



УДК 599.735.3:591.53

Зимний веточный рацион оленых (*Cervidae*) в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня

А. Ю. Коньков

*Объединённая дирекция Лазовского заповедника и национального парка
«Зов тигра», с. Лазо, Приморский край
E-mail: konkov-zt@mail.ru*

Аннотация. Впервые проведено сравнение веточных диет симпатричных видов оленых (косуля, изюбрь, пятнистый олень) и оценка их перекрытия в кедрово-широколиственных лесах Южного Сихотэ-Алиня (российский Дальний Восток). Веточный рацион оленых изучался в зимний период 2003–2012 гг. методом тропления животных с регистрацией свежескушенных побегов в местах кормления. Основными пищевыми объектами являются 16 видов деревянистых растений, составляющих не менее 90 % веточной диеты любого вида оленых. Наиболее обильно потребляемыми видами были *Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve*, *A. tegmentosum*, *Ligustrina amurensis* и *Eleutherococcus senticosus*. Формирование зимнего рациона зависело от глубины снежного покрова и размеров тела оленых. Пищевые предпочтения оленых в значительной мере совпадают. Наибольшее перекрытие веточных диет (около 54 %), рассчитанное с использованием индекса Шёнера, отмечалось в парах «косуля – пятнистый олень» и «пятнистый олень – изюбрь». Веточные диеты косули и изюбря перекрываются слабее (38 %). Значительное сходство в использовании веточных кормов свидетельствует о достаточно высоком потенциале трофической конкуренции в парах видов, включающих пятнистого оленя.

Ключевые слова: изюбрь, пятнистый олень, косуля, кедрово-широколиственные леса, веточные корма, трофическая конкуренция, Дальний Восток России.

Введение

Часто конкурентные взаимоотношения между представителями одной трофической группы остаются незамеченными для исследователя и проявляются лишь при достаточно высокой плотности населения симпатричных видов. На юге Дальнего Востока при попытках структурирования сообществ копытных фактору конкуренции до конца 90-х годов XX в. не придавалось реального значения вследствие малочисленности популяций этих животных и различий занимаемых ими стадий [2].

В последней четверти XX в. в регионе наблюдался рост численности и восстановление ареала пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum*). Внимание экологов привлекла происходящая при этом структурная перестройка

сообществ копытных в ряде районов южного Приморья. Особенности динамики совместно обитающих популяций косули (*Capreolus pygargus tianschanicus*), пятнистого оленя и изюбря (*Cervus elaphus xanthopygus*) явно свидетельствуют о конкурентном вытеснении косули и изюбря пятнистым оленем [11; 9]. Однако прямых доказательств каких-либо взаимодействий их популяций, объясняющих механизм данного явления, не предоставлено. Снижение численности и изменение географического размещения благородного оленя, косули и других видов оленей в местах, освоенных интродуцированным пятнистым оленем, были отмечены также в Западной Европе, Новой Зеландии и Северной Америке [20–22; 29].

Главным механизмом взаимоотношений среди крупных растительноядных млекопитающих признаётся эксплуатационная конкуренция. Непременным условием возникновения конкуренции наряду с перекрыванием трофической и пространственной ниш является ограниченность кормовых ресурсов. Центральное место в определении потенциала межвидовой конкуренции отводится информации о перекрывании в использовании пищевых ресурсов [19; 28].

Межвидовые взаимоотношения оленьих в условиях их симпатрии на юге Дальнего Востока ранее не рассматривались. Предыдущие исследования, посвящённые питанию какого-либо вида оленей, ограничивались преимущественно составлением первичных списков кормовых растений с глазмерной оценкой их поедаемости [1–3; 8; 10; 13; 15; 16]. Построенные на базе этих данных спектры кормовых растений [18] свидетельствуют о высоком видовом разнообразии растительных компонентов, которые потенциально могут быть использованы копытными, но не несут информации об их реальном значении в кормовом балансе животных. Благодаря исследованиям Н. П. Присяжнюк и В. Е. Присяжнюк [15] наиболее хорошо изучено видовое разнообразие диеты пятнистого оленя в южном Приморье. Ими было установлено, как меняется соотношение основных кормовых групп (побеги деревьев и кустарников, травянистая растительность, листья, плоды) в питании пятнистых оленей по сезонам года. Особого внимания заслуживают исследования Ю. А. Дармана [5] по косуле в равнинных ландшафтах Приамурья и В. В. Гапонова [4] по изюбрю в хвойно-широколиственных лесах западного макросклона Сихотэ-Алиня. В их работах более углублённо изучены количественные аспекты трофических взаимоотношений рассматриваемых видов копытных и растительности.

