

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АКТИВНОСТИ СОЛОНЦЕВАНИЯ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ (*CERVUS ELAPHUS* L., 1758, CERVIDAE, ARTIODACTYLA) ЯКУТИИ В НАТИВНОМ И ИНВАЗИОННОМ УЧАСТКАХ АРЕАЛА

© 2019 Степанова В.В.*, Аргунов А.В.**, Охлопков И.М.***

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН. Якутск 677890, Россия.
e-mail: * valstep@yandex.ru, ** argal2@yandex.ru, *** imokhlopkov@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.11.2017, После доработки 14.12.2018, Принята к публикации 27.02.2019

Регистрация литофагии благородных оленей посредством фотоловушек проведена на 5 природных солонцах Якутии, в том числе в нативной части ареала – 2 и на участке его расширения – 3. Путём химического анализа выявлено, что содержанием большинства химических элементов богаче почвы зверовых солонцов нативной части ареала, чем почвы инвазионного участка. В общей сложности проведено 295 фотоловушко-суток. За этот период зарегистрировано 238 одиночных и групповых посещений солонцов. Зафиксировано пребывание на солонцах 300 благородных оленей, включая повторные заходы одних и тех же индивидов. При идентификации особей по половозрастному признаку выявлено всего 55 индивидов: 28 самцов и 27 самок. Максимальное количество солонцевавших одновременно оленей достигало 5 особей. Продолжительность литофагии благородных оленей в среднем ($M \pm m$) составила 13.8 ± 1.4 мин. (limit 1–98; $n = 232$). На инвазионном участке ареала олени тратят на солонцевание в полтора раза больше времени, чем в нативном. Активное посещение солонцов животными зарегистрировано в самое тёмное время суток – с 24 ч ночи до 4 ч утра, а наименьшее количество посещений наблюдалось на закате – с 20 ч до 24 ч. Посещаемость солонцов по месяцам выше в мае-июне, с июля она идёт на убыль. Половое соотношение особей, посетивших солонцы, составило: самцы – 50.9%, самки – 49.1%.

Ключевые слова: литофагия, солонцы, благородные олени, Якутия, временное распределение, поведение.

Введение

Благородный олень (*Cervus elaphus* L., 1758), за последние полвека расширяет свой ареал в пределах Якутии в северо-восточном направлении: с юго-западной части Якутии (нативный участок ареала) в центральную часть (инвазионный участок ареала) по долине р. Лена и её крупных притоков Буотама, Амга и Алдан. Северная граница современного ареала благородного оленя в Якутии проходит по 63° с. ш., поэтому северную часть ареала можно приравнять к приполярным областям, которые относятся к регионам, где литофагия животных наиболее выражена [Паничев, Гульков, 2001]. Подробно инвазия вида описана нами

ранее [Степанова, 2004; 2009; Степанова, Охлопков, 2010; Степанова, Аргунов, 2016].

При инвазии животных в период адаптации к новым условиям существования обычны стрессовые ситуации, во время которых происходят поведенческие и физиологические перестройки организма. К числу наглядных примеров таких перестроек относится литофагиальное пристрастие животных. Ярче всего оно отражает приспособление диких копытных к сезонным изменениям, которые в районе исследований протекают резко: быстрая смена фенологических явлений в вегетационный период, ускоренная сезонная перестройка жизни самих животных и поедаемых ими кормовых

растений, быстрая физиологическая перестройка организма копытных при смене одних видов кормов другими. По мнению многих биологов, дикие копытные в такой период перестройки испытывают потребность в дополнительном минеральном питании, которую удовлетворяют путём литофагии солонцовых почв. Благородному оленю присуща резкая смена кормов с грубых на сочные в отличие от лосей и диких северных оленей, в питании которых в течение года преобладают определённые специфические корма. Это ещё одна предпосылка к изучению литофагии на примере данного вида.

При объяснении литофагиальных пристрастий некоторых животных популярной становится «детоксикантно-антидиарейная» гипотеза, или гипотеза нормализации работы пищеварительной системы через употребление глинистых минералов, таких как смектит, иллит и каолинит [Бгатов, Паничев, Собанский, 1988]. По мнению А.М. Паничева и Л.С. Голохваста [2009], главный механизм взаимодействия минералов с живыми системами пока только начинает приоткрываться в сфере энергоинформационных взаимодействий.

Кроме того, к основным механизмам эволюционного возникновения способности животных приспосабливаться к жёстким условиям окружающей среды относят механизмы, контролирующие осмотический гомеостаз. В его поддержании ведущую роль играют ионы натрия, на долю которого приходится более 90% внеклеточных катионов. Для поддержания нормального осмотического давления даже небольшой дефицит натрия не может быть заменён никакими другими катионами, так как такая замена выражалась бы в резком увеличении концентрации этих катионов во внеклеточной жидкости, следствием чего неизбежно явились бы грубые расстройства жизнедеятельности организма. Этот вывод подтверждается опытами с гормоном – альдостероном, который усиливает выведение калия из клеток и поступление в них натрия. В этих условиях натриевый аппетит повышается, а калиевый – снижается [Уголев, 1967]. По данным А.М. Паничева [1987], максимальный скачок химизма растений наблюдается при

появлении зелёной растительной молодки, так как концентрация калия в молодых листьях может быть в два-три раза выше, чем в листьях последующих фаз вегетации. В этот период, возможно, наблюдается значительное снижение соотношения натрия к калию в организме жвачных животных.

Между тем эта немаловажная часть экологии диких копытных слабо освещается в литературе. Углублённым изучением литофагии животных в северо-восточной части Сибири до настоящего времени никто не занимался. Геолого-геохимические исследования солонцов в России проводили на Кавказе, в Приморье и Горном Алтае. Литофагиальное поведение диких копытных исследовалось в природном заповеднике «Хакасский». Относительно этих регионов территория Якутии лежит севернее и характеризуется суровыми климатическими условиями, которые требуют адаптационных пертурбаций в организме животных и в их поведении. Целенаправленные исследования особенностей солонцевания диких копытных в различных регионах их обитания могли бы восполнить пробелы в изучении этой стороны популяционной экологии крупных млекопитающих. Некоторые аспекты литофагиальных особенностей диких копытных Якутии освещены нами в предыдущих работах [Степанова, 2003; Степанова, Кривошапкин, 2008; Степанова, Охлопков, 2009; Аргунов и др., 2015; Степанова и др., 2016; Stepanova et al., 2017 и др.].

