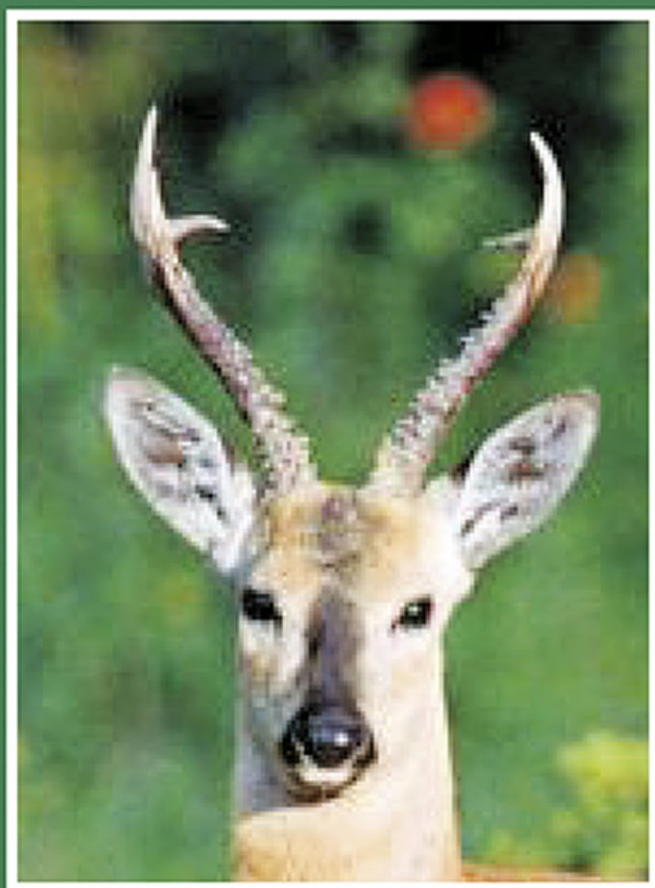


А.А. Данилкин

КОСУЛИ

биологические основы
управления ресурсами



Москва
2014

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
«Биологические ресурсы России: динамика в условиях
глобальных климатических и антропогенных воздействий»

А.А. ДАНИЛКИН

КОСУЛИ
биологические основы
управления ресурсами

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2014

Данилкин А.А. Косули (биологические основы управления ресурсами). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 337 с.

Научные основы управления ресурсами европейской и сибирской косуль.

Для биологов, охотоведов, егерей, лесников, охотничьих фермеров, студентов высших и средних специальных учреждений биологического профиля, охотников и любителей природы. Таб. 56. Ил. 67. Фото на наклейках 21. Библиогр. 1119.

Danilkin A.A. Roe deer (biological bases of resource management). M: Association of scientific editions of KMK, 2014. 337 p.

Scientific bases of resource management of the European and Siberian roe deer.

For biologists, game biologists, huntsmen, foresters, hunting farmers, students of the highest and average special establishments of a biological profile, hunters and fans of the nature. Tabl. 56. Fig 67. Foto 21. Ref. 1119.

Рецензенты: доктор биологических наук М.В. Холодова
кандидат биологических наук В.М. Кирьякулов

*Утверждено к печати Ученым советом Института проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Европейская и сибирская косули – одни из важнейших и перспективнейших охотничьих и рекреационных видов фауны России. Их ресурсы, однако, скудны. Численность и добычу этих копытных, при разумном управлении, реально увеличить в несколько раз. Но успешно управлять ресурсами можно лишь на научной биологической основе.

Фундаментальная отечественная монография «Европейская и сибирская косули», опубликованная в серии «Виды фауны России и сопредельных стран» (1992) более 20 лет назад мизерным тиражом (650 экземпляров), давно стала библиографической редкостью. В последние десятилетия накоплены новые сведения о биологии и систематике этих животных, и этот ценнейший научный материал, содержащийся в многочисленных отечественных и зарубежных публикациях, как и собственные 40-летние исследования, нуждается в обобщении. Все это, а также стремление способствовать приумножению ресурсов диких копытных животных, побудило меня взяться за подготовку современной монографии по косулям. В ее основу положен соответствующий раздел книги «Олени», изданной в серии «Млекопитающие России и сопредельных регионов» в 1999 г. Она наиболее востребована у специалистов, но тоже труднодоступна из-за малого тиража.

Структура новой сводки требует некоторых пояснений. Все научные сведения, которые можно было дать в сравнительном аспекте, для краткости изложения объединены в таблицах. Такая форма представления материала позволяет использовать книгу в качестве справочного пособия и значительно облегчает поиск нужной информации. Некоторые из таблиц, особенно касающиеся сведений о популяционной изменчивости, половой и возрастной структуре и численности, покажутся громоздкими. Однако именно этот, по крупницам собранный, материал более всего необходим исследователям при дальнейшем мониторинге видов. Из-за недостатка места в таблицах отдельные слова (область, край, республика) опущены или сокращены: заповедник (з-к), Центрально-Черноземный (Ц.-Черноземный), северо-восток (с.-в.) и т.п. Названия республик не всегда совпадают (например: Белоруссия – Беларусь; Татарская АССР – Татарстан и т.д.), что вызвано изменениями в административно-территориальном устройстве республик бывшего СССР и России. Пропуски в таблицах или знак вопроса – отсутствие сведений или информация, вызывающая сомнение.

Краткая характеристика рода и видов *Capreolus* основана на анализе детальных морфологических разделов монографий К.К. Флерова (1952), И.И. Соколова (1959), В.Г. Гептнера и др. (1961), а также на морфометрическом материале из собственных сборов и полученном при обработке коллекций зоомузеев: МГУ (Москва); ЗИН РАН (Санкт-Петербург); университета г. Лунд (Швеция); Британского музея естественной истории (Лондон); Национального музея природы (Париж); институтов зоологии (Киев, Вильнюс, Алма-Ата, Баку, Ереван, Тбилиси), биологии (Новосибирск, Улан-Батор), леса (София); Центрально-Черноземного заповедника (Курская область). Свои коллекции для измерений или некоторые данные по морфометрии косуль любезно предо-

ставили: К. Штуббе (Германия), Г. Марков (Болгария), В. Бресинский (Польша), М. Бек и Р. Прайор (Англия), А. Семпере (Франция), П.П. Блузма (Литва), А.Б. Арабули (Грузия), Р.Ж. Байдавлетов, А.Б. Бекенов, В.Б. Поле (Казахстан), В.Е. Тышкевич (Белоруссия), Г.Г. Собанский, Ю.А. Дарман, В.Г. Швец, К.А. Морозов, А.А. Киселев, В.Е. Локтионов и многие другие зоологи, охотоведы и охотники. Схема морфометрических измерений показана на рисунках 1 и 2.

Синонимика, отражающая историю исследований систематики косуль, дана главным образом по сводкам: Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Гептнер и др., 1961; Каталог млекопитающих СССР, 1981; Павлинов, Россоломо, 1987; Grubb, Gardner, 1998; Grubb, 2005 с необходимыми добавлениями и уточнениями по первоисточникам.

При характеристиках и описании изменчивости рода и видов неизбежны некоторые повторы. Однако такой диагностический подход весьма полезен при использовании книги в качестве справочного пособия. Некоторое «дублирование» материала в разделах «Распространение» и «Динамика населения» также оправдано и позволяет четче уяснить связь динамики ареалов и населения животных.

Историческое распространение рода и видов приведено в сжатой форме, поскольку подробно описано в монографии В.Г. Гептнера, А.А. Насимовича, А.Г. Банникова (1961). Материалы по современному распространению и численности животных получены при обработке литературных источников, сведений Главхоты РСФСР и ее

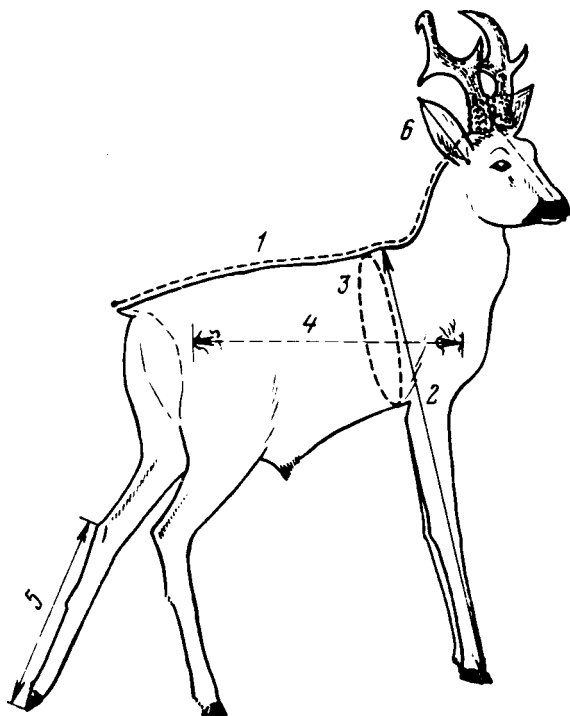


Рис. 1. Схема измерения тела косуль.

1 – длина тела (у косуль – вместе с хвостом, у других копытных – до корня хвоста); 2 – высота в холке; 3 – обхват туловища; 4 – длина туловища; 5 – длина ступни; 6 – длина уха.