Зима – в кормовом отношении наиболее напряжённое время года в жизни копытных умеренного пояса. Источники пищи в течение зимы оскудевают, снежный покров ограничивает доступ к подножному корму. В этот период вероятность трофической конкуренции возрастает. В лесных биоценозах основу зимнего рациона косули, пятнистого оленя и изюбря составляют древесно-веточные корма [2; 4; 5; 13; 15]. Их наличие рассматривается в качестве основного лимитирующего фактора, определяющего ёмкость лесных местообитаний для оленьих. Цель данного исследования – сравнить

использование веточных кормов тремя видами оленей в зимний период и оценить потенциал трофической конкуренции между ними.

Материалы и методы

Исследования проводились в юго-восточной части Приморского края на территории Лазовского заповедника. Район исследований расположен в горной системе южного Сихотэ-Алиня. Более 95 % территории покрыто лесами. Пересечённый рельеф обуславливает хорошо выраженную высотную поясность растительности [17]. Кедрово-широколиственные леса являются одной из господствующих лесных формаций в горных ландшафтах южного Сихотэ-Алиня и образуют самостоятельный вертикальный пояс в диапазоне высот от 200–300 до 600–1 000 м над у. м. Эти леса характеризуются сложным многоярусным строением и высоким флористическим разнообразием. В древесном пологе господствуют сосна корейская (*Pinus koraensis*), липа (*Tilia* sp.), дуб монгольский (*Quercus mongolica*), берёза ребристая (*Betula costata*) с участием ясеня маньчжурского (*Fraxinus mandshurica*), ореха маньчжурского (*Juglans mandshurica*), ильмов (*Ulmus japonica*, *U. laciniata*), клёнов мелколистного (*Acer mono*) и маньчжурского (*A. mandshuricum*), бархата амурского (*Phellodendron amurense*), ели аянской (*Picea ajanensis*), пихты белокорой (*Abies nephrolepis*). Нижний подъярус древостоя образуют низкорослые деревья: трескун амурский (*Ligustrina amurensis*), черёмуха обыкновенная (*Padus avium*), клёны ложно-Зибольдов и зеленокорый (*Acer pseudosieboldianum*, *A. tegmentosum*). Вместе с кустарниками они формируют хорошо развитый подлесок, переплетённый лианами лимонника китайского (*Schisandra chinensis*), актинидии (*Actinidia arguta*, *A. kolomikta*) и винограда амурского (*Vitis amurensis*). Из кустарников наиболее обычны клён бородчатый (*Acer barbinerve*), лещина маньчжурская (*Corylus mandshurica*), элеутерококк колючий (*Eleutherococcus senticosus*), жимолость золотистоцветковая (*Lonicera chrysantha*), чубушник тонколиственный (*Philadelphus tenuifolius*). Пожары и рубки леса сильно нарушили первобытный облик растительности, обусловив широкое распространение производных лесов с преобладанием берёзы плосколистной (*Betula platyphylla*) и осины (*Populus tremula*).

Оптимальные зимние станции оленей расположены в поясе дубовых и кедрово-широколиственных лесов до высоты 500–700 м над у. м. Пятнистый олень является доминирующим видом копытных на исследуемой территории и значительно превосходит по численности другие виды жвачных, составляя более 90 % совместного поголовья.