Проведение последующего сравнительного анализа полученных результатов с другими регионами и странами даст возможность определить место литофагии в адаптационных возможностях организма для выживания в северных условиях.

Цель работы – изучение адаптационных эволюционных процессов при функциональных и морфологических изменениях в организме диких копытных в криогенных условиях Севера, проявляющихся в литофагиальном пристрастии, сравнение особенностей литофагии благородных оленей в нативных и инвазионных участках ареала в Якутии, выявление отличительных черт в литофагиальной этиологии

благородных оленей в условиях расширения ареала вида на север.

Материал и методика

Регистрация литофагии благородных оленей посредством фотоловушек Bushnell проведена на 5 природных солонцах в нативной и инвазионной частях ареала (рис. 1) в бесснежное время года с мая по октябрь. Фотоловушки устанавливались в мае, так как доступ к солонцам был возможен только водным путём, который в северных условиях очищается от льда в начале мая. К тому же в условиях Якутии снег под лесным покровом полностью оттаивает только в конце апреля, и вегетация растений начинается в начале мая.

Использованные фотоловушки реагируют на движения животных и предназначены

для фотографирования средних и крупных животных. Фотокамеры оснащены пассивным инфракрасным датчиком движения и инфракрасным светильником, что позволяет получать чёрно-белое изображение в тёмное время суток и цветное в светлое время. Фотоловушки с установленной датой и временем размещали на деревьях на высоте около 1–2 м на расстоянии 5–6 м от солонцов. Фотографирование движущихся объектов происходило с промежутками 5 секунд.

Зверовые солонцы по морфологическим признакам делят на гидроморфные, литоморфные и солонцы переходного (смешанного) типа. Все гидроморфные разновидности солонцов приурочены к выходам на поверхность источников минерализованных вод. Литоморфные солонцы разнообразны как по внешнему виду, так и по расположению на местности.

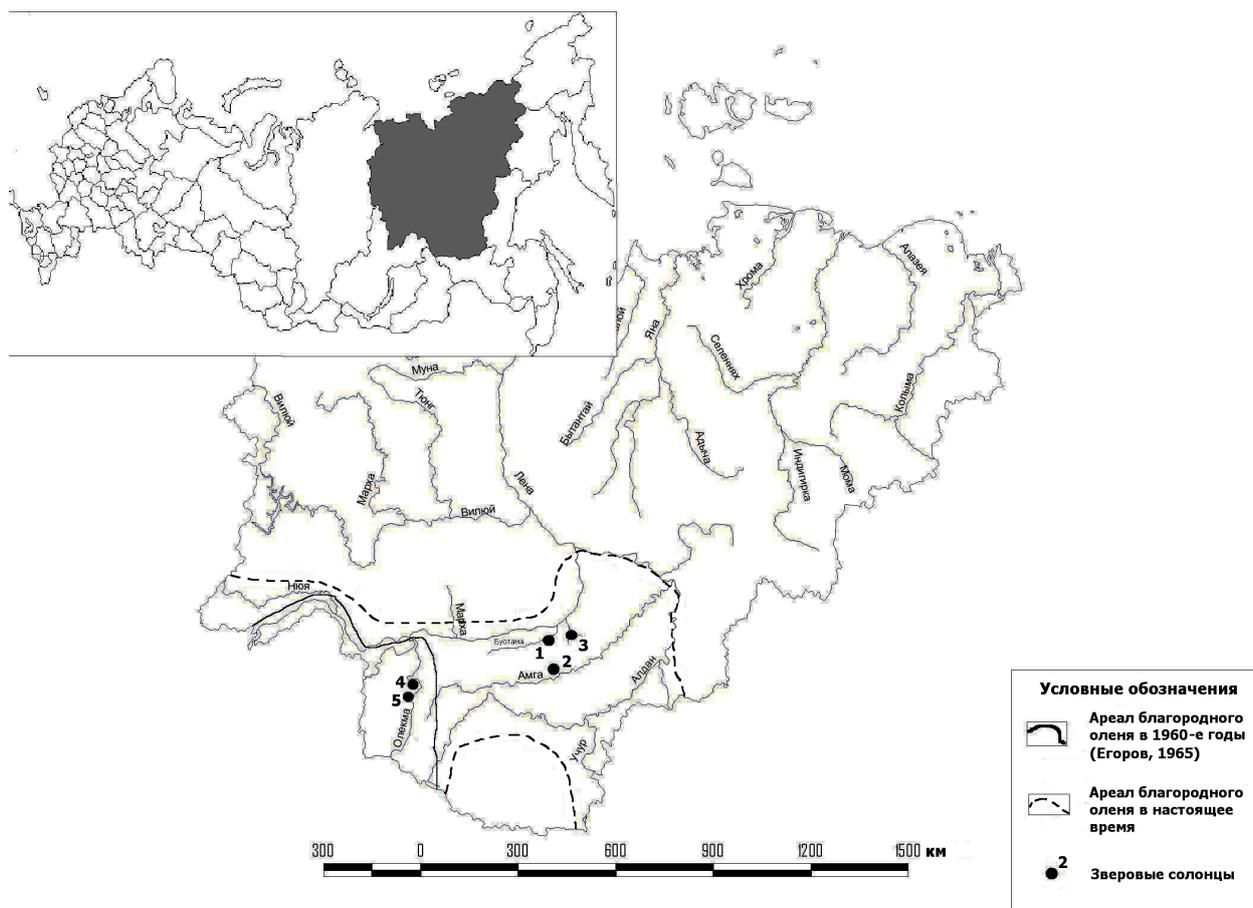


Рис. 1. Карта-схема ареала благородного оленя в Якутии и мест расположения исследованных солонцов: 1 – «Буотама»; 2 – «Лютенга»; 3 – «Курум-Кюнкю»; 4 – «Сордонноох»; 5 – «Ураанах».

Их основой могут быть различные по масштабам и генезису обнажения горных пород. Солонцы смешанного типа (лугово-степные) формируются на первой и второй надпойменной террасах.

В нативной части ареала благородного оленя наблюдения были проведены на территории заповедника «Олёкминский» в долине р. Олёкма (правый приток р. Лена) на двух солонцах: на оз. Сордонноох (пойма реки, гидроморфный солонец, $59^{\circ}05'$ с. ш., $121^{\circ}48'$ в. д., рис. 2) с 19 мая по 31 мая 2013 г., с 1 по 13 июня 2013 г., с 19 по 26 сентября 2013 г., с 4 июня по 26 июля 2014 г. и в местности Ураанах (берег реки, литоморфный солонец, $58^{\circ}54'$ с. ш., $121^{\circ}36'$ в. д.) с 20 июня по 7 июля 2015 г.