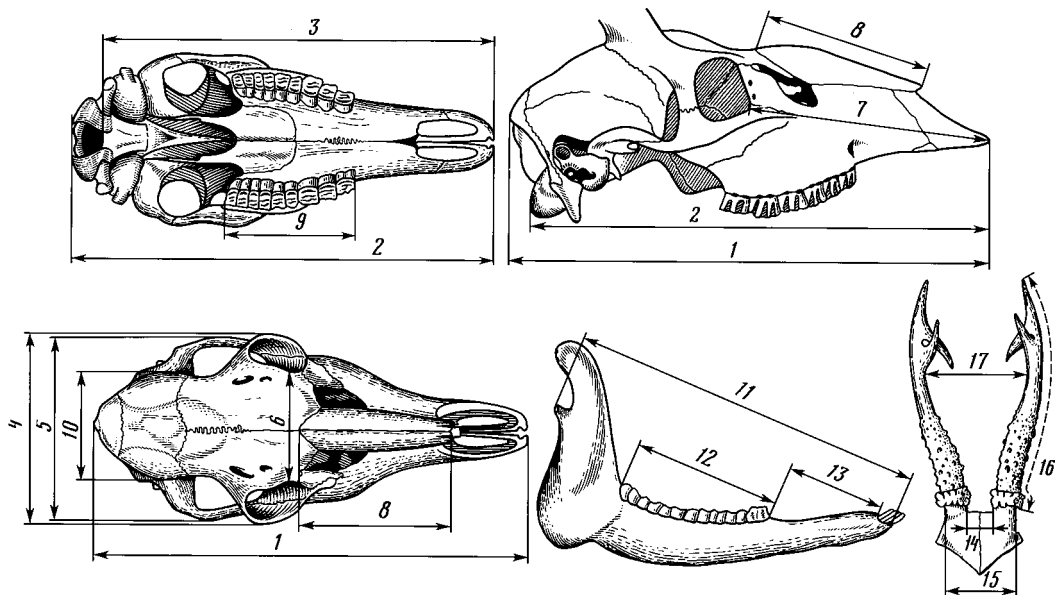


Рис. 2. Схема измерения черепа и рогов косуль.

1 – максимальная длина черепа; 2 – кондилобазальная длина; 3 – основная длина; 4 – максимальная ширина; 5 – скуловая ширина; 6 – межглазничная ширина; 7 – длина лицевой части; 8 – максимальная длина носовых костей; 9 – длина верхнего ряда зубов; 10 – максимальная ширина мозговой капсулы; 11 – длина нижней челюсти; 12 – длина нижнего ряда зубов; 13 – длина диастемы нижней челюсти; 14 – расстояние между внутренними сторонами осевых стержней рогов; 15 – расстояние между внешними сторонами осевых стержней рогов; 16 – максимальная длина рогов; 17 – максимальное расстояние между рогами.

Центральной научно-исследовательской лаборатории (ЦНИЛ), Государственной службы учета охотничьих ресурсов России, Центрохотконтроля, Охотдепартамента РФ, Ассоциации «Росохотрыболовсоюз» и их областных и районных отделений, а также в результате специальных экспедиций, опросных данных и личных сообщений зоологов, охотоведов и егерей. Сразу же замечу, что из-за проблем учета косуль практически все сведения о численности и плотности их населения сугубо приблизительные. Специалисты Государственной службы учета охотничьих ресурсов России нередко корректируют свои же отчетные или опубликованные данные, поэтому они отличаются в разных источниках. Тем не менее эти сведения вполне отражают тенденции динамики населения.

В монографии рассмотрены не только научные основы, но и проблемы управления ресурсами косуль в охотничьем хозяйстве России. Многие мои выводы и рекомендации не согласуются с официальным курсом и действующими нормативно-правовыми актами. Однако они уже восприняты практиками, что вселяет надежду на возможность реформирования неэффективного отечественного охотничьего хозяйства.

Автор весьма признателен рецензентам М.В. Холодовой и В.М. Кирьякулову за ценные замечания при прочтении рукописи и чл.-корреспонденту РАН Б.Р. Стригановой за финансовую поддержку издания книги. Неоценимую помощь в сборе и обработке материала оказали Л.Л. Данилкина, Г.Г. Марков, Е.Ю. Звычайная, М.В. Холодова, Д.А. Плахина, В.Е. Тышкевич, Ю.А. Дарман, А.Н. Минаев, К. Штуббе, а также

многие другие упомянутые в монографии и неупомянутые здесь зоологи, специалисты охотничьего хозяйства, заповедников и зоомузеев, егеря и охотники. Рисунки морфологического плана по эскизам автора подготовлены В.М. Гудковым. Цветные фотографии любезно предоставлены В.Г. Малеевым (обложка), И.П. Глуховым, Р. Прайором, В.А. Останиным, Н.И. Мальцевым, А.П. Савченко, В.Г. Юдиным. Всем моя глубокая благодарность.

ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА

РОД КОСУЛИ *CAPREOLUS* GRAY, 1821

Capreolus Frisch, 1775. Natur-System der vierfus. Thiere:2. Nom. nudum.
Capreolus Gray, 1821. London Med. Repos., 15:307. Тип рода *Cervus capreolus* Linnaeus, 1758¹.
Caprea Ogilby, 1837. Proc. Zool. Soc. London (1836), 4:135.

Характеристика рода. Косули – телеметакарпальные плотнорогие жвачные парнокопытные относительно мелкого размера, стройного и легкого сложения (фото 1–3, здесь и далее фотографии на вклейке). Длина тела особей в разных популяциях в среднем 107–144 см, высота в холке 66–94 см, масса – от 21 до 49 кг. Хвост рудиментарный (2–4 см), скрыт в волосах. Уши большие (13–16 см). Передние ноги немного короче задних. Шея длинная, грива отсутствует.

Окраска зимой серых или серо-бурых тонов, летом красновато-рыжая, у телят пятнистая. Околохвостовое «зеркало» большое, ярко-белое зимой, но летом оно заметно меньше или отсутствует у части особей. Конец морды без волос, черный; на нижней губе темное пятно, края верхней губы иногда белые. Половых различий в окраске нет. Линяют два раза в году – весной и осенью.

Череп удлинненный, мелких и средних размеров (в среднем 190–244 мм), его наибольшая ширина (86–106 мм) составляет менее половины длины. Слезные кости короткие, короче поперечника глазницы. Предглазничная ямка на слезной кости широкая, но в норме мелкая, слабо выражена и расположена близко к краю глазницы. Этмоидальное отверстие изменчиво по величине. Межчелюстные кости равномерно суживаются вперед, не образуя лопастеобразных выступов на наружном крае. Передние концы носовых костей вильчато раздвоены и соприкасаются с предчелюстными. Дентальная часть лицевого отдела относительно короткая. Верхнечелюстная кость сравнительно высокая и равна длине ряда коренных зубов. Сошник в его задней части низок и не разделяет хоанального отверстия. Роговые выросты лобной кости направлены назад и вверх, их высота с внутренней стороны не превышает ширины; они сближены (у европейской косули) или сравнительно широко расставлены (у сибирской косули). Резцы с расширенными, несимметричными длинными коронками. Нижние клыки по величине равны второму резцу, верхние, как правило, отсутствуют. P4 с двураздельной средней лопастью (передняя ветвь очень мала). Коренные зубы с коронкой средней высоты, мало суживающейся от основания к жевательной поверхности; их наружная стенка почти отвесная. Зубная формула – $i\ 0/3, c\ 0/1, p\ 3/3, m\ 3/3$; всего 32 зуба, при наличии верхних клыков – 34.

¹ Название *Capreolus* дано, вероятно, в связи с некоторой схожестью зверей с *Capra* (козлами), отсюда – дикая коза, козуля, косуля.

Рога в норме имеют только самцы. Рога небольшие (в разных популяциях в среднем 17–33 см, размах 8–26 см), трехконцевые (изредка 4–6-отростковые), бугристые у основания, розетки хорошо выражены, надглазничного отростка нет. Сбрасываются они осенью, рост новых начинается вскоре после сбрасывания.

Предглазничные железы нефункционирующие. Хорошо развиты специфические железы: метатарзальные (расположенные с внешней стороны задних конечностей – фото 5), межпальцевые (на задних конечностях в виде мешковидного впячивания) и железистые комплексы в коже дистальных отделов плюсны и пясти, которые по своему строению могут быть приравнены к специфическим железам. У самцов летом сильно увеличены сальные и потовые железы кожи головы, шеи и передней части туловища. Кожа на этих участках и мышцы шеи летом ежегодно утолщаются в 2–5 раз по сравнению с осенне-зимним периодом, что связано с морфологическими адаптациями к борьбе самцов за территории.

Диплоидный набор хромосом $2n = 70-84$. Кариотип сибирской косули содержит добавочные В-хромосомы.

Косули – ограниченные полигамы. Единственные парнокопытные с латентным периодом беременности. Обитатели лесостепи. Характерна резко выраженная территориальность в репродуктивный период. Существуют оседлые и сезонно мигрирующие популяции. Срок жизни в природе обычно не превышает 10–15 лет. Важные промысловые виды.