В данной работе анализируется материал полевых исследований, собранный в поясе кедрово-широколиственных лесов в 2003–2011 гг. Питание оленей мы изучали методом тропления животных в снежный период [14]. На вытропленных ходах регистрировались свежие скусывания растений. Общая протяжённость вытропленных ходов, включая как полные суточные тропления, так и их фрагменты, составила 6,7 км для косули (9 особей), 26,5 км для пятнистого оленя (20 особей) и 19,2 км для изюбря (7 особей). Всего на вы-

тропленных ходах учтено 8 713 поедов косули, 16 909 – пятнистого оленя и 5 373 – изюбря. Сбор материала производился на участках с хорошо развитой кормовой базой, не истощённой перевыпасом копытных, при высоте снежного покрова от 5 до 95 см.

Участие (доля) кормовых растений в диете копытных оценивалось по частоте их встречаемости (%) в общем объёме скушенных побегов. Разнообразие веточной диеты оленьих (ширина ниши) определено с использованием информационного индекса Шеннона – Винера [24]:

$$B = -\sum p_i \ln(p_i),$$

где B – ширина ниши вида; p_i – доля кормового растения i в диете вида.

Мы сравнили пищевые рационы и оценили степень их перекрытия с помощью коэффициента корреляции и индекса сходства. В качестве последнего использован индекс Шёнера [27], который по Абрамсу [19] лучше других применим для оценки перекрытия ниш:

$$O_{jk} = 1 - 1/2 \sum |P_{ij} - P_{ik}|,$$

где O_{jk} – перекрытие диет видов животных j и k ; P_{ij} – доля кормового растения i в диете вида j ; P_{ik} – доля кормового растения i в диете вида k . Перекрытие диет видов j и k считается полным, когда $O_{jk} = 1$, и отсутствует, когда $O_{jk} = 0$ [23].

Результаты

По материалам троплений представители семейства оленьих использовали в пищу 53 вида деревянистых растений из 36 родов: 32 вида деревьев, 17 – кустарников, 3 – лиан и 1 – полупаразит (омела окрашенная *Viscum coloratum*). Данные виды являются наиболее распространёнными компонентами кедрово-широколиственных и кедрово-еловых лесов южного Сихотэ-Алиня. Остальные (неучтённые) виды крайне редко используются вследствие ограниченного распространения или низких кормовых достоинств. Почти половина (25) из учтённых кормовых растений также играют в питании оленьих весьма незначительную роль – доля каждого из них в рационе любого из трёх видов копытных составила менее 1 %, совокупно составив менее 5 % их веточной диеты.

Основу веточного рациона оленьих составляют виды, формирующие подлесок (табл. 1). В диете каждого вида копытных можно выделить 10 наиболее часто используемых в пищу видов деревянистых растений, на долю которых пришлось более 80 % объёма потреблённого веточного корма. Общий перечень таких наиболее значимых кормовых растений для трёх видов оленьих включает 16 видов из 15 родов – они формируют более 90 % веточного рациона любого из рассматриваемых видов оленей.

Наиболее часто олени использовали в пищу побеги лещины маньчжурской, трескуна, клёнов бородчатого и зеленокорого, элеутерококка. Веточный рацион косули, пятнистого оленя и изюбря более чем на 60 % был сформирован этими пятью видами. Для косули и пятнистого оленя перво-

степенным источником веточного корма являлась лещина маньчжурская, для изюбря – клён бородчатый. В питании изюбря и косули большое значение имели компоненты пойменной растительности – тополь и ива тонко-столбиковая (*Salix gracilistylla*). Пятнистый олень неохотно посещал пойменные молодняки тополя, ивы, чозении (*Chosenia arbutifolia*). Косуля в снежный период менее разборчива, довольствуясь в значительной мере растениями, неохотно и редко поедаемыми другими оленьими: клёнами ложно-Зибольдовым, мелколистным и маньчжурским, рододендронам остроконечным (*Rhododendron mucronulatum*) и др. В наших материалах роль клёна ложно-Зибольдова в питании косули явно переоценена, тогда как значение осины, ясеня и ильма напротив, недооценено. Разнообразие её веточной диеты оказалась ниже ($B_j = 0,96$), чем у изюбря и пятнистого оленя.