В инвазионной части ареала исследования проводились на двух литоморфных и одном смешанном солонцах: в бассейнах р. Буотама (правый приток р. Лена, территория Природного парка «Ленские столбы», $61^{\circ}01'$ с. ш., $128^{\circ}34'$ в. д., рис. 3) с 16 июня по 17 октября

2016 г., р. Лютенга (правый приток р. Лена, $61^{\circ}03'$ с. ш., $128^{\circ}54'$ в. д.) с 29 июня по 12 августа 2016 г. и р. Курум-Кюнью (левый приток р. Амга, $60^{\circ}01'$ с. ш., $127^{\circ}17'$ в. д.) с 25 мая по 23 июня 2017 г.

В общей сложности проведено 295 фотоловушко-суток, в том числе в инвазионном участке ареала – 196, в нативном – 99 (табл. 1). Разница в количестве отработанных фотоловушко-суток возникла по техническим причинам: не все ловушки функционировали в рабочем режиме весь период исследований. Всего получено и проанализировано 8830 фотографий, в том числе: солонцов в инвазионных участках – 4911, солонцов в нативных участках – 3919.

По полученным с фотоловушек данным рассчитано количество посещений солонца животными и общее количество посетивших солонцы благородных оленей. Малое количество животных, одновременно посещающих солонец, позволило идентифи-



Рис. 2. Гидроморфный солонец на оз. Сордонноох (нативная часть ареала)



Рис. 3. Литоморфный солонец на р. Буотама (инвазионный участок ареала)

Таблица 1. Объём наблюдений (фотоловушко-суток) на разных солонцах

	Название солонца	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Всего
1	«Буотама»	0	15	31	31	30	16	123
2	«Лютенга»	0	3	31	11	0	0	45
3	«Курум-Кюнкю»	6	22	0	0	0	0	28
Всего в инвазионных участках		6	40	62	42	30	16	196
4	«Сордонноох»	12	38	25	0	7	0	82
5	«Ураанах»	0	10	7	0	0	0	17
Всего в нативных участках		12	48	32	0	7	0	99
Всего		18	88	94	42	37	16	295

цировать отдельных особей и определить предполагаемое количество индивидов в том или ином участке. За период исследований зарегистрировано 238 одиночных и групповых посещений солонцов. Всего на солонцах за период исследований зафиксировано 55 индивидов: 28 самцов и 27 самок. Максимальное количество солонцевавших одновременно оленей – 5 особей. Всего зафиксировано 300

посещений солонцов благородными оленями, что включает повторные заходы одних и тех же индивидов.

Анализ проб почвы с солонцов и глинистых экскрементов благородного оленя, собранных в середине июня возле солонцов, проводился по методике анализа водной вытяжки [Аринушкина, 1970]. Всего проанализировано 15 проб почвы и 6 глинистых фекалий.

Статистическая обработка материала проводилась по общепринятой статистико-вариационной методике с применением программы Excel.

Характеристика условий обитания оленей в нативном и инвазионном участках ареала в Якутии

Отличие факторов, которые определяют на территории Якутии стрессовые ситуации и последующую тягу к солонцеванию жвачных животных, в нативном и инвазионном участках ареала благородного оленя сводится к следующему:

а) Климатические факторы. Якутия расположена в полосе поперечного влияния арктического и континентального воздуха умеренных широт. Климат Якутии суровый, резко континентальный. Годовая максимальная амплитуда может достигать до 102.8 °С.

Нативный участок ареала в Якутии заметно отличается от инвазионного сравнительно мягкой зимой, зато прохладным и дождливым летом. Как видим из табл. 2, среднегодовая температура в нативном участке выше на 4.3 °С, чем в инвазионном. Среднемесячная

температура января здесь также выше на 8.9 °С, а среднемесячная температура июля, наоборот, ниже на 1.1 °С. Имеются и различия в годовом количестве осадков: в нативном участке оно намного выше, чем в инвазионном, что определяет на последнем участке относительно неглубокий снежный покров и засушливое лето.

Переход от зимы к лету в нативной части ареала благородного оленя относительно растянутый и занимает примерно два месяца, тогда как в зоне расширения ареала весна протекает стремительно: зимние морозы, которые отступают в конце апреля, сменяются резким приходом жары. Здесь в течение одного месяца температура поднимается в среднем до +25 °С. Весной плюсовые температуры в нативной части отмечаются раньше – в начале апреля, в инвазионной части чуть позже – в конце апреля. Последние заморозки в инвазионной части наблюдаются в конце мая, тогда как в нативной части могут продержаться до середины июня [Атлас..., 1989]. В нативной части первые заморозки в воздухе случаются, как правило, в конце августа. В зоне экспансии вида наступление заморозков запаздывает до

Таблица 2. Климатические характеристики нативного и инвазионного участков ареала

Климатические характеристики	Нативный участок	Инвазионный участок
Среднегодовая температура, °С	-5.9	-10.2
Среднемесячная температура января, °С	-30.7	-39.6
Среднемесячная температура июля, °С	+18.0	+19.1
Годовое количество осадков, мм/год	326	238
Весенний переход 0 °С, дата	1.04.–10.04.	20.04.–30.04.
Последние заморозки, дата	5.06.–15.06.	20.05.–30.05
Наступление первых заморозков, дата	20.08.–30.08.	10.09.–15.09.
Осенний переход 0 °С, дата	20.09.–30.09.	20.09.–30.09.
Световой день (декабрь, часов)	6.5	5.0
Световой день (июль, часов)	18.5	20.0
Средняя высота снежного покрова, см	73	56

середины сентября, и за такой же короткий отрезок времени жара резко сменяется морозом. В конце сентября воздух быстро остывает до минусовых температур, и в начале октября земля покрывается первым слоем снежного покрова. Наличие в инвазионной части ареала открытых с севера меридионально вытянутых равнинных понижений, окаймлённых горными системами, обуславливает застаивание холодного воздуха зимой. В условиях равнинного рельефа и удалённости от океанов для этой области региона характерны резкие как сезонные, так и суточные перепады температур, которые могут создавать стрессовые ситуации для недавно расселившихся по этой территории оленей.

