия и термины) // Природа. 1945. № 5. С. 45–55.
27. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957. 358 с.
28. Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с.
29. Юргенсон П.Б. Барсук. Пушные звери. М.: Внешторгиздат, 1932. 28 с.
30. Евстигнеев О.И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования. Брянск: Десяточка, 2009. 139 с.
31. Ивантер Э.В. К изучению барсука на северном пределе ареала // Тр. гос. заповедника «Кивач». Петрозаводск: Карелия, 1973. С. 164–173.
32. Жарков И.В., Теплов В.П. Материалы по питанию барсука (*Meles meles* L.) в Татарской республике // Работы Волжско-Камской зональной охотничье-промысловой биол. ст. 1932. Вып. 2. С. 110–124.
33. Алгульян С.Г. Питание и сезонные особенности образа жизни крымского барсука (*Meles meles Tauricus* Ogn.) // Зоол. журн. 1940. Т. 19. № 3. С. 499–508.
34. Саввина М.И. Барсук в Крымском государственном заповеднике, его биология и распространение // Тр. Крымского гос. заповедника. М.: Гл. упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам, 1940. Вып. 2. С. 228–250.
35. Брудин И.Д. Барсуки уничтожают арбузы // Природа. 1959. № 11. С. 118.
36. Иванова Г.И. Сравнительная характеристика питания лисицы, барсука и енотовидной собаки в Воронежском заповеднике // Материалы по фауне и экологии животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1962. С. 210–256.
37. Корчмарь Н.Д. Некоторые данные о распространении, биологии и хозяйственном значении барсука в Молдавии // Вопросы экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии. Кишинев: Штиница, 1962. Вып. 1. С. 56–63.
38. Данилов П.И., Туманов И.Л. Куны северо-запада СССР. Л.: Наука, 1976. 356 с.
39. Закиров А. Питание барсука в условиях Пскемского и Чаткальского хребтов // Узбекский биол. журн. 1976. № 5. С. 49–50.
40. Смирнов М., Носков В. Барсук в Бурятской АССР // Охота и охотничье хозяйство. 1977. № 2. С. 12–14.
41. Горшков П.К. Многолетние и сезонные изменения в питании барсука Волжско-Камского госзаповедника // Природные ресурсы Волжско-Камского края, животный мир. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1978. Вып. 5. С. 79–95.
42. Горшков П.К. Барсук в биоценозах республики Татарстан. Казань: Табигать, 1997. 176 с.
43. Ashby K.R., Elliot K. The diet of the badger (*Meles meles* L.) in Castle Dene, Country Durham // Acta Zool. Fennica. 1983. Vol. 174. P. 205–207.
44. Бородин П.Л. Сравнительная экология барсука, лисицы, енотовидной собаки и их биоценотическое значение в Мордовском заповеднике. Дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 271 с.
45. Шибанов В.В. Барсук (*Meles meles* L.), корсак (*Vulpes corsac* L.) и лисица (*Vulpes vulpes* L.) Барабинско-Кулиндинской низменности (экология, этология, биоценотическое и практическое значение). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1989. 23 с.
46. Goszczyński J., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. Diet composition of badgers (*Meles meles*) in a pristine forest and rural habitats of Poland compared to other European populations // J. Zool. 2000. Vol. 250. P. 495–505.
47. Минаков И.А. Барсук (*Meles anakuma* Temminck, 1844) в лесостепях восточной части Минусинской котловины (ареал, морфология, экология, ресурсы). Дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 155 с.
48. Дикий І., Дика О. Живлення борсука (*Meles meles* L.) на території Західної України // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. 2005. Вип. 17. С. 42–49.
49. Соловьев В. А. Биология и хозяйственное значение барсуков Вятско-Камского междуречья. Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2007. 162 с.
50. Сидорчук Н.В., Рожнов В.В. Европейский барсук в Дарвинском заповеднике. Традиционные и новые методы в изучении экологии и поведения норных хищников. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. 122 с.