Таблица 1

Основные кормовые растения оленьих по материалам троплений
(частота встречаемости (%) в диете)

Название растения	Косуля (n = 9)	Пятнистый олень (n = 15)	Изюбрь (n = 6)
Деревья верхнего подъяруса			
Осина (<i>Populus tremula</i>)	0,01	4,31	2,28
Ясень (<i>Fraxinus mandshurica</i> , <i>Fr. rhynchophylla</i>)	0,13	3,65	0,04
Ильм (<i>Ulmus japonica</i> , <i>U. laciniata</i>)	0,61	2,12	0,27
Тополь (<i>Populus koreana</i>)	11,15	0,10	1,00
Сосна корейская (<i>Pinus koraiensis</i>)	0,90	5,71	0,06
Другие	5,59	3,88	1,29
Всего	18,40	19,77	4,92
Упавшие стволы и обломанные ветви деревьев	1,33	4,57	11,95
Деревья нижнего подъяруса			
Клён зеленокорый (<i>Acer tegmentosum</i>)	4,09	4,36	11,00
Трескун амурский (<i>Ligustrina amurensis</i>)	8,56	15,07	9,56
Черёмуха обыкновенная (<i>Padus avium</i>)	0,52	2,19	5,44
Ива (<i>Salix gracilistylla</i> и др.)	4,32	0,28	1,95
Клён ложно-Зибольдов (<i>Acer pseudosieboldianum</i>)	8,93	0,01	0,25
Другие	0,11	0,26	0,46
Всего	26,56	22,17	28,66
Упавшие стволы и обломанные ветви деревьев	0,02	1,20	4,14
Кустарники			
Лещина (<i>Corylus mandshurica</i> , <i>C. heterophylla</i>)	40,73	24,38	9,96
Клён бородчатый (<i>Acer barbinerve</i>)	5,64	10,95	31,23
Элеутерококк колючий (<i>Eleutherococcus senticosus</i>)	3,27	5,18	3,89
Другие	3,9	3,36	0,65
Всего	53,59	43,87	45,73
Лианы			
Актинидия (<i>Actinidia arguta</i> , <i>A. kolomikta</i>)	0,02	2,77	2,78
Лимонник китайский (<i>Schisandra chinensis</i>)	0,08	5,65	1,82
Всего	0,10	8,42	4,60
Всего скушенных побегов, шт.	8898	11635	5220
Количество видов	42	49	35

Отличительной особенностью рациона изюбря является более интенсивное использование клёнов бородчатого и зеленокорого, а также побегов с упавших ветвей и стволов взрослых деревьев. Их доля в веточной диете изюбря составила 58,3 %, тогда как в диетах пятнистого оленя и косули только 20,8 и 11,1 %. В многоснежный период изюбрь увеличивал потребление клёна бородчатого, лещины, трескуна, черёмухи, актинидии, элеуте-рококка. В многоснежье эти 6 видов составили 80 % диеты как у изюбря, так и у других оленьих.

Для пятнистого оленя в хвойно-широколиственных лесах характерно значительное потребление лиан и хвои сосны корейской. Последняя являлась постоянным компонентом зимнего рациона пятнистого оленя, в меньшей степени – косули и очень редко – изюбря. Пихта белокорая и ель аянская поедаются редко – как правило, в условиях дефицита других веточных кормов. К предпочитаемым растениям изюбря относится тис остроконечный (*Taxus cuspidata*). Однако он принадлежит к числу редких растений, и его роль в питании оленей незначительна.