Зона расширения ареала благородного оленя в Якутии находится ближе к Полярному кругу, по этой причине в начале июля световой день длится на полтора часа дольше, чем в нативной части, – около 20 часов, в конце декабря на полтора часа меньше – около 5 часов.

Высота снежного покрова в инвазионной части ниже из-за менее выраженной расчленённости рельефа и малого количества осадков, что создаёт благоприятные условия для передвижения и тебеневки в снежное время года. В нативной же части глубокоснежье в отдельных участках ареала подталкивает благородных оленей к миграциям в места, где высота снега меньше.

б) Пищевые факторы. По нашим наблюдениям, в инвазионной части массовое появление первоцветов на первых проталинах на склонах сопок приурочено к началу мая, а в нативной – к концу апреля [Летопись природы..., 2012]. Начало массовой вегетации основного веточного кормового объекта благородного оленя – ивы, по нашим наблюдениям, в инвазионной части происходит в середине-конце мая, а в нативной части – в начале мая [Летопись природы..., 2012]. В инвазионной части ареала почвы в основном палево-осолоделые и относятся к Центральной якутской таёжно-аласной почвенной провинции, в нативной – дерново-карбонатные и относятся к Якутской Восточно-Сибирской таёжно-мелкодолинной провинции [Атлас..., 1989]. Это отличие в

почвообразовании мест обитания оленя создаёт предпосылки для изучения литофагии.

в) Защитные факторы. В нативной части ареала широко распространены темнохвойные леса, в инвазионной части – в основном светлохвойная тайга, что уменьшает защитные функции лесов для животных. Защитные свойства местообитаний благородных оленей определяются не только составом лесов, но и рельефом местности. Изрезанность рельефа нативной части ареала улучшает качество угодий, обуславливая образование «отстоев» – выходы скал, где олень может укрыться от хищников. Использование таких защитных участков животными отражается и на распространении последних. Наличие «отстоев» в инвазионной части ареала менее выражено, что определяется более равнинным рельефом. Этот фактор также создает стрессовые ситуации в новых условиях существования.

г) Антропогенные факторы. Зона экспансии благородного оленя находится близко от г. Якутска, то есть населена людьми больше, чем другие районы Якутии. Наличие в этом участке Федеральной автотрассы А360 и Амуро-Якутской железнодорожной магистрали также создаёт техногенные факторы беспокойства. Это обстоятельство служит дополнительным фактором беспокойства для расселяющегося вида.

Результаты и обсуждение

Посещение солонцов разных типов. Сухие солонцы характеризуются наличием лизунцов – углублений в породах и почвах, образовавшихся из-за выедания грунта животными. Размеры и конфигурация лизунцов могут быть самыми разнообразными. В основном они достигают глубины до 10–20 см, изометричны или вытянуты вдоль напластования. На грунте бывают отчётливо видны следы выгрызания пород с отпечатками зубов.

По нашим данным, для самцов более предпочтительны литоморфные солонцы в отличие от самок, для которых более привлекательны гидроморфные. Например, на двух литоморфных солонцах посещаемость самками была ниже, чем самцами, на 42.0 и 58.5%,

а в гидроморфном солонце этот показатель был ниже лишь на 12.0%. Но данная гипотеза требует дальнейших подтверждений, так как этот факт может быть обусловлен тем, что на литоморфных солонцах наблюдения велись в местах концентрации самцов.

С приближением к солонцам ощущается сильный запах животных и их экскрементов. Со всех сторон к солонцам радиально сходятся хорошо натоптанные тропы, среди которых различаются ярко выраженные – магистральные, и отходящие от них – подходные. На тропках попадаются экскременты животных, полностью состоящие из глинистого материала. Иногда солонцы расположены в 2–3 км один от другого, и все вместе образуют солонцовое урочище. В таких местах плотность населения копытных бывает наиболее высокой, что может указывать на пространственную связь между численностью животных и наличием на этих участках солонцов, а также на важность солонцов, как компонентов природной среды, повышающих её качество для оленей.

Содержание микроэлементов. Зверовые солонцы несколько различаются по содержанию тех или иных микроэлементов в зависимости от участка залегания. Нами выявлено, что по содержанию большинства химических элементов богаче почвы зверовых солонцов нативной части ареала благородного оленя в Якутии, чем почвы инвазионной части ареала

(табл. 3). Исключение составляют лишь сера и гидрокарбонат.

Как видим из таблицы 3 в глинистых экскрементах из солонцов нативной части ареала относительно солонцовых почвенных проб уменьшается содержание хлора, магния и натрия, а содержание остальных элементов увеличивается. В отличие от этого в фекалиях из солонцов инвазионной части ареала уменьшается количество только единственного элемента – натрия. Содержание всех остальных элементов увеличивается.

Сравнение средних статистических показателей содержания химических элементов на солонцах нативной и инвазионной частей ареала благородного оленя по критерию достоверности Стьюдента показало, что различие достоверно по хлору при доверительной вероятности 0.9, по кальцию при вероятности 0.85 и магнию при вероятности 0.75. По гидрокарбонату и натрию различия не достоверны. Возможно, это обусловлено малым количеством выборки. Для точного определения различий необходимо провести анализ большего количества солонцов.

А.М. Паничев считает [1987], что в начале вегетации растений на фоне резкого увеличения в пищеварительном тракте калия может нарушаться всасывание ряда щелочных и щёлочноземельных элементов, прежде всего, натрия, кальция и магния. Этим обстоятель-

Таблица 3. Результаты анализов водной вытяжки солонцов в нативном и инвазионном участках ареала благородного оленя в Якутии (мг-экв на 100 г)

Хим. элемент или соединение	Нативный участок				Инвазионный участок				Сравнение почв солонцов
	солонец (n=7)		фекалии (n=3)		солонец (n=5)		фекалии (n=3)		
	M±m	Limit	M	Limit	M±m	Limit	M	Limit	Критерий Стьюдента t
HCO ₂	1.33±0.19	0.3–2.2	4.97	3.0–7.0	1.36±0.29	0.7–2.0	4.46	3.21–5.71	0.08
Cl	1.92±0.78	0.1–5.4	1.70	0.1–2.7	0.26±0.13	0.1–0.55	1.03	0.36–1.71	1.88
SO ₂	0.64	–	1.88	–	2.38±0.38	1.2–5.96	4.21	2.89–5.54	–
Ca	2.6±1.06	0.3–10.7	3.6	1.05–7.2	0.87±0.33	0.3–2.35	3.69	2.68–4.71	1.55
Mg	3.1±0.29	0.5–14.2	2.73	1.0–3.9	2.47±0.41	0.8–7.43	5.50	3.57–7.43	1.26
Na	2.14±0.24	0.26–6.3	0.75	0.07–1.52	1.15±0.27	0.65–2.17	0.4	0.15–0.65	0.36
K	0.09	0.03–0.15	0.56	–	0.06±0.06	0.03–0.17	0.11	0.06–0.17	–