Распространение. Евразия (рис. 20, 22).

Эволюция, филогения, систематика. *Capreolus* причисляли к подсемейству Cervinae Baird, 1857 семейства Cervidae Goldfuss, 1820 (чаще – Gray, 1821) (Флеров, 1952; И.И. Соколов, 1959; Вислобокова, 1983) или же относили к подсемейству Odocoileinae Pоsоck, 1923 (Simpson, 1945; Гептнер и др., 1961; Viret, 1961; Haltenorth, 1963; В.Е. Соколов, 1979; Барышников и др., 1981; Короткевич, 1984; Вислобокова, 1990; Короткевич, Данилкин, 1992; Вислобокова, Калмыков, 1994; Данилкин, 1999; и др.). Д. Симпсон (Simpson, 1945) выделял в составе последнего трибу *Capreolini*, включив сюда, кроме *Capreolus*, род вымерших *Procapreolus*.

Телеметакарпальность, отсутствие надглазничного отростка и неодинаковая последовательность развития остальных, а также иное эволюционное направление развития зубов служат четкими отличительными признаками косуль от настоящих оленей подсемейства Cervinae и свидетельствуют об очень раннем, видимо плиоценовом, ответвлении *Capreolini* от филогенетического ствола оленьих (Короткевич, Данилкин, 1992; Вислобокова, Калмыков, 1994). В филогенетическом отношении род *Capreolus* гораздо более близок к *Alces*, *Hydropotes*, *Odocoileus*, *Mazama* и *Rangifer*, чем к *Cervus* (Cronin, 1991; Douzery, Randi, 1997; Потапов и др., 1997; Кузнецова и др., 2005).

По основным параметрам, включая хромосомный набор, косули явно относятся к группе телеметакарпальных оленей, однако по некоторым показателям не вписываются в нее (табл. 1). У них нет предглазничных желез. Сбрасывание рогов у *Capreolus*, как и у большинства представителей телеметакарпальных оленей, происходит осенью или в начале зимы, но рост рогов начинается практически сразу же после сбрасывания, тогда как у других – только весной. Отличаются они в этом отношении и от плезиометакарпальных оленей, у которых возобновление роста рогов происходит сразу же после сбрасывания, однако они сбрасывают рога весной, а не осенью. К тому же только у *Capreolus* активизация гонад происходит зимой, тогда как у других оленьих – в начале лета (Semper, 1982). Период спаривания у косуль начинается летом, а у дру-

Таблица 1. Некоторые отличительные признаки отдельных представителей Cervidae, имеющие систематическое значение

Вид	Группа	Хромосомный набор, 2n	Сроки (месяцы)			Пятнистость окраски у взрослых	Наличие предглазничных желез
			сбрасывания рогов	начала роста рогов	гона		
<i>Capreolus pygargus</i>	T*	70+(1–14)	XI–XII	XII–I	VII–IX	–	–
<i>C. capreolus</i>	T	70	X–XII	XII–I	VI–VIII	–	–
<i>Odocoileus hemionus</i>	T	70	I–II	IV–V	IX–XI	–	+
<i>O. virginianus</i>	T	70	I–II	IV–V	X–XI	–	+
<i>Rangifer tarandus</i>	T	70	XI–XII	III–VI	IX–XI	–	+
<i>Alces alces</i>	T	70–68	XI–XII	II–III	VIII–X	–	+
<i>Cervus elaphus</i>	П*	66–68	II–IV	III–IV	VIII–X	– +	+
<i>C. nippon</i>	П	62–68	IV–V	V–VI	IX–XI	+	+
<i>C. axis</i>	П	66	IV	IV–V	IX–X	+	+
<i>Dama dama</i>	П	68	IV	IV–V	IX–X	+	+

* T – телеметакарпальные, П – плезиометакарпальные.

гих оленей – осенью. Они единственные имеют латентный период беременности. Очевидно, что в семействе Cervidae косули должны занимать особое место.

Уникальность косуль подтверждается также гельминтологическими данными. Большинство представителей семейства, включая Cervinae и Odocoileinae, являются хозяевами одной или нескольких форм нематод подсемейства Elaphostrongylineae, к которым косули не восприимчивы ни спонтанно, ни в эксперименте. Личинки этих гельминтов погибают, достигнув их легких. В данном отношении они оказались сходными с зайцеобразными, грызунами и полорогими. Возможны два объяснения настоящему феномену – или косуля была хозяином элафостронгилин в прошлом, а потом стала невосприимчивой к инвазии (что маловероятно), или филогенетическая ветвь *Capreolus* дифференцировалась от общего ствола оленьих до того, как у последних исходная форма протостронгилид эволюционировала до элафостронгилин, т.е. косули обособились раньше, чем произошло разделение Cervinae и Odocoileinae. Таким образом, на основании гельминтологических данных косуль следовало бы выделить в самостоятельную систематическую группу, видимо, на уровне подсемейства (Прядко, 1972).

Новейшие генетические и таксономические исследования подтвердили обособленность Capreolini в семействе Cervidae. В результате ревизии (Lister et al., 1998) в последних изданиях Mammal Species of the World (Grubb, 2005) выделено подсемейство Carceolinae Brookes, 1828, куда включены и другие родственные трибы.

Эволюция косуль на современном этапе исследований представляется следующим образом. В основе рода *Capreolus* стояли плиоценовые виды *Procapreolus*. Самые древние из них известны в Евразии с позднего миоцена. Развитие *Procapreolus* шло по трем линиям: *P. loczyi* – *P. cusanus*, *P. ucrainicus* – *P. florovi* – *P. wenzensis* и *P. latifrons* – *P. stenos* и сопровождалось укорочением длины роговых пеньков, понижением относительной высоты первого разветвления рогов, сокращением длины ряда предкоренных зубов и их постепенной моляризацией, редукцией палеомериксовой складки. Современные косули по морфологическим особенностям строения черепа и рогов (рис. 3) представляют как бы следующую эволюционную стадию их развития. Признаки, сближающие оба рода, наиболее четко проявляются у сибирской косули (*Capreolus pygargus*), у которой кости конечностей (метаподии, большая берцовая, копытные

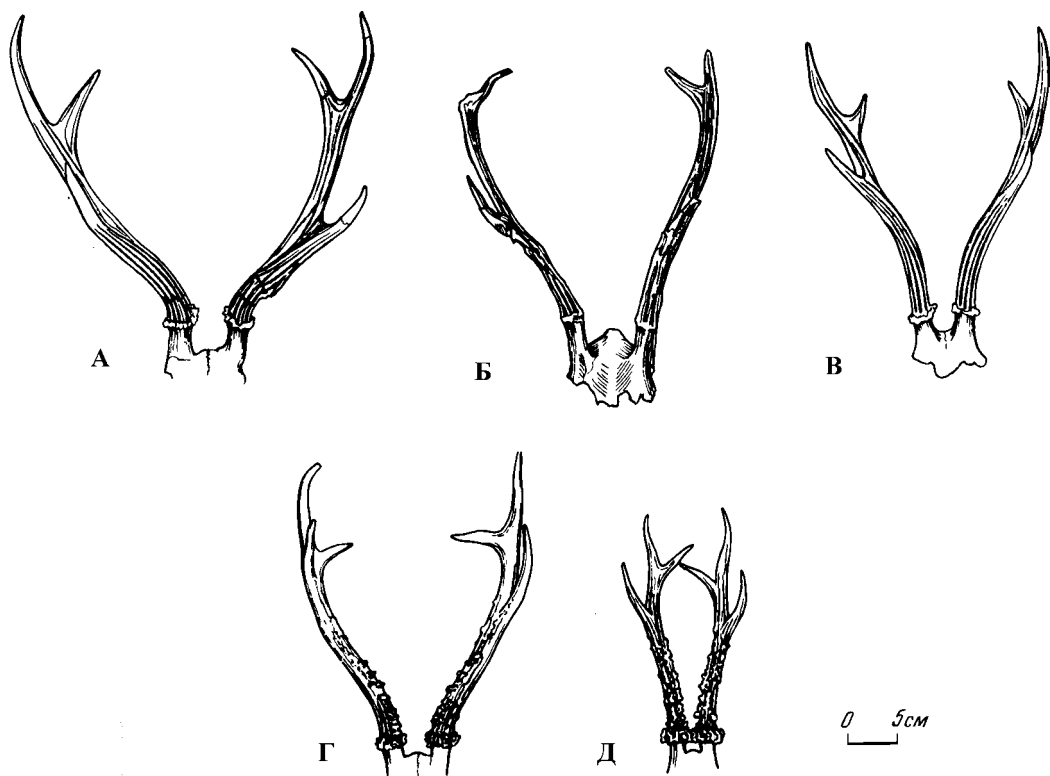


Рис. 3. Форма рогов *Procaptiveolus* (А–В) и *Capreolus* (Г, Д) (по: Короткевич, Данилкин, 1992). А–В – *P. florovi*, Г – *C. pygargus*, Д – *C. capreolus*.

фаланги и др.), резцы и рога близки к поздним *Procaptiveolus* – *P. wenzensis* или *P. cusanus* (Короткевич, 1970, 1974; Короткевич, Данилкин, 1992; Вислобокова, Калмыков, 1994). И ископаемые, и современные сибирские косули крупнее европейских.