Побеги взрослых деревьев являются более предпочитаемым веточным кормом, нежели побеги их подроста. Поступление веточного корма из верхних пологов древесного яруса в результате естественного падения живых деревьев или ветвей происходит достаточно редко, но иногда – во время сильных ветров или обильных снегопадов, сопровождающихся налипанием снега, – на локальных участках может отмечаться массовое обламывание стволов и ветвей деревьев. Пищевой рацион двух самцов пятнистого оленя, исследованный нами на одном из таких участков в течение трёх суток после снегопада (декабрь 2010 г.), на 90 % состоял из побегов с обломанных ветвей деревьев. Такая неординарная специализация была отмечена и для других особей на данном участке, но она имела локализованный и временный характер – несмотря на обилие обломанных ветвей, их побеги были утилизированы менее чем за неделю. Материалы данного тропления мы исключили из массива данных, так как они характеризуют питание в нетипичной ситуации.

Кору древесных растений олени поедают редко. На нашем материале её использование не было зарегистрировано. Однако в условиях дефицита кормов потребление коры пятнистым оленем может приобретать массовый характер.

В малоснежные и средние по снежности зимы наибольшим разнообразием отличалась диета у пятнистого оленя ($B_j = 1,22$), тогда как в многоснежный период – у изюбря ($B_j = 0,88$).

На состав диеты оленьих влияли как тип местообитания, так и состояние снежного покрова. Последний определяет доступность кормов и соответственно оказывает влияние на их потребление. В малоснежный период (высота снежного покрова менее 30 см) наряду с веточными кормами значительное место в питании оленей занимали ветошь травянистых растений и опавшие листья. При этом веточный рацион состоял преимущественно из наиболее предпочитаемых кормовых растений: клёнов зеленокорого и бородчатого, осины, липы, бархата, бересклетов (*Euonymus* sp.), а также побе-

гов упавших ветвей и стволов взрослых деревьев (за исключением хвойных видов, берёз и маакии амурской (*Maackia amurensis*)) и омелы. Их встречаемость в веточном рационе косули составила 79,4 %, пятнистого оленя – 61,2 %, изюбря – 85,2 %. Доступные ресурсы данной группы кормов ограничены. С увеличением снежного покрова потребление веточных кормов возрастало. Косуля и пятнистый олень становились менее разборчивыми, переключаясь на менее предпочитаемые, но обильные виды: лещину, трескун, элеутерококк и др. В многоснежный период значение группы наиболее предпочитаемых растений в диете оленьих снижалось до 9,2, 11,9 и 49,8 % соответственно.

Наиболее выраженная корреляция ($r = 0,80$, $p < 0,001$) и достаточно высокое перекрытие (53,5 %) в использовании веточных кормов обнаружены между пятнистым оленем и косулей (табл. 2). Особенно большое сходство их диет отмечалось в многоснежные зимы (при высоте снежного покрова более 50 см). В паре «косуля – изюбрь» корреляция ($r = 0,33$, $p < 0,01$) и перекрытие (37,5 %) веточных рационов были наиболее низкими. При этом с увеличением снежного покрова это расхождение в питании возрастало. Наибольшее сходство в использовании веточных кормов между изюбром и другими оленьими отмечалось в малоснежный период, когда питание всех оленьих было наиболее селективным.

Таблица 2

Показатели сходства веточных диет оленьих

Пары видов	В среднем за период исследований		Малоснежный период		Многоснежный период	
	R	O_{jk}	R	O_{jk}	R	O_{jk}
Косуля – пятнистый олень	0,80	0,54	0,80	0,46	0,95	0,73
Пятнистый олень – изюбрь	0,61	0,54	0,76	0,50	0,43	0,39
Косуля – изюбрь	0,33	0,38	0,92	0,67	0,44	0,28

Обсуждение

Богатое разнообразие дендрофлоры кедрово-широколиственных лесов обеспечивает широкий выбор веточных кормов, но подавляющее большинство из них вследствие редкой встречаемости либо низких кормовых достоинств играет незначительную роль в зимнем питании оленьих. Ключевое значение имеют 16 видов, которые обеспечивают 90 и более % веточного рациона оленьих.

Основными детерминантами разделения ниш среди жвачных копытных признаны размер тела [26] и морфофизиологический тип питания [25]. Согласно классификации Р. Хофмана [25] косуля по типу питания отнесена к «концентрированным селекторам», тогда как пятнистый олень и благородный олень к «промежуточным потребителям». Последние более адаптированы к избирательному питанию, менее специализированы и более оппортунистичны, чем «концентрированные селекторы».