Таблица 4. Разовая продолжительность литофагии (мин)

Название солонца	Самцы			Самки			Оба пола		
	M±m	Limit	n	M±m	Limit	n	M±m	Limit	n
Инвазионная часть	16.7±2.7	1–89	62	21.8±4.6	1–78	30	18.4±2.3	1–89	92
Критерий Стьюдента, t	1.75	–	–	1.99	–	–	2.66	–	–
Нативная часть	10.6±2.2	1–97	79	11.1±2.8	1–98	61	10.8±1.7	1–98	140
Общее	13.3±1.7	1–97	141	14.6±2.4	1–98	91	13.8±1.4	1–98	232

ством, видимо, обусловлена концентрация ионов калия в фекалиях благородного оленя, так как для нейтрализации его содержания неусвоенная часть калия выводится из организма. По утверждениям исследователей [Бгатов и др., 1988], в экскрементах животных Верхоянского хребта наблюдается увеличение концентрации магния и калия и уменьшение кальция и натрия, что объясняется совокупными процессами растворения и ионного обмена в пищеварительном тракте.

Продолжительность литофагии. По результатам исследований, разовая продолжительность литофагии благородных оленей отличается на разных участках ареала (табл. 4).

По сведению И.Л. Майманаковой [2013], продолжительность солонцевания зависит от степени тревожности животных. Но данная версия нами не подтвердилась: в юго-западной Якутии все наблюдения проводились в заповеднике, и литофагия длилась почти вдвое быстрее, чем в зоне расширения ареала, где два солонца были вне заповедника и лишь один – в пределах охраняемой территории, но в условиях нестроого ограничения присутствия людей.

Если сравнивать оленей разного пола, то самки солонцуют дольше, чем самцы. В инвазионной части ареала это выражено отчетливо – на 23.4%, в нативной части менее выражено – на 4.5%, что, скорее всего, связано с гидроморфным состоянием солонца, что более предпочтительно для самок.

В общей сложности разовое солонцевание благородных оленей продолжалось от 1 до 98 мин, в среднем (M±m) 13.8±1.4 мин (n=232). В зоне расширения ареала вида солонцевание

длится на 41.3% медленнее, чем в основном очаге обитания. По данным других источников, у благородных оленей предел солонцевания до 40 мин [Свиридов, 1978] или до 110 мин [Майманакова, 2013]. По данным зарубежных авторов, продолжительность солонцевания достигает 164 мин [Ayotte et al., 2006].

Сравнение средних статистических показателей разовой продолжительности литофагии в нативной и инвазионной частях ареала благородного оленя по критерию достоверности Стьюдента показало, что различие достоверно при доверительной вероятности 0.90–0.99.

Динамика посещения солонцов с бесснежный период. Динамика среднесуточной посещаемости солонцов по месяцам представлена в таблице 5. Как видно из таблицы, наиболее продолжительное солонцевание, вплоть до октября, наблюдали в инвазионной части ареала. Здесь же наибольшая активность солонцевания самцов приходится на июнь-июль, в то время как в нативной части – на май и июнь. Такие различия, возможно, объясняются относительно поздней вегетацией растений в центральной Якутии по сравнению с юго-западной, а также могут быть обусловлены относительно более поздним развитием рогов у благородных оленей в зоне расширения ареала из-за климатических и трофических факторов. Однако по данным О.В. Егорова [1965], в юго-западной Якутии наиболее интенсивно солонцы посещаются в июне и июле. Это, скорее всего, было связано с тем, что наблюдения в мае месяце им не проводились из-за труднодоступности угодий во время ледохода.

Динамика посещения солонцов самками оленей немного иная. В инвазионном участке

Таблица 5. Динамика посещаемости солонцов по месяцам (количество посещений солонцов на 1 фотоловушко-сутки)

Участок ареала	Май	Июнь	Июль		Сентябрь	Октябрь	Весь период	n*
Самцы								
Инвазионный	0.17	0.42	0.85	0.17	0.10	0.06	0.42	82
Нативный	1.83	1.48	0.16	–**	0	–	0.99	98
Оба	1.28	1.00	0.62	0.17	0.08	0.06	0.61	180
Самки								
Инвазионный	0.67	0.40	0.22	0	0	0	0.17	34
Нативный	0.50	1.44	0.28	–	0.28	–	0.87	86
Оба	0.55	0.97	0.24	0	0.05	0	0.41	120
Оба пола								
Инвазионный	0.83	0.82	1.08	0.17	0.10	0.06	0.54	116
Нативный	2.33	2.92	0.44	–	0.28	–	1.86	184
Оба	1.83	1.97	0.86	0.17	0.13	0.06	1.02	300

* – количество посещений солонцов за весь период;

** – не было наблюдений.

пик их солонцевания приходился на май, а с августа они перестали посещать солонцы. Южноякутские самки посещали солонцы интенсивней в июне и посещение ими солонцов продолжалось до сентября включительно. Возможно, что отёл у северной границы ареала происходит чуть позже (в июне), чем в основном очаге ареала, а в мае беременные самки нуждались в потреблении микроэлементов.

По показателям за весь период (табл. 5), в нативном участке – солонцевание благородных оленей наблюдалось чаще, чем в инвазионном, что связано с относительно высокой плотностью населения вида в юго-западной части ареала. Кроме того, в инвазионном участке самки посещали солонцы вдвое реже ($n=34$), чем самцы ($n=82$), что, скорее всего, связано с низкой численностью и долей самок на периферии ареала, или же с концентрацией самцов в районе исследования в этот период года.

В нативной части ареала по 14 модельным животным (9 самцов и 5 самок) нам удалось рассчитать, что самцы в среднем посещали солонцы – 3.6 раза в месяц ($\text{limit}=1-7$), а самки – 3.0 раза ($\text{limit}=1-7$). В общей сложности

в месяц они посещают солонец в среднем 3.4 раза ($\text{limit}=1-7$) через 8–9 суток.