По совокупности имеющихся сведений о плейстоценовых млекопитающих Б. Куртен (Kurten, 1986) пришел к выводу, что древние косули иммигрировали из Азии в Европу вместе с другими, азиатскими по происхождению, млекопитающими. Однако эта гипотеза требует специального изучения и подтверждения. Из-за скудности ископаемых остатков и отсутствия точных определений их геологического возраста пока нельзя однозначно говорить о более раннем или более позднем появлении косуль в том или другом регионе. В России наиболее древние остатки *Capreolus* обнаружены в Забайкалье в Удунге (конец раннего плейстоцена) и в Павлодарском Прииртышье (Вислобокова, 1973; Калмыков, 1990, 2008; Вислобокова, Калмыков, 1994). Э.А. Вангенгейм (1977) прииртышскую *Capreolus* sp. (экземпляр хранится в Палеонтологическом институте РАН) относит к кизихскому комплексу, характерному для первой половины позднего эоплейстоцена Западной Сибири, и отмечает близость его одесскому комплексу и верхневиллафранкским фаунам Центральной и Западной Европы. Остатки древних форм найдены также в позднеплейстоценовых и раннечетвертичных отложениях

ях в Китае, Закавказье, Приазовье, на юге Украины, в Молдавии, Передней Азии, Румынии, Германии, Франции, Италии, на Британских островах и в Сирии (Громов, 1948; Пидопличко, 1951а,б; Татаринов, 1970; Алексеева, 1977, 1990; и др.). Первое появление представителей *Capreolus* в Восточной Европе отмечено в котловинской фаунистической группировке, возраст которой сопоставляется с нижним виллафранком (Вангенгейм, Флеров, 1982). Однако костеносные отложения Котловины разновозрастны; остатки косуль, вероятно, происходят из отложений хэпровского фаунистического комплекса, возраст которого отвечает среднему виллафранку или позднему плиоцену. В умеренном поясе Евразии распространяется *C. suessenbornensis*, которая по морфологическим признакам близка к европейской косуле *C. capreolus* (Kahlke, 1956, 1958, 1960, 1969). Возраст фауны Зюссенборна определяется низами среднего плейстоцена (миндель), что сопоставимо с фауной тираспольского комплекса, возраст которого по стратиграфической схеме, принятой в бывшем СССР, соответствует нижнему плейстоцену (Кальке, 1971). *Capreolus* – типичный элемент фауны Европы, по меньшей мере, 600 тыс. лет (Sommer et al., 2009).

Плейстоценовые остатки косуль в Южной и Западной Европе и Азии обычны, но редки в Восточной Европе. Большая их часть и в Европе, и в Азии датируется верхним плейстоценом и голоценом (рис. 4).

С плейстоцена отчетливо прослеживается существование двух форм: *Capreolus capreolus* и *C. pygargus* (Короткевич, Данилкин, 1992). На основании данных по истории становления рода *Capreolus*, а также исходя из существования в плейстоцене естественных водных и ледниковых барьеров на границе Европы и Азии, можно заклю-

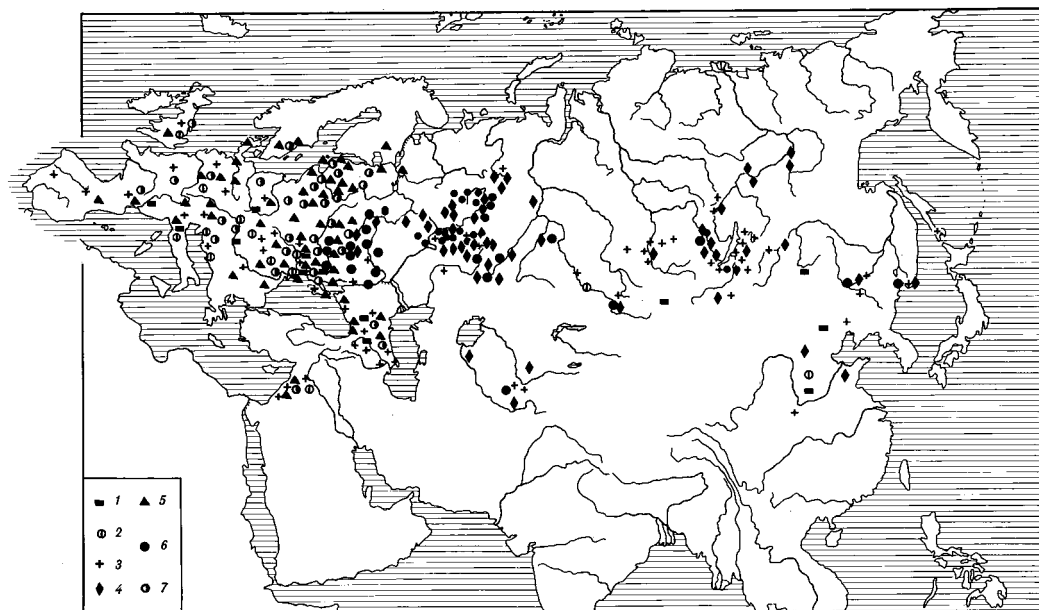


Рис. 4. Места находок остатков *Procapreolus* (1) и *Capreolus* (2–7) (по: Короткевич, Данилкин, 1992; с дополнениями, см. текст).

1 – плиоцен; 2 – поздний плиоцен – ранний плейстоцен; 3 – плейстоцен; 4, 5 – голоцен; 6, 7 – I–II тысячелетие н.э. (4 и 6 – сибирская, 5 и 7 – европейская косули).

чить, что развитие европейской и сибирской косуль длительный период времени происходило обособленно, и это привело к существенным генетическим различиям и частичной репродуктивной изоляции (см. ниже). Время видообразования европейской и сибирской косуль составляет, по генетическим расчетам, 1.375–2.75 млн лет, их дивергенция на молекулярном уровне (мтДНК) произошла минимум 150–370 тыс. лет назад, начало бифуркации сибирской косули на подвиды оценивается в интервале 229–462.3 тыс. лет или менее (Randi et al., 1998; Петросян и др., 2002; Lorenzini et al., 2014).

Современные популяции европейской косули, скорее всего, происходят от плейстоценовых предков, которые распространились на север и восток из южных ледниковых рефугиумов: иберийского, итальянского и, в меньшей мере, балканского, образовав смешанные группировки.

Сибирская косуля в послеледниковое время, возможно, обитала не только в Азии и Восточной Европе, но и, судя по некоторым крупным экземплярам костей и рогов, проникала в Центральную Европу (Kahlke, 1955; Boessneck, 1956; Raesfeld, 1956; Lehmann, 1958, 1960). Однако К.Л. Паавер (1965) на основании остеометрических исследований показал, что размеры даже очень крупных костей, найденных в Центральной Европе, все же уступают наибольшим показателям позднеголоценовой европейской косули из Восточной Прибалтики. В то же время сравнение голоценовых остатков сибирской косули из Поволжья, Урала и Западной Сибири с аналогичными европейскими показывает достоверные различия между ними (Косинцев, 1981; Гасилин, 2009).

Косуль, населявших Палестину, Сирию и Ливан со среднего плейстоцена до неолита, Н.К. Верещагин (1959) рассматривал как aff. *pygargus*.

Состав. По современным представлениям род *Capreolus* включает два вида: европейскую (*Capreolus capreolus* L.) и сибирскую (*Capreolus pygargus* Pall.) косуль (Соколов и др., 1992; Danilkin, 1995, 1996; Hewison, Danilkin, 2001; Grubb, 2005; и др.).

На территории России обитают оба вида.

ЕВРОПЕЙСКАЯ КОСУЛЯ ***CAPREOLUS CAPREOLUS* LINNAEUS, 1758**

Cervus capreolus Linnaeus, 1758. Syst. Naturae, ed. 10, 1:68. Швеция.

Cervus capreolus albus Kerr, 1792. Linn.'s Anim. Kingd.:302. Franche Comte, Франция.

Capreolus vulgaris Fitzinger, 1832. Beitr. Landesk. Osterr., 1:317. Австрия. Nom nov. pro *Cervus capreolus* Linnaeus.

Capreolus caprea Gray, 1843. List. Spec. Mammal. Brit. Mus.:176. Nom nov. pro *Cervus capreolus* Linnaeus.

Cervus capreolus plumbeus Reichenbach, 1845. Naturg. Saugeth, 3:3 bis. Германия.

Cervus europaeus Sundevall, 1846. Svenska Vetenskapsakad. Handl. (1844), 1:184. Nom nov. pro *Cervus capreolus* Linnaeus.

Capreolus vulgaris niger Fitzinger, 1874. Sitzungsab. Kaiser. Akad. Wiss., Wien, 70:247. Германия.

Capreolus vulgaris varius Fitzinger, 1874. Ibid.: 247. Германия.

Capreolus transsylvanicus Matschie, 1907. Weidwerk. in Wort u. Bild, 16:224. Бана, Румыния.

Capreolus capreolus balticus Matschie, 1910. Ibid., 19:263. Wichertshof, В. Пруссия. Тип в Zool. Mus. Humboldt-Univ., Berlin.