Пищевые предпочтения оленьих в отношении деревянистых растений во многом совпадают. Их пищевая стратегия хорошо согласуется с оптимальной теорией кормления, в соответствии с которой особи питаются избирательно, когда пища обильна, и оппортунистически, когда корма ограничены, более однообразны и низкого качества [23]. При этом межвидовые различия пищевых рационов оленьих можно объяснить влиянием состава растительности (типа местообитаний), высоты снежного покрова и размера тела. От размера тела зависит широта перемещений, величина кормового поля и соответственно возможность поиска и выбора кормов в разнообразных снежных условиях. В малоснежный период (с высотой снега менее 20–25 см) для всех видов копытных характерен высокий уровень пищевой избирательности. Основу их веточной диеты составляет небольшая группа наиболее предпочитаемых растений. При этом рацион пятнистого оленя характеризуется наиболее высоким разнообразием. С увеличением высоты снежного покрова снижается доступность подножного корма и возрастает потребление веточных кормов. При высоте снежного покрова более 20–25 см косуля и пятнистый олень становятся менее разборчивыми, переключаясь на менее предпочитаемые, но обильные кормовые растения (лещина, трескун, элеутерококк). Изюбрь менее оппортунистичен. Его веточный рацион в меньшей степени подвержен влиянию снежного покрова.

Дивергенция оленьих в использовании веточных кормов детерминирована различиями в размере тела, от которого зависит физическая способность активного поиска пищи в снежных условиях, величина кормового горизонта, размер скусываемых фрагментов растений. Более крупные животные, имея большие размеры ротового аппарата, способны утилизировать более крупные и грубые части растений. В наиболее выгодном положении оказывается изюбрь. Однако пятнистый олень в кормовом отношении более пластичен и лучше адаптирован к недостатку пищи вследствие более развитой способности усваивать малоценные корма [22]. Косуля, обладая более высокими энергетическими потребностями (на единицу массы) и меньшими физическими возможностями, оказывается в наименее выгодном положении. В снежный период она в большей степени склонна к оппортунистическому типу питания, нежели её крупные сородичи.

Напряжённость конкурентных отношений в использовании веточных кормов в малоснежный период снимается за счёт широкой возможности освоения кормового пространства и использования подножного корма. В многоснежный период наиболее острые конкурентные отношения складываются между косулей и пятнистым оленем.

В европейской части России особенно напряжённые межвидовые отношения также складывались между акклиматизированным пятнистым оленем и косулей [6]. Исследователи отмечают более высокую конкурентоспособность пятнистого оленя и угнетающее влияние данного вида на косулю [7; 12].

Заключение

Высокий эндемизм дендрофлоры юга Дальнего Востока обуславливает географическую специфику пищевого спектра обитающих здесь представителей семейства оленьих. Использование веточных кормов рассматриваемыми видами копытных имеет селективный характер. Их пищевые предпочтения во многом совпадают. Из широкого разнообразия деревянистых растений ключевое значение имели 16 видов, составившие 90 % веточной диеты оленьих. Изюбрь, пятнистый олень и косуля имеют сходную пищевую стратегию, хорошо согласующуюся с оптимальной теорией кормления. Снежный покров при этом выступает как фактор, ограничивающий доступность кормов и передвижения животных. Межвидовые различия пищевых рационов оленьих можно объяснить влиянием состава растительности (типа местообитаний), высоты снежного покрова и размера тела. Последний определяет физическую возможность поиска и выбора кормов в условиях снежного покрова. В малоснежный период все олени оказывают предпочтение небольшой группе деревянистых растений. С увеличением снежного покрова потребление веточных кормов возрастает. Косуля и пятнистый олень более оппортунистичны – с увеличением снежного покрова они становятся менее разборчивыми, переключаясь на менее предпочитаемые, но обильные виды, тогда как изюбрь продолжает питаться более селективно. Высокая пластичность косули и пятнистого оленя позволяют им выживать в условиях скудного питания.