Суммарно по всем наблюдениям: с июля посещаемость солонцов резко снижается – на 56.3% относительно июня. В последующие месяцы она сокращается относительно предыдущих месяцев: в августе – на 80.2%, в сентябре – 23.5%, в октябре – на 53.8%.

В Хакасии отмечают массовое посещение солонцов благородными оленями также в мае-июне [Майманакова, 2013]. Это первый пик активности за год. Второй пик активности, по данным некоторых исследователей [Бгатов, Паничев, Собанский, 1988], в Сибири приходится на август месяц, перед гоном. По нашим данным, в августе на периферии ареала солонцы посещали только самцы, но активность была не такой высокой, как в июне-июле.

Сроки прекращения посещения благородными оленями солонцов меняются по годам. По утверждению Б.Г. Водопьянова и Н.С. Свиридова [1976], посещение искусственных и естественных солонцов этими оленями прекращается в дни с температурой воздуха ниже $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Местные охотники связывают окончание посещения солонцов с урожаем

грибов [Егоров, 1965]. Зимние посещения солонцов редки, ограничиваются непродолжительным лизанием мёрзлой земли [Бгатов, Паничев, Собанский, 1988]. В снежное время года (декабрь – март) мы периодически ($n=12$) наблюдали погрызы благородными оленями обнажённых прибрежных грунтов в долинах рек и ручьёв.

За весь период исследований частота посещений солонцов самцами и самками большой разницы не имеет: самцы 50.9%, самки – 49.1% (рис. 4). В нативной части ареала преобладают самки (54.9%), в инвазионной части, наоборот, самцы (58.3%). Это, скорее всего, связано с тем, что на периферию ареала отгоняются молодые самцы, а возможно, и с тем, что большинство наблюдений фотоловушками проведено на солонце по р. Буотама, где концентрируются в летнее время самцы.

В июне самки удаляются телиться в глухие места, и в это время самцы собираются вместе. Возможно, что участок р. Буотама и Лютенга более привлекателен для самцов благородного оленя, и в этот период года они концентрируются на этом участке, а самки переходят на отёл в сторону р. Амга, где есть

благоприятные для этого условия. На солонце по р. Курум-Кюнью, которая является притоком р. Амга, преобладают самки.

Суточная динамика посещения солонцов. Нами отмечено, что посещаемость оленями солонцов зависит и от времени суток. Мы подсчитали, что с 8 ч утра до 20 ч вечера (далее – день) активность солонцевания невысокая. Для детализации период с 20 ч до 8 ч разделили на три части: закат (вечер) – с 20 ч до 24.00 ч; самое тёмное время суток (ночь) – с 24.00 до 4.00 ч и рассвет (утро) – с 4.00 ч до 8.00 ч (табл. 6). Следует отметить, что относительно других регионов и стран, где проводились подобные исследования, световой день в летний период (особенно в конце с 24 ч ночи до 4 ч утра (33.7%). Наименьшая посещаемость солонцов в зоне расширения ареала наблюдалась днём с 8 ч до 20 ч (16.8%). Это объясняется повышенной населённостью людьми центральной части Якутии и влиянием фактора беспокойства. В отличие от этого в нативной части ареала благородные олени в дневное время чаще всего посещали солонцы (32.6%). Этот факт можно объяснить тем, что в той части ареала наблюдения проводились в заповеднике со

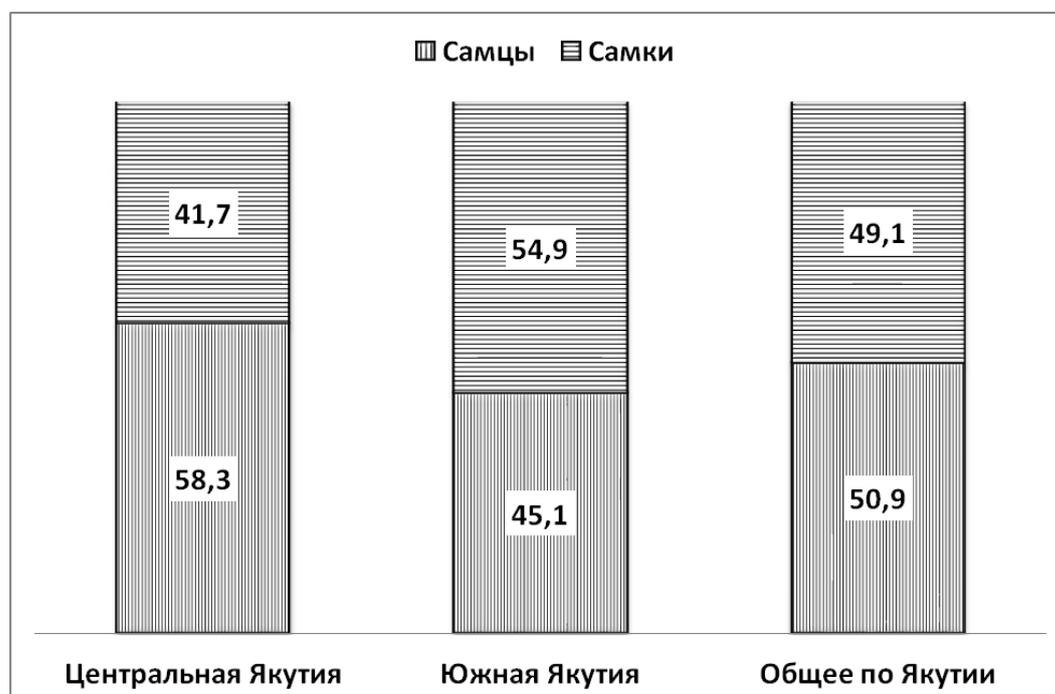


Рис. 4. Соотношение полов среди благородных оленей, посетивших солонцы (%)

Таблица 6. Суточная динамика посещаемости солонцов (%)

Участок ареала	Самцы					n	Самки					n	Оба пола					n
	день	вечер	ночь	утро	день		вечер	ночь	утро	день	вечер		ночь	утро				
Инвазионный	8.9	20.9	43.3	26.9	67	32.3	20.6	14.8	32.3	34	16.8	20.8	33.7	28.7	101			
Нативный	28.4	14.8	39.2	17.6	74	37.0	19.2	21.9	21.9	73	32.6	17.0	30.7	19.7	147			
Обе части	19.1	17.7	41.2	22.0	141	35.5	19.6	19.6	25.3	107	26.2	18.5	31.8	23.4	248			

строгим режимом охраны, действующим уже в течение 33 лет.