Capreolus capreolus albicus Matschie, 1910. Ibid.:263. Jesziorki, Lissa, Польша.

- Capreolus capreolus rhenanus* Matschie, 1910. Ibid.:263. Rouffach, Haute-Rhin, Франция.
- Capreolus capreolus thotti* Lonnberg, 1910. Ann. Mag. Nat. Hist., (8)6:297. Arndilly, Craig Ellachie, Morayshire, Шотландия.
- Capreolus capreolus canus* Miller, 1910. Ann. Mag. Nat. Hist. (8) 6: 460. Quintanar de la Sierra, Burgos, Испания.
- Capreolus capreolus warthae* Matschie, 1912. Dtsch. Jagerztg., 58:801. Dombrowo, Beuthen, Польша.
- Cervus (Capreolus) capreolus cistaunicus* Matschie, 1913. Veroff. Inst. Jagdk. Neudamm, 2:139. Dunnwald, Cologne, Германия.
- Cervus (Capreolus) capreolus transvosagicus* Matschie, 1913. Ibid.:139. Staufen, Vosges, Восточная Франция.
- Capreolus capreolus decorus* Cabrera, 1916. Bolet. Real Soc. Esp. Hist. Nat., 16:175. El Vierzo, Leon, Испания.
- Capreolus capreolus armenius* Blackler, 1916. Ann. Mag. Nat. Hist., (8)18:78. Sumela, Trebizond, Малая Азия.
- Capreolus capreolus joffrei* Blackler, 1916. Ibid.:79. Ferrieres, Paris, Франция.
- Capreolus zedlitzii* Matschie, 1916. Sitzungsb. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 8:272. Slonim, Белоруссия. Тип в Zool. Mus. Humboldt-Univ., Berlin.
- Capreolus coxi* Cheesman & Hinton, 1923. Ann. Mag. Nat. Hist., (9) 12:608. Zakho, Kurdistan, С.-З. Персия.
- Capreolus capreolus italicus* Festa, 1925. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino, (40) 37:1. Castelporziano, Ц. Италия.
- Capreolus capreolus grandis* Bolkaý, 1925. Novit. Mus. Sarajevo, 1:14. Neighbourhood, Sarajevo, Югославия.
- Capreolus capreolus whittali* Barclay, 1936. Ann. Mag. Nat. Hist., (10) 17:405. Alemdagh, Moda, Istanbul, Турция.
- Capreolus capreolus garganta* Meunier, 1983. Jagd u. Hege Ausbildungsbuch (Wildbiol. Inform. f. Jager), 6:149. La Garganta, Cordoba, Ю. Испания.

Характеристика вида. Один из самых мелких и грациозных видов оленей (фото 1). Половой диморфизм в размерах выражен слабо. Средняя длина тела (с хвостом) у взрослых особей 107–130 см, высота в холке 66–85, обхват туловища 64–82, длина ступни 34–42, длина уха 13–15 см. Масса тела у самцов в среднем 24–32 кг и у самок 21–32 кг.

Череп у европейской косули (рис. 5) сравнительно короткий, с маленькими барабанными камерами. Его максимальная длина в разных популяциях в среднем у самцов 191,9–213,2, у самок 189,6–212,2 мм; максимальная ширина 91,2–95,7 и 85,9–91,9 мм. Рога сравнительно небольшие (в среднем 17–26 см), сближены у основания, иногда их розетки соприкасаются. Стволы прямые, почти параллельные друг другу или слабо лировидные; их размах в среднем не превышает 14 см. Отростков, как правило, три, и они располагаются в одной плоскости. Бугристость выражена до первого отростка, но бугры («жемчужины») невелики, обычно не более 1 см. Довольно часто встречаются уродливые и искривленные рога, иногда – у самок.

Окраска зимнего меха различна: от серовато-бурой до темной на голове, спине и боках и более светлой на животе и внутренней части ног. На горле может быть серовато-белое пятно. Зеркало большое, чисто-белое. Типичная летняя окраска туловища рыжая или красновато-рыжая, верхняя часть головы серая или серовато-бурая. Основания волос серо-бурые или темно-бурые; эпидермальный слой кожи светлый, не пигментированный. В летнем меху зеркало слабо заметно или отсутствует у части особей. Волосы на метатарзальных железах темно-бурые или темно-коричневые (фото

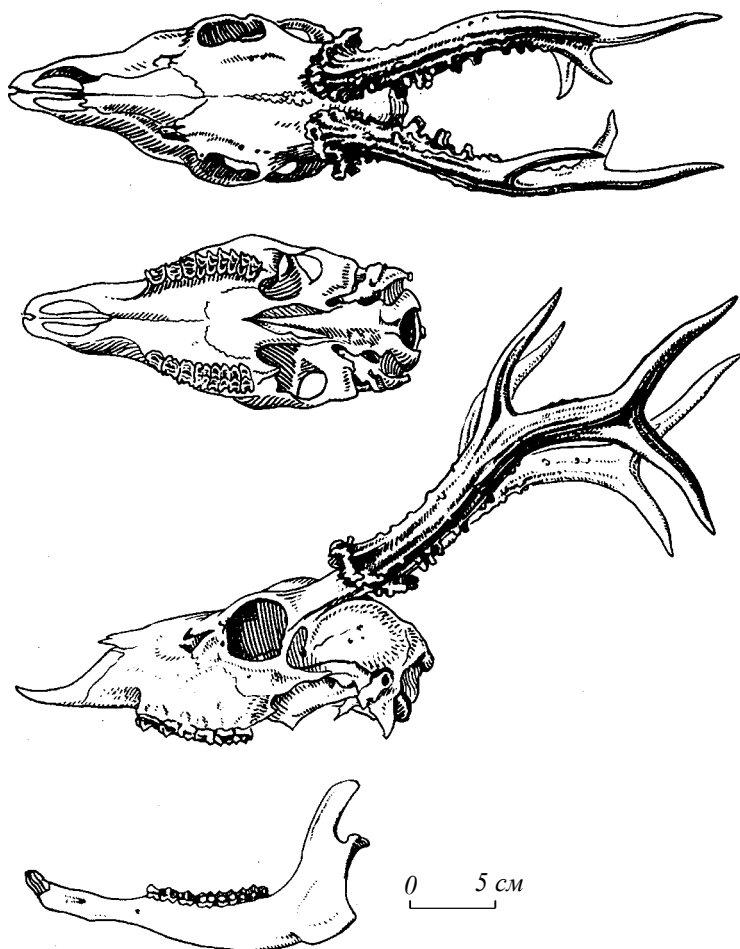


Рис. 5. Череп самца европейской косули.
Вид сверху, снизу и сбоку.

5). Детеныши рыжевато-желтые или ржаво-коричневые, с белыми или светло-охристыми пятнами в виде полос по бокам и спине, светло-охристым брюхом и внутренними сторонами ног. Ювенильная окраска меняется на зимнюю, «взрослую», ранней осенью (Флеров, 1952).

Диплоидный набор хромосом *C. capreolus* $2n = 70$ (Gustavsson, 1965). Кариотип стабильный. С общей 15–30-процентной пропорцией полиморфных локусов и ожидаемой средней гетерозиготностью около 5%, европейская косуля – один из наиболее изменчивых в генетическом отношении видов среди оленьих (Hartl et al., 1991; Kurt et al., 1993; Lorenzini et al., 1993; Vollmer u. a., 1995). В отличие от сибирской косули имеет два дополнительных антигена сыворотки крови (Марков и др., 1985) и иную митохондриальную ДНК (Потапов и др., 1997; Randi et al., 1998; Петросян и др., 2000; Токарская и др., 2000; Звычайная и др., 2011; Lorenzini et al., 2014; и др.).

Распространение. Европа (на восток до правобережных волжских областей) и Передняя Азия (рис. 22).

Состав. По морфологическим показателям вид относительно монотипичен (Сokolov и др., 1992; Sempere et al., 1996). Однако локальные популяции юга Испании и Италии отличаются по некоторым морфометрическим и генетическим параметрам, и их рассматривают в качестве подвидов *C. c. italicus* Festa, 1925 и *C. c. garganta* Meunier, 1983.

СИБИРСКАЯ КОСУЛЯ *CAPREOLUS PYGARGUS* PALLAS, 1771

Cervus pygargus Pallas, 1771². Reise versch. Provinzen Russ. Reiches, 1:453. Р. Сок, левый приток Волги.

Cervus pygargus mantschuricus Noack, 1889. Humboldt., 8:9. В. Маньчжурия, Китай. Nom. praeocc., non Swinhoe, 1864.

Capreolus tianschanicus Satunin, 1906. Zool. Anz., 30:527. Кульджа, Тянь-Шань. Тип в Гос. музее АН Грузии, Тбилиси.

Capreolus bedfordi Thomas, 1908. Abstr. Proc. Zool. Soc. L.:32; P.Z.S. L., 2:645. Tai-Yuen-Fu, Shansi, Китай. Тип в Mus. Nat. Hist., London.

Capreolus pygargus var. *ferganicus* Rasewig, 1909. Семья охотников, 8:16. Фергана, Туркестан.