Сходство пищевых предпочтений и оппортунистический характер питания обуславливают высокий потенциал для конкуренции в парах видов, включающих пятнистого оленя. При этом косуля наиболее уязвима к конкурентному давлению пятнистого оленя. Полную картину трофических взаимоотношений может дать сравнительный анализ использования всех групп кормов, учитывая сезонный аспект, что требует привлечения более сложных методов.

Список литературы

1. Баскин Л. М. О питании благородных оленей / Л. М. Баскин // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44, вып. 3. – С. 465–468.
2. Бромлей Г. Ф. Копытные юга Дальнего Востока СССР / Г. Ф. Бромлей, С. П. Кучеренко. – М.: Наука, 1983. – 305 с.
3. Вендланд О. В. Кормовые растения дикого пятнистого оленя / О. В. Вендланд // Вестн. ДВФ АН СССР. – 1938. – С. 134–140.
4. Гапонов В. В. Экология, охрана и использование изюбря в Приморском крае: автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. В. Гапонов. – М., 1991. – 24 с.
5. Дарман Ю. А. Биология косули Хинганского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю. А. Дарман. – М., 1986. – 20 с.
6. Заблоцкая Л. В. Экологическая ниша пятнистого оленя на юге Подмосковья / Л. В. Заблоцкая // Копытные фауны СССР. – М.: Наука, 1975. – С. 94–95.
7. Казневский П. Ф. Дикие копытные животные Хопёрского заповедника и проблемы управления их популяциями / П. Ф. Казневский // Охотничье хозяйство и заповедное дело. – М.: Россельхозиздат, 1977. – С. 36–42.

8. Капланов Л. Г. Тигр. Изюбрь. Лось / Л. Г. Капланов. – М. : Изд-во МОИП, 1948. – 125 с.
9. Коньков А. Ю. Косуля (*Capreolus pygargus tianschanicus*) Лазовского заповедника: распространение, динамика численности и основные факторы, их определяющие / А. Ю. Коньков // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 2009. – Т. 114, вып. 5. – С. 43–49.
10. Лучник З. И. Кормовые растения южноуссурийской тайги / З. И. Лучник // Тр. Горно-таёжной станции. – Владивосток, 1938. – Т. 2. – С. 137–281.
11. Маковкин Л. И. Дикий пятнистый олень Лазовского заповедника и сопредельных территорий (Материалы исследований 1981–1996 гг.) / Л. И. Маковкин. – Владивосток : Русский остров, 1999. – 133 с.
12. Марченко Н. Ф. Олени Хопёрского заповедника / Н. Ф. Марченко // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы междунар. совещ. (31 янв. – 2 февр. 2007 г., г. Москва). – М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2007. – С. 285.
13. Михайловский Б. А. Осенне-зимние корма изюбря на Среднем Сихотэ-Алине / Б. А. Михайловский // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИОЗ. – Киров, 1975. – Вып. 49–50. – С. 71–78.
14. Насимович А. А. Опыт изучения экологии млекопитающих путём зимних троплений / А. А. Насимович // Зоол. журн. – 1948. – Т. 27, вып. 4. – С. 371–378.
15. Присяжнюк Н. П. Кормовые растения пятнистого оленя по систематическим группам, жизненным формам и сезонам года / Н. П. Присяжнюк, В. Е. Присяжнюк // Пятнистый олень Южного Приморья. – Фрунзе : Кыргызстан, 1974. – С. 3–61.
16. Рябова Т. И. Дикорастущие кормовые растения пятнистого оленя / Т. И. Рябова, А. П. Саверкин // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. Ботаника. – 1937. – Т. 2. – С. 533–674.
17. Таран А. А. Растительность Лазовского заповедника / А. А. Таран // Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника. – Владивосток : Рус. остров, 2002. – С. 10–30.
18. Шереметьев И. С. Экология питания парнокопытных юга Дальнего Востока / И. С. Шереметьев, С. В. Прокопенко. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – 167 с.
19. Abrams P. Some comments on measuring niche overlap / P. Abrams // Ecology. – 1980. – Vol. 61. – P. 44–49.
20. Banwell D. B. The Sika in New Zealand / D. B. Banwell // Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations / eds. D. R. McCullough [et al.]. – Springer, 2009. – P. 643–656.
21. Bartos L. Sika Deer in Continental Europe / L. Bartos // Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations / eds. D. R. McCullough [et al.]. – Springer, 2009. – P. 573–594.
22. Feldhamer G. A. Free-Ranging and Confined Sika Deer in North America: Current Status, Biology, and Management / G. A. Feldhamer, S. Demarais // Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations / eds. D. R. McCullough [et al.]. – Springer, 2009. – P. 615–641.
23. Gordon U. Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum / U. Gordon, A. W. Illius // Oecologia. – 1989. – Vol. 79. – P. 383–389.
24. Hanski I. Some comments on the measurement of niche metrics / I. Hanski // Ecology. – 1978. – Vol. 59. – P. 168–174.
25. Hofmann R. R. Evolutionary step of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system / R. R. Hofmann // Oecologia. – 1989. – Vol. 78. – P. 443–457.