В целом по Якутии, интенсивное посещение солонцов оленями зарегистрировано в самое тёмное время суток – с 24 ч до 4 ч утра (31.8%), а наименьшее количество посещений – на закате, с 20 ч до 24 ч (18.5%).

Отмечены половые различия в суточной динамике посещения солонцов оленями. Самцы большей частью заходят на солонец с 24 ч до 4 ч утра. Самки часто посещают его в светлое время суток, что, скорее всего, обусловлено иерархией: присутствие самцов в ночное время суток на солонцах отпугивает самок. А.К. Федосенко [1980], он же и Р.Ж. Байдавлетов [1989] отмечали заходы маралов Алтая на солонец в вечернее и утреннее время, а маралов Тянь-Шаня весной – в дневное время.

Поведение на солонце. благородные олени ведут себя на солонцах, в отличие от лосей, очень настороженно. Через каждые 3–5 мин они поднимают голову и долго прислушиваются. Самцы ведут себя осторожнее, чем самки и молодняк. Хотя другие авторы [Майманакова, 2013] отмечают обратное. При постороннем шуме или запахе самцы какое-то время настораживаются и, если опасность не предвидится, то продолжают солонцевать, или, издавая грубый лай, пытаются напугать. Во время визуальных наблюдений за самцами было отмечено их иерархическое поведение. Чтобы напугать и отогнать, находящегося на солонце взрослого оленя, молодой самец вначале пытался в скрытой от солонца стороне подпрыгивать. Взрослый самец насторожился, но не ушёл. Когда молодой самец всё-таки подошёл солонцевать, взрослый отгонял молодого с солонца,

делая прыжки в его сторону, выпады рогами и передними копытами. При этом молодой отбегал в сторону, но возвращался солонцевать.

Осторожное поведение благородных оленей на солонцах и посещение их в тёмное время суток, скорее всего, обусловлено охотой на солонцах. Например, по наблюдениям Г.Г. Собанского [1980], при отстреле зверя на постоянных местах кормёжки количество зверей, выходящих кормиться, уменьшается в 2–3 раза, а пик активности смещается на тёмные часы – с 22–23 до 4–5 ч. Такое же поведение оленей отмечено в охотничьих хозяйствах Алтая [Соколов, Кузнецов, 1978].

Заключение

По результатам проведённых исследований, в Якутии в почвах зверовых солонцов нативной части ареала благородного оленя содержание большинства химических элементов выше, чем в почвах инвазионной части ареала. В глинистых экскрементах оленей из нативной части ареала уменьшается относительно солонцовых почвенных проб содержание магния, натрия и хлора, а в фекалиях оленей из инвазионной части – только содержание натрия.

На юго-западе Якутии благородные олени охотно посещают солонцы различных типов, находящиеся в поймах крупных рек и верховьях речек, а на севере ареала предпочитают литоморфные солонцы, находящиеся на склонах сопков, возвышенностей. Частота посещений солонцов на вновь осваиваемых территориях на 53.6% ниже, чем на обжитых.

В нативной зоне олени солонцуют на 41.3% быстрее, чем в зоне расширения ареала, что

объясняется низким содержанием микроэлементов в почвах центральнокутских солонцов, а также гидроморфным состоянием солонца на юго-западе Якутии. В нативной части ареала самки солонцуют лишь на 4.5% дольше самцов, что связано с гидроморфностью солонца в оз. Сордонноох, который более охотно посещался самками. В инвазионной части самки солонцевали на 23.4% дольше, чем самцы.

В нативной части ареала преобладают самки (54.9%), а в инвазионной, наоборот, самцы (58.3%). Это, скорее всего, связано с тем, что на периферию ареала отгоняются молодые самцы. Как следствие, солонцы на вновь осваиваемой территории самки посещают вдвое реже ($n=34$), чем самцы ($n=82$).

В нативной части ареала солонцевание оленей наблюдали с мая по сентябрь, а его пик у самцов приходился на май-июнь, а в инвазионной – с мая по октябрь с пиком у самцов в июле. Растянутый период литофагии и смещение его пика в инвазионной части, возможно, связаны с относительно поздней вегетацией растений на этом участке, что обусловлено его северным расположением. В нативной части интенсивное посещение солонцов самками наблюдается в июне после отёла во время усиленной лактации, и именно у самок солонцевание продолжается до сентября. В инвазионной части ареала интенсивная литофагия самок наблюдается в мае у беременных самок, а с августа не зафиксировано ни одного посещения ими солонца.

Суточная динамика посещаемости солонцов изменилась таким образом: в нативной части ареала благородные олени чаще посещали солонцы в дневное время (32.6%), а в инвазионной – в самое тёмное время суток (с 24 ч до 4 ч утра, 33.7%). Наименьшая посещаемость солонцов юго-западной Якутии приходилась на вечер – с 20 до 24 ч (17.0%), что связано с заповедным режимом на солонцах, а центральнокутских – на светлое время суток (с 8 до 20 ч, 16.8%). В обоих исследованных участках самцы обычно заходят на солонец с 24 до 4 ч утра, а самки – в светлое время суток, что обусловлено иерархией полов.

Таким образом, в зоне расширения ареала в Якутии выявлены следующие эколого-поведенческие изменения солонцевания благородного оленя: а) предпочтение литоморфных солонцов и увеличение разовой продолжительности солонцевания, что диктуется низким содержанием почвенных микроэлементов в палевых почвах Центральной Якутии; б) увеличение периода литофагиальной активности (до 5 месяцев), что связано с относительно поздней вегетацией растений, поздним началом морфолого-физиологических пертурбаций в организме оленей, а также климатическими факторами; в) смещение пика суточной посещаемости солонцов на самое тёмное время из-за густонаселённости человеком центральной части Якутии.

Благодарности

Авторы выражают свою благодарность администрации заповедника «Олёкминский» за любезно предоставленные материалы фотоловушек с солонца «Сордонноох» и солонца «Ураанах».

Исследование выполнено при финансовой поддержке базового проекта VI.51.1.11. «Структура и динамика популяций и сообществ животных холодного региона Северо-Востока России в современных условиях глобального изменения климата и антропогенной трансформации северных экосистем: факторы, механизмы, адаптации, сохранение» (рег. номер АААА-А17-117020110058-4).