Capreolus pygargus Pall. var. *caucasica* Dinnik, 1910. Звери Кавказа, 1:66. С. Кавказ.

Capreolus melanotis Miller, 1911. Proc. Biol. Soc. Washington, 24:231. Ching-Yang-Fu, Kansu, Китай.

Capreolus capreolus ochracea Barclay, 1935. Ann. Mag. Nat. Hist., 15:627. Корея.

Характеристика вида. Размеры *C. pygargus*, сравнительно с европейской косулей, более крупные (фото 2 и 3). Длина тела (с хвостом) взрослых самцов в разных популяциях в среднем 128–144 см, самок 127–143, высота в холке 83–94 и 82–91, обхват туловища 81–94 и 78–91, длина ступни 39–45, длина уха 14–16 см. Масса тела 35–49 кг у самцов и 32–47 кг у самок.

Череп сравнительно большой, узкий в области орбит, с вздутыми барабанными камерами (рис. 6). Его максимальная длина в разных популяциях у самцов 213,8–244,1 мм, у самок 219,3–238,8 мм в среднем; максимальная ширина 94,8–106,3 мм и 92,2–99,5 мм соответственно. Рога «сибирского типа»: с мощными стволами, сравнительно высокие (28–33 см в среднем, максимально до 48 см), с большим размахом (17–26 см, до 47 см), нередко сильно бугристые (длина «жемчужин» до 6 см), причем бугристость простирается до второго отростка; число отростков чаще 3, но нередко достигает 4 и, иногда, 5–7 на каждом роге.

Окраска животных разнообразна даже в одной популяции. Зимой – от светло-серой до темно-серой на туловище, охристо-бурая на голове, спине и боках, кремевая, рыжеватая, белесая на брюхе и внутренней стороне конечностей. У северных популяций преобладает светло-серый цвет, у южных – буроватый (фото 3). Зеркало большое, белое. На горле у многих особей одно-три белесых пятна (фото 2, 3), у некоторых зверей эти пятна велики и заходят по низу шеи до брюха. Летом окраска головы и

² Сибирская косуля получила название *pygargus* при следующих обстоятельствах. П.С. Паллас, путешествуя по провинциям Российской Империи, в октябре 1768 г. за Волгой на правом берегу р. Сок увидел животных, у которых «зад до самой спины покрыт большим белым пятном, по чему можно было сего зверя почестъ за П и г а р г а древних» (Паллас, 1809).

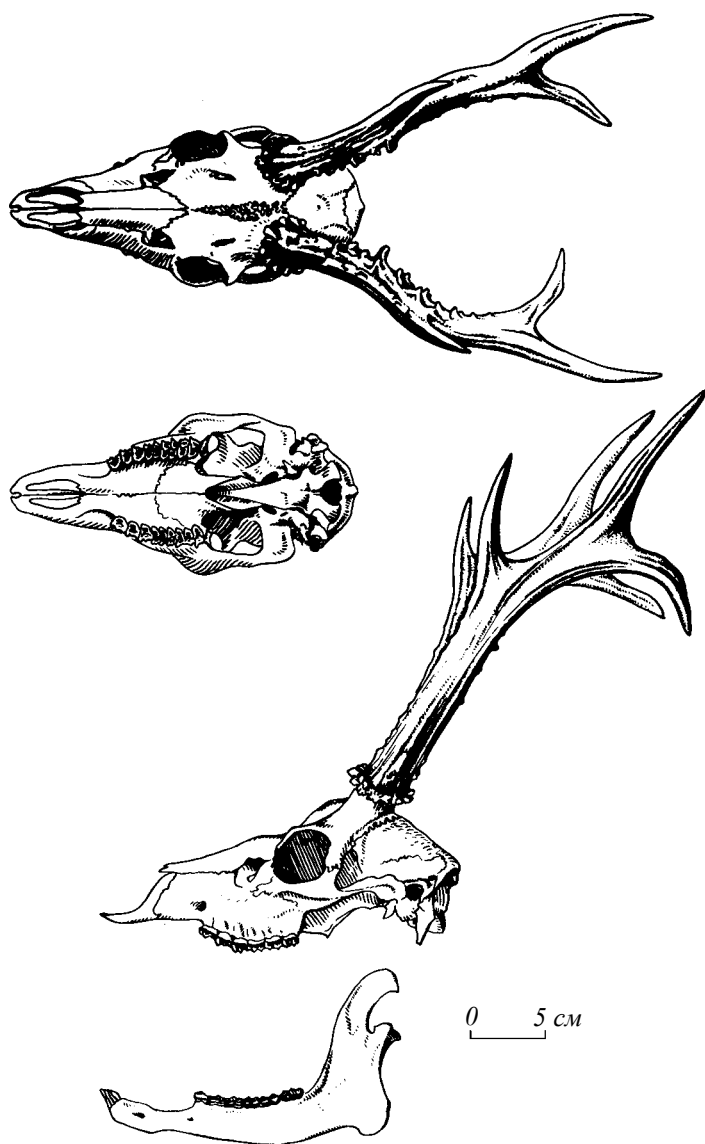


Рис. 6. Череп самца сибирской косули.
Вид сверху, снизу и сбоку.

туловища почти однотонная, светло-рыжая или ярко-рыжая, до кирпичной. Зеркало значительно меньше, чем зимой, и у части особей может отсутствовать. Цвет волос метатарзальных желез не отличается от окраски ног (фото 2 и 5). Летние волосы имеют белые основания, на хребте иногда буроватые, и постепенно рыжеют к вершине; эпидермальный слой кожи буровато-серый, пигментированный (Флеров, 1952). У детенышей ярко выражена пятнистость по буроватому фону (фото 4).

Кариотип, помимо 70 хромосом основного набора, содержит от 1 до 14 добавочных В-хромосом (Соколов и др., 1978; Данилкин, 1985; Графодатский и др., 1989, 1990). Он может быть стабильным и мозаичным (с разным числом хромосом у одной особи и у разных особей в одной и той же популяции – Данилкин, Баскевич, 1987). При скрещивании сибирской косули с европейской гибридные особи наследуют добавочные В-хромосомы (Zernahle, 1980). Сибирская косуля существенно отличается от европейской и по митохондриальной и ядерной ДНК.

Распространение. Восточная Европа, Азия (рис. 22).

Состав. Не вполне ясен. По морфометрическим параметрам реально выделить два или три подвида: *Capreolus pygargus pygargus* Pall., 1771, *C. p. tianschanicus* Satunin, 1906 и, видимо, *C. p. bedfordi* Thomas, 1908 (Соколов и др., 1992), однако такая таксономическая структура не подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями (см. ниже).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ТАКСОНОМИЯ

РАЗМЕРЫ И МАССА ТЕЛА

Масса новорожденных европейской косули колеблется от 1 до 2 кг (Блузма, 1975; Stubbe, Passarge, 1979; Тышкевич, 2001), сибирской, по моим наблюдениям ($n = 21$), – в среднем 2 кг (1980 г), минимальная – у детенышей из троен (1510 г), максимальная (2520 г) – у единственных телят средневозрастных матерей.

Детеныши растут очень быстро. Масса полугодовальных (в октябре – декабре) европейской косуль в Центральной Европе достигает в среднем 16–19 (12–22) кг (Приедитис, 1985; Рандвезр, 1989; Тышкевич, 2001), в Западной Европе на 1–4 кг меньше. Масса сеголетков сибирской косули в Амурской области, по нашим с Ю.А. Дарманом данным ($n = 36$), уже в сентябре составляет 22 (17–26) кг, в Забайкалье в зимний период – 24–25 кг (Смирнов, 1994). Еще выше она у детенышей в Зауралье (Данилкин, 1999): в ноябре ($n = 63$) – 28,6 (21–36) кг, в декабре ($n = 15$) – 33,9 (27–39) кг. Средняя масса полугодовальных сеголетков сибирской косули, взвешенных мной в разных районах ($n = 88$), – 27,8 (21–36) кг, что примерно на 10 кг больше, чем у ровесников европейской косули, и равно средней массе или больше ее у взрослых особей этого вида (табл. 2). С декабря рост зверей замедляется, а масса тела к весне уменьшается на несколько килограммов. Весной и летом происходит восстановление и дальнейшее увеличение живой массы, но скорость роста медленнее, чем у сеголетков. В возрасте 1,5 лет масса европейской косули в популяциях Латвии в среднем 23,5 кг (18–29 кг – Приедитис 1985). Живая масса сибирских косуль этого же возраста из разных популяций, исследованных мной ($n = 37$), больше на 11 кг – в среднем 34,5 (28–43) кг. В Забайкалье, по данным М.Н. Смирнова (1978), она чуть меньше – около 30 (26–33) кг.

Средняя длина тела 4–7-месячных сеголетков в крупной по размерам белорусской популяции европейской косули 97–105 см, высота в холке – 64–71, обхват груди – 54–71, длина стопы – 34–36 см (Тышкевич, 2001). Их сибирские ровесники (4–5 мес.), тем не менее, значительно крупнее – соответственно 114, 78, 73 и 38 см (Смирнов, 1994), а в Зауралье в ноябре – декабре, по нашим исследованиям, – 122–123, 78, 75–77 и 40 см.