51. Загайнова О.С., Марков Н.И. Питание барсука (*Meles leucurus* Hodgson, 1847) в природном парке «Самаровский чугас» (Западная Сибирь) // Экология. 2011. № 5. С. 373–383.
52. Neal E. The badger. London: Collins, 1948. 155 p.
53. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы). М.: Наука, 1981. 96 с.
54. Бородин М.Н., Бородин Л.П., Терешкин И.С., Штарев Ю.Ф. Млекопитающие Мордовского заповедника (эколого-фаунистический очерк) // Тр. Мордовского гос. заповедника им. П.Г. Сидовича. Саранск: Мордовское кн. изд-во, 1970. Вып. 5. С. 5–60.
55. Положенцев П.А., Астанин Л.П. К вопросу о лесохозяйственном значении песчаного барсука // Тр. Башкирского с.-х. ин-та. Уфа: Башгосиздат, 1942. Т. 3. С. 128–138.
56. Образцов Б.В. Материалы опытов и наблюдений по распространению дикими животными семян деревьев и кустарников в открытые биотопы лесостепи // Сообщения лаб. лесоведения. М.: АН СССР, 1961. Вып. 3. С. 69–88.
57. Neal E.G., Roper T.J. The environmental impact of badgers (*Meles meles*) and their setts // The environmental impact burrowing animals and animal burrows. 1991. № 63. P. 89–106.
58. Млекопитающие Казахстана. Хищные (куны, кошки). Алма-Ата: Наука Казахской ССР, 1982. Т. 3. Ч. 2. 263 с.
59. Коротков В.Н. Демутационные процессы в островных лесных массивах (на примере ГИЗЛ «Горки Ленинские» и Каневского заповедника). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 16 с.
60. Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев Восточноевропейских лесов // Лесоведение. 2017. № 1. С. 45–52.
61. Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 4. С. 392–400.
62. Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Murashev I.A., Voevodin P.V. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2. № 1. P. 1–16. – DOI: 10.21685/2500-0578-2017-1-2.
63. Данилов П.И., Туманов И.Л. Материалы по биологии барсука на северо-западе РСФСР // Сб. научно-технической информации (охота, пушнина и дичь). Киров: ВНИИОЗ, 1971. Вып. 34. С. 25–31.
64. Kowalczyk R., Zalewski A., Jędrzejewska B. Daily movement and territory use by badgers *Meles meles* in białowieża Primeval Forest, Poland // Wildlife biology. 2006. Vol. 12. № 4. P. 385–391.
65. Harlow H.J. Effect of fasting on rate of food passage and assimilation efficiency in badgers // J. Mamm. 1981. Vol. 62. № 1. P. 173–177.
66. Пажетнов В.С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 215 с.
67. Kruuk H.N., Parish T. Changes in the Size of Groups and Ranges of the European Badger (*Meles meles* L.) in an Area in Scotland // J. of Animal Ecology. 1987. Vol. 56. № 1. P. 351–364.
68. Сабдинова Д.К. Особенности экологии барсука (*Meles meles*) в Ишимской лесостепи Казахстана. Дис. ... канд. биол. наук. Омск, 2005. 117 с.
69. Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Романов М.С. Сойка (*Garrulus glandarius*) и зоохория в лесных сообществах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Vol. 3. № 1. P. 1–18. – DOI 10.21685/2500-0578-2018-1-1.
70. Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово, 2004. 388 с.
71. Формозов А.Н. Фауна // Природа города Москвы и Подмосковья. М.–Л.: АН СССР, 1947. С. 287–370.
72. Динесман Л.Г. Изучение истории биогеоценозов по нормам животных // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 2. С. 214–222.
73. Лавровский В.В. Динамика численности поселений барсука *Meles meles* в Окском заповеднике // Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника. Рязань, 2005. Вып. 24. С. 173–182.
74. Ситникова Е.Ф. Размещение нор барсука (*Meles meles*) в восточном полесье (Брянская область) // Динамика популяций охотничьих животных северной Европы. Петрозаводск, 2010. С. 174–175.
75. Roper T.J., Tait A.I., Fee D., Christian S.F. Internal structure and contents of three badger (*Meles meles*) setts // J. Zool. 1991. Vol. 225. № 1. P. 115–124.
76. Neal E.G. Badgers // Animal of Britain. 1962. № 1. 25 p.
77. Евстигнеев О.И. Сукцессионные процессы в растительном покрове третьей супесчаной террасы Неруссо-Деснянского полесья (на примере заповедника «Брянский лес» и окружающих территорий) // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 2. С. 266–278.
78. Бородин П.Л. Влияние ценообразующей деятельности барсука на почвообразование под пологом леса // Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР. Саранск: Мордовский гос. ун-т, 1983. С. 5–15.
79. Смирнова О.В. Популяционная организация ненарушенного биогеоценологического покрова лесных территорий лесного пояса Восточной Европы // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 25–43.
80. Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 384 с.
81. Гиляров В.Г. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорнополевой растительности // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 4. С. 669–671.
82. Быков Б.А. Геоботаника. Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1953. 458 с.
83. Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Беляков К.В., Браславская Т.Ю., Романовский А.М., Рубашко Г.Е., Сарычева Е.П., Федотов Ю.П. Биогеоценологический покров Неруссо-Деснянского Полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск: Заповедник «Брянский лес», 1999. 176 с.
84. Бородин П.Л. Биоценологическая оценка деятельности барсука в сосново-широколиственном лесу Мордовского заповедника // Фауна и экология животных. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1976. С. 145–156.
85. Дворников М.Г., Дворникова Н.П., Коробейникова В.П. Особенности растительности в поселениях барсука (*Meles meles* L.) на южном Урале // Экология. 1994. Т. 5–6. С. 108–109.
86. Керзина М.Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 217–304.