Литература

- Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
- Аргунов А.В., Кривошапкин А.А., Боескоров Г.Г. Косуля Центральной Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2015. 123 с.
- Атлас сельского хозяйства Якутской АССР. М.: Главное управление геодезии и картографии при Совете министров СССР, 1989. 115 с.
- Бгатов В.И., Паничев А.М., Собанский Г.Г. Зверовые солонцы в горах Сибири // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1988. Т. 93, вып. 2. С. 42–53.
- Водопьянов Б.Г., Свиридов Н.С. Учёт охотничьих животных. Иркутск: Изд-во Иркутск. с.-х. ин-та, 1976. 38 с.
- Егоров О.В. Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 259 с.

- Летопись природы Олёкминского заповедника. Изучение естественного хода процессов, протекающих в природе, и выявление взаимосвязей между отдельными частями природного комплекса Олёкминского заповедника. Книга 25. 2011 год. Олёкминск, 2012. 138 с.
- Майманакова И.Л. Особенности поведения маралов (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1873) на солонцах в условиях горно-таёжного участка «Малый Абакан» заповедника «Хакасский» // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2013. Т. 22. № 4. С. 49–54.
- Паничев А.М. Зверовые солонцы Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. 206 с.
- Паничев А.М., Голохваст Л.С. О причинах и следствиях литофагального инстинкта // Успехи наук о жизни. 2009. № 1. С. 70–81.
- Паничев А.М., Гульков А.Н. Природные минералы и причинная медицина будущего. Владивосток: Изд-во ДВГТУ, 2001. 210 с.
- Свиридов Н.С. Марал // Крупные хищники и копытные звери. М.: Лесная пром-сть, 1978. С.129–159.
- Собанский Г.Г. Лоси и маралы на горном озере северо-восточного Алтая // В сб.: Копытные фауны СССР: экология, морфология, исполъз. и охрана. Тез. докл. (Совещ., 24–26 дек. 1979 г.) / Отв. ред. В.Е. Соколов. М.: Наука, 1980. С. 309–311.
- Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. Суточные ритмы активности млекопитающих. М.: Наука, 1978. 263 с.
- Степанова В.В. Суточная активность и питание *Cervus elaphus* (*Artiodactyla*, *Cervidae*) в условиях Якутии // Зоологический журнал. 2003. Том 82. № 6. С. 724–730.
- Степанова В.В. Расширение северо-восточной границы ареала благородного оленя (*Cervus elaphus* L., 1758) в Якутии // Зоологический журнал. 2004. Том 83. № 12. С. 1495–1498.
- Степанова В.В. Расширение ареала благородного оленя в Якутии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 49–59 // (http://sevin.ru/invasjour/issues/2009_2/stepanova...2.pdf). Проверено 15.11.2017.
- Степанова В.В., Аргунов А.В. Пространственно-временная динамика ареалов благородного оленя (*Cervus elaphus*, *Cervidae*) и сибирской косули (*Capreolus pygargus*, *Cervidae*) в Якутии // Экология. 2016. № 1. С. 51–55.
- Степанова В.В., Аргунов А.В., Охлопков И.М., Кириллин Р.А. Литофагальная активность лося (*Alces alces* L., 1758, *Cervidae*, *Artiodactyla*) в Центральной Якутии // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 6 // (<http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=25778>). Проверено 15.11.2017.
- Степанова В.В., Кривошапкин А.А. Солонцевание диких копытных в Якутии // Охота и охотничье хозяйство. 2008. № 7. С. 6–8.
- Степанова В.В., Охлопков И.М. Экология благородного оленя Якутии. Новосибирск: Наука, 2009. 135 с.
- Степанова В.В., Охлопков И.М. Ареал и численность благородного оленя (*Cervus elaphus* L.) в Якутии // География и природные ресурсы. 2010. № 4. С. 95–100.
- Уголев А.М. Физиология и патология пристеночного (контактного) пищеварения. Л.: Наука, 1967. 230 с.
- Федосенко А.К. Марал. Алма-Ата: Наука, 1980. 198 с.
- Федосенко А.К., Байдавлетов Р.Ж. Маралы. Лоси. Алма-Ата: Кайнар, 1989. 300 с.
- Ayotte J.B., Parker K.L., Arocena J.M., Gillingham M.P. Chemical composition of lick soils: functions of soil ingestion by four ungulate species // Journal of Mammalogy. 2006. Vol. 87. No. 5. P. 878–888.
- Stepanova V.V., Argunov A.V., Kirillin R.A., Okhlopov I.M. Time-study of moose (*Alces alces* L., 1758) geophagia activity in the Central Yakutia // Russian journal of theriology. No. 2. 2017. P. 185–190 // (<http://zmmu.msu.ru/rjt/rus/articles/article.php?volume=16&issue=2&pages=185-190>). Проверено 25.01.2018.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF GEOPHAGIA ACTIVITY OF RED DEER (*CERVUS ELAPHUS L.*, 1758, *CERVIDAE, ARTIODACTYLA*) OF YAKUTIA IN NATIVE AND INVASIVE PARTS OF THE RANGE

© 20197 Stepanova V.V.*, Argunov A.V.**, Okhlopkov I.M.***

Institute of Cryolithozone Biological Problems, Siberian Division of the Russian Academy of Sciences,
Yakutsk 677891, Russia.

e-mail: * valstep@yandex.ru, ** argal2@yandex.ru, *** imokhlopkov@yandex.ru

Registration of deer geophagia by the means of photo-traps was carried out at 5 natural salt licks of Yakutia, including the native part of the range (2) and the expansion zone of the species range (3). In chemical analysis we revealed that the content of most chemical elements is richer in the soils of animal solonetz of the native part of the range than in soils of the invasive part. In total, 295 of photo-trap days were conducted. During this period 238 single and group visits of salt licks were recorded. The stay of 300 deer on the salt licks was noted, including repeated visits by the same individuals. The identification of individuals by age and sex revealed only 55 deer: 28 males and 27 females. The maximum number of deer in simultaneous geophagia was 5 individuals. The duration of deer geophagia on average ($M \pm m$) constituted 13.8 ± 1.4 min [limit 1–98; $n=232$]. The duration of geophagia in invasive part of the range was one and a half time longer than in the native part of the range. Intensive visiting the salt licks by deer was registered in the darkest time of a day – since 24 hours midnight to 4 a.m., and the lowest number of visits was observed at a sunset: from 20 p.m. to midnight. Attendance of the salt licks by months is higher in May and June, since July it decreases. The sex ratio of individuals that visited the salt licks was as follows: males – 50.9% and females – 49.1 %.

Key words: geophagia, salt licks, red deer, Yakutia, the temporal distribution, behavior.