26. Illius A. W. The allometry of food intake in grazing ruminants / A. W. Illius, I. J. Gordon // *J. of Animal Ecology*. – 1987. – Vol. 56. – P. 989–999.
27. Schoener T. W. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna / T. W. Schoener // *Ecology*. – 1968. – Vol. 49. – P. 704–726.
28. Schoener T. W. Resource partitioning in ecological communities / T. W. Schoener // *Science*. – 1974. – Vol. 185. – P. 27–39.
29. Swanson G. M. Sika Deer in the British Isles / G. M. Swanson, R. J. Putman // *Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations* / eds. D. R. McCullough [et al.]. – Springer, 2009. – P. 595–614.

Winter Browse Diet of Cervids in the *Pinus koraensis*-Broad-leaved Forests of the Southern Sikhote-Alin

A. Yu. Kon'kov

Joint Administration of the Lazovsky Reserve and «Roar of the Tiger» National Park, Lazo, Primorsky Region

Abstract. Browse diets and dietary overlap were investigated among sympatric native cervids (roe deer, sika deer and Manchurian wapiti) in the *Pinus koraensis*-broad-leaved forests of South Sikhote-Alin (Russian Far East). Browse diets of deer were determined by backtracking them in winters 2003 through 2012, then counting freshly browsed twigs at feeding sites. The main dietary items were sixteen woody species comprised no less than 90 % of any cervid browse diet. The most heavily consumed woody species were *Corylus mandshurica*, *Acer barbinerve*, *A. tegmentosum*, *Ligustrina amurensis* and *Eleutherococcus senticosus*. Shaping of winter diets depended on snow depth and body size of cervids. Browse preference of given ungulates coincided in many respects. Average browse diet overlap between a sika deer and a roe deer population and a sika deer and a wapiti population calculated with Schoener's index was about 54 %. Dietary overlap between roe deer and wapiti was lower (38 %). Considerable similarity in browse use between cervids indicates there is relatively high potential for competition in species pairs involving sika deer.

Keywords: Manchurian wapiti, sika deer, roe deer, *Pinus koraensis*-broad-leaved forests, browse diets, trophic competition, Russian Far East.

*Коньков Александр Юрьевич
научный сотрудник
Объединенная дирекция Лазовского
заповедника и национального парка
«Зов тигра»
692890, Приморский край, с. Лазо,
ул. Центральная, 56.
тел.: (42377)2-01-30
e-mail: konkov-zt@mail.ru*

*Kon'kov Aleksandr Yurievich
Research Scientist
Joint Administration of the Lazovsky
Reserve and «Roar of the Tiger» National
Park
56, Centralnaya st., Lazo settl., Primorsky
Region, 692890
tel.: (42377)2-01-30
e-mail: konkov-zt@mail.ru*