Чем определяются различия в росте и развитии европейской и сибирской косуль – условиями существования или генотипом? Условия обитания, несомненно, оказывают существенное влияние: особи, населяющие лучшие биотопы, быстрее растут и достигают большей массы. «Полевые» европейские косули, например, крупнее «лесных» по многим параметрам (табл. 2 и 4), и эти отличия особенно заметны в младших возрастных классах (Fruzinski et al., 1975, 1982). Такая же закономерность, по моим наблюдениям, проявляется и у сибирской косули. У сеголетков ($n = 113$), добытых в ноябре разных лет в агроценозах Курганской области, средняя длина нижней челюсти на 2–6 мм больше, чем у их лесных ровесников. Однако развитие европейских и сибирских косуль различно даже в одинаковых условиях. В эксперименте (в вольере под Москвой) при примерно сходных размерах и массе в момент рождения, детеныши европейской косу-

Таблица 2. Масса тела (кг) взрослых европейских косуль

Самцы				Самки				Регион (источник информации)*
n	M±m	lim	σ	n	M±m	lim	σ	
55	24,5±0,6	–	2,4	63	21,7±0,5	–	2,1	Франция (12)
–	–	–	–	35	21,5	–	2,1	–"– (13)
50	24,0±0,3	15–32	2,8	17	22,6±0,9	21–34	3,7	Словакия (1)
30	23,7	–	2,6	27	22,9	–	2,2	Венгрия (2). Лес
12	28,2	–	3,1	15	23,7	–	2,3	–"– Поле
52	26,3±0,4	20–31	2,5	73	23,9±0,3	20–29	2,2	Болгария (3)
26	24,7±0,8	15–32	4,0	20	22,6±1,0	15–32	4,7	–"– (4)
–	24–28	–35	–	–	–	–	–	Румыния (15)
131	29,2	–35	–	213	26,1	–	–	Литва (5)
74	28,8±0,4	–	3,2	49	26,7±0,9	–	6,3	Латвия (9)
102	28,4±0,4	22–37	–	82	26,7±0,3	21–33	–	–"– (11)
>50	27,6±1,2	–37	–	>50	25,6±1,2	–35	–	Эстония (6)
5	29,6±1,6	24–33	3,6	4	29,0±1,3	26–32	2,6	Украина (7)
44	32,5±0,5	28–39	1,2	30	32,2±0,5	28–39	0,7	Беларусь (14)
–	25,6	–	–	–	23,0	–	–	Калининградская обл. (16)
59	27,7±1,1	21–34	6,9	62	26,0±0,6	19–32	4,4	Воронежская обл. (10)
9	32,0±0,8	28–36	2,4	8	30,0±0,7	25–34	2,4	Белгородская обл. (7)
2	29,3	27–32	–	–	–	–	–	С. Кавказ (7)
15	25,2	18–30	–	16	24,3	–	–	Закавказье (8)

* 1 – Hell, Herz, 1968; 2 – K. Matrai, L. Sugar, I. Heltay (личное сообщение); 3 – Петров и др., 1968; 4 – Г. Марков (личное сообщение); 5 – Блузма, 1974, 1975; 6 – Рандвеэр, 1989; 7 – Данилкин, 1999; 8 – Арабули, 1966; 9 – Янсон, 1975; 10 – Простаков, 1996а; 11 – Приедитис, 1985; 12 – P. Navagte (личное сообщение); 13 – J. Boutin (личное сообщение); 14 – Тышкевич, 2001; 15 – Алмэшан, 1959; 16 – Гришанов, Романов, 2007.

ли прибавляют в весе в среднем по 4 кг в месяц, а сибирской – по 6 кг и, кроме того, значительно превосходят первых по размерным показателям. В возрасте 4–5 месяцев максимальная масса европейских косуль достигала 22 кг, сибирских – 28 кг. Живая масса взрослых экспериментальных животных была в среднем 33 кг и 42 кг соответственно. Разница между массой особей этих видов во все сезоны года составляла в среднем 8–9 кг (Громов, 1988б). Следовательно, при сходных условиях обитания и продолжительности постнатального развития темпы роста у сибирской косули явно выше, чем у европейской, т.е. различия в развитии закреплены на генетическом уровне.

Рост и развитие этих копытных завершается к двум годам жизни. Взрослые европейские косули мельче, чем сибирские (табл. 2–5), и достоверно отличаются по средним экстерьерным показателям (Данилкин и др., 1992), но максимальные параметры особей первых перекрываются с минимальными параметрами вторых (рис. 7).

Максимальная масса (живой вес) взрослой европейской косули – 39 кг (изредка, вероятно, 40–42 кг – Флеров, 1952; Prior, 1995; Тышкевич, 2001), сибирской – 60 кг, но, видимо, могут встречаться особи с массой до 70 кг (Киселев, 1975; Собанский, 1988). Рекордные экстерьерные показатели животных в Европе (табл. 2), однако, следует воспринимать с учетом того факта, что среди европейских могут оказаться сибирские косули или гибридные особи (см. ниже). Европейские и сибирские косули различаются также и по размерам внутренних органов. К примеру, размеры отделов желудка (сетки и сычуга) у первых 80 мм и 148 мм, у вторых – 138 мм и 207 мм соответственно (Саблина, 1970).

Таблица 3. Масса тела (кг) взрослых сибирских косуль

Самцы				Самки				Регион (источник информации)*
n	M±m	lim	σ	n	M±m	lim	σ	
15	46,9±2,1	34–70	8,1	–	–	–	–	Средний Урал (1)
25	48,0±0,6	43–54	2,8	16	42,2±1,3	35–50	5,3	Ю. Урал (4)
72	47,6±0,4	43–59	3,5	6	46,8±1,5	43–52	3,2	Курганская обл. (4)
8	43,8±2,7	33–53	7,6	4	41,5±2,0	38–47	4,0	С. Казахстан (2)
14	48,6±1,6	41–60	5,9	6	44,5±1,6	38–47	3,9	Алтай (3)
–	50	–56	–	–	–	–54	–	Красноярский кр. (10)
–	47,3±2,2	41–59	–	–	36,2±3,0	29–47	–	–"– (14)
16	45,3±1,1	36–54	4,2	17	43,0±1,0	36–55	4,2	Иркутская обл. (4)
–	40,5±0,8	–	–	–	37,0±0,8	–	–	Предбайкалье (15)
23	44,5±0,8	38–52	–	27	38,8±0,5	34–43	–	Тува (13)
4	41,5	38–47	–	4	42,5	41–43	–	Якутия (9)
8	43,4±2,1	38–55	5,5	6	37,8±1,8	30–44	5,8	–"– (12)
7	36,6±1,2	32–40	2,8	11	33,4±1,0	30–39	3,0	Забайкалье (6)
25	40,4±0,7	33–47	3,6	29	35,0±0,6	30–41	3,2	Амурская обл. (11)
12	39,7±1,3	36–45	4,6	11	33,9±1,0	31–41	3,3	Хинганский з-к (7)
15	39,2	32–49	–	12	34,3	30–40	–	Дальний Восток (8)
9	35,5	27–40	5,1	15	35,4	32–38	1,9	–"– (16)
9	34,9±1,2	30–40	3,6	8	32,3±1,1	28–37	3,0	Монголия (4, 5)
32	35,0±0,5	30–43	3,1	24	32,0±0,7	28–39	3,2	Ю. Казахстан (2)

*1 – Киселев, 1975; 2 – Поле, 1974; 3 – Данилкин и др., 1989; 4 – Данилкин, 1999; 5 – С. Дуламцэрэн (личное сообщение); 6 – Смирнов, 1978; 7 – Дарман, 1986; 8 – Бромлей, Кучеренко, 1983; 9 – Егоров, 1965; 10 – Ельский, 1983; 11 – А. Данилкин, Ю. Дарман (неопубл. сведения); 12 – Боесков, Данилкин, 1998; 13 – Смирнов, 2000а,б; 14 – Савченко, Мальцев, 2002; 15 – Недзельский, 2007; 16 – Юдин, 1992.

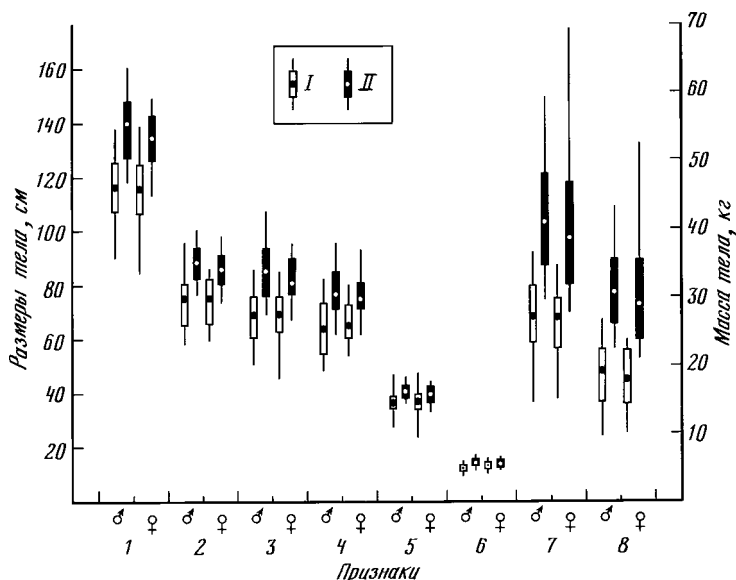


Рис. 7. Изменчивость размеров и массы тела европейской (I) и сибирской (II) косуль. Точкой обозначены средние значения, прямоугольником – пределы средних для популяций, линией – предельные значения для особей. 1 – длина тела; 2 – высота в холке; 3 – обхват туловища; 4 – длина туловища; 5 – длина ступни; 6 – длина уха; 7 – масса тела; 8 – масса туши. Схему измерений см. на рис. 1.