87. Новиков Г.А., Айрапетьянц А.Э., Пукинский Ю.Б., Стрелков П.П., Тимофеева Е.К. Звери Ленинградской области (фауна, экология и практическое значение). Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. 360 с.
88. Воронов Н.П. Роль роющей деятельности млекопитающих в жизни лесных ценозов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1953. 18 с.
89. Даль В.И. Толковый словарь живого великорусского языка. М.: Русский язык, 1998. Т. 1. 699 с.
90. Сибирский охотник. – 2020. URL: <https://www.hunting.ru/gallery/view/37268/>
91. Ситникова Е.Ф. Поведение выводка барсучат (*Meles meles*) возле норы // IV Всероссийская конференция по поведению животных. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2007. С. 410–411.
92. Рожнов В.В., Сидорчук Н.В. Поведенческая экология барсуков. Опыт сбора данных с помощью фотоловушек. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2016. 104 с.
93. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Л.–М.: Изд-во с.-х. лит., 1951. Т. 2. 948 с.
94. Denslow J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // Ann. Rev. Ecol. System. 1987. Vol. 18. P. 93–104.
95. Thompson K., Bakker J., Bekker R. The soil seed banks of North West Europe. Cambridge. 1996. 288 p.
96. Словарь русского языка. М.: Русский язык, 1986. Т. 2. 736 с.
97. Сержанин И.Н. Млекопитающие Белорусской ССР. Минск: АН Белорусской ССР, 1955. 312 с.
98. Гусев А.А. Функциональная роль диких копытных животных в заповедных биогеоценозах // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М.: Гл. упр. охотничьего хоз-ва и заповедников, 1986. С. 94–105.
99. Завьялова Л.Ф. Биогеоэкологическая роль кабана в Дарвинском заповеднике и его значение в соседних сельхозугодьях // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России (федеральный отчет за 1992–1993 годы). М.: ВНИИ охраны природы, 1997. С. 99–100.

Подписано в печать 26.03.2020. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Тираж 100 экз.

Заповедник «Брянский лес»

242180 Брянская обл., Суземский район, ж/д ст. Нерусса, ул Заповедная, 2.

Тел. +7 (48353) 2-57-74 zapole@bk.ru www.bryansky-les.ru