Таблица 4. Размеры тела (см) взрослых европейских косуль

Самцы				Самки				Регион (источник информации)*
n	M±m	lim	σ	n	M±m	lim	σ	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина тела								
547	112,0±0,2	93–129	5,2	379	111,0±0,3	96–125	5,0	Германия (1)
8	122,0±1,2	118–125	3,4	15	117,3±0,8	111–124	3,2	Франция (10)
50	115,6±0,9	96–135	6,6	17	114,4±2,1	88–140	8,5	Словакия (2)
125	118,6	98–139	–	–	–	–	–	Венгрия (3)
53	112,4	–	6,0	47	111,0	–	5,1	–"– Лес (4)
29	118,5	–	6,5	36	116,5	–	5,5	–"– Поле (4)
43	117,1±0,9	108–128	5,7	55	115,0±0,2	105–128	1,5	Болгария (5)
52	115,7±0,8	102–127	5,8	51	114,4±0,7	102–125	5,0	–"– (6)
118	108–112	86–131	6–8	157	107–114	75–129	5–10	Польша (7). Лес
333	112–115	98–128	4–6	300	111–114	101–123	4–5	–"– Поле
112	119,6±0,4	–	3,7	176	118,9±0,3	–	3,6	Литва (8)
>50	112–120	–	–	>50	112–120	–	–	Эстония (9)
6	124,8±1,8	121–132	4,3	6	124,2±1,1	119–127	2,7	Украина (10)
44	129,8±0,7	125–134	4,7	30	129,6±0,5	124–134	5,3	Беларусь (15)
9	126,5±2,4	121–139	7,1	7	125,7±1,9	119–132	5,0	Белгородская обл. (10)
59	119,1±1,0	100–137	6,2	62	116,3±1,4	94–136	10	Воронежская обл. (13)
4	123,7±1,4	121–127	2,8	–	–	–	–	С. Кавказ (10)
15	116,0	110–129	–	16	117,6	–	–	Закавказье (11)
Высота в холке								
9	68,6±0,9	66–74	2,6	15	65,5±0,6	61–70	2,5	Франция (10)
555	66,0±0,2	56–77	3,5	379	66,0±0,2	55–77	3,6	Германия (1)
50	74,8±0,9	54–96	7,0	17	70,7±0,9	59–82	3,8	Словакия (2)
54	76,4	–	4,5	44	75,6	–	4,1	Венгрия (4). Лес
28	81,5	–	2,2	36	78,8	–	3,0	–"– Поле
56	73,5±0,6	65–84	4,5	89	72,1±0,4	63–84	3,4	Болгария (5)
52	74,3±0,5	63–83	3,7	51	74,0±0,6	63–86	4,3	–"– (6)
118	69,2–74,9	56–96	3–6	157	70,4–74,6	58–80	5–7	Польша (7). Лес
333	71,6–72,6	64–81	2,6–3	300	72,3–72,8	62–86	3–3,5	–"– Поле
112	78,4±0,4	–	4,5	176	75,4±0,7	–	9,2	Литва (8)
75	77,0±1,1	–	9,5	48	76,0±1,3	–	9,0	Латвия (12)
>50	73,7–80,5	–	–	>50	73,1–77,2	–	–	Эстония (9)
6	80,6±1,4	75–84	3,3	6	83,3±0,8	81–86	2,0	Украина (10)
44	84,6±0,6	83–89	3,4	30	85,4±0,4	83–90	3,6	Беларусь (15)
9	80,7±0,9	77–84	2,6	6	81,2±1,1	77–84	2,8	Белгородская обл. (10)
59	75,4±0,8	68–88	5,6	62	73,4±1,1	65–87	6,7	Воронежская обл. (13)
4	78,5±1,2	76–82	2,5	–	–	–	–	С. Кавказ (10)
15	74,0	63–79	–	16	73,2	–	–	Закавказье (11)
Обхват туловища								
9	66,2±0,8	63–68	2,2	15	63,7±0,7	59–70	2,7	Франция (10)
65	64,0±0,5	56–71	3,9	–	–	–	–	Германия (1)
30	64,6±0,6	56–70	3,0	30	71,3±0,6	63–78	3,5	Польша (14)
52	71,0±0,6	57–81	4,5	51	70,7±0,8	57–90	5,7	Болгария (6)
6	75,5±0,6	74–78	1,5	6	76,0±1,1	73–78	2,8	Украина (10)

Таблица 4. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9
44	82,2±4,5	77–84	4,4	30	78,9±2,5	71–78	4,9	Беларусь (15)
8	72,9±1,6	66–76	4,4	5	71,7±1,1	68–74	2,5	Белгородская обл. (10)
59	73,2±1,4	60–82	8,8	62	70,0±0,7	60–80	4,2	Воронежская обл. (13)
Длина ступни								
9	34,1±0,3	33–36	0,8	15	33,9±0,2	31–35	0,9	Франция (10)
65	34,6±0,2	32–37	1,2	–	–	–	–	Германия (1)
30	35,4±0,2	32–37	1,1	30	39,9±0,3	31–39	1,6	Польша (14)
52	36,0±0,3	32–41	2,0	51	35,7±0,2	32–40	1,5	Болгария (6)
6	39,5±0,2	39–40	0,5	6	39,8±0,5	38–41	1,2	Украина (10)
44	42,0±0,2	41–43	0,3	30	40,6±0,2	40–44	0,6	Беларусь (15)
8	39,8±0,2	39–41	0,7	5	39,1±0,8	36–40	1,8	Белгородская обл. (10)
59	37,6±0,2	36–39	2,1	62	35,6±0,1	35–38	1,3	Воронежская обл. (13)
Длина уха								
8	12,8±0,1	12–14	0,4	14	12,5±0,2	12–14	0,7	Франция (10)
65	13,3±0,1	12–14	0,6	–	–	–	–	Германия (1)
30	12,7±0,1	12–14	0,6	30	13,8±0,2	12–16	1,2	Польша (14)
44	15,0±0,1	15–16	0,4	30	15,0±0,2	15–16	0,5	Беларусь (15)
9	14,1±0,2	13–15	0,6	8	14,0±0,2	13–15	0,7	Белгородская обл. (10)

* 1 – Stubbe, Smirnov, 1972; К. Штуббе (личное сообщение); 2 – Hell, Herz, 1968; 3 – Galamb, Tusnadi, 1973; 4 – K. Matrai, L. Sugar, I. Heltay (личное сообщение); 5 – Петров и др., 1968; 6 – Г. Марков (личное сообщение); 7 – Fruzinski et al., 1975; 8 – Блузма, 1974, 1975; 9 – Рандвээр, 1985; 10 – Данилкин, 1999; 11 – Арабули, 1966; 12 – Янсон, 1975; 13 – Простаков, 1996а; 14 – В. Бресинский (личное сообщение); 15 – Тышкевич, 2001.

Таблица 5. Размеры тела (см) взрослых сибирских косуль

Самцы				Самки				Регион (источник информации)*
n	M±m	lim	σ	n	M±m	lim	σ	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Длина тела								
15	144,4±1,2	136–150	4,8	–	–	–	–	Средний Урал (1)
28	143,8±0,8	137–153	4,2	13	143,1±1,5	135–151	5,4	Ю. Урал (2)
16	144,0±1,3	130–150	5,4	–	–	–	–	Курганская обл. (2)
8	141,8±3,8	128–162	11	4	140,5±0,9	139–143	1,8	С. Казахстан (3)
14	141,4±1,7	132–156	6,3	10	141,0±1,3	135–148	4,2	Алтай (4)
7	146,1±1,4	141–149	–	–	143,6±6,4	124–159	–	Красноярский край (13)
17	141,1±0,8	137–145	3,3	17	140,9±1,3	132–150	5,3	Иркутская обл. (2)
–	138,5±1,2	–	–	–	126,0±1,5	–	–	Предбайкалье (15)
34	139,4±1,0	125–150	–	37	135,6±0,3	126–145	–	Тува (12)
9	139,0±2,1	127–146	6,0	11	136,1±1,5	128–143	4,9	Якутия (11)
7	135,1±1,5	131–139	3,6	11	132,3±1,6	126–138	5,1	Забайкалье (6)
38	135,5±0,7	127–144	4,2	38	131,3±0,8	122–143	4,8	Амурская обл. (10)
7	132±1,3	–	–	8	128±1,1	–	–	–"– (14)
17	135±0,8	–	–	9	131±0,5	–	–	–"– (14)

Таблица 5. Продолжение

1	2	3	4	5	6	7	8	9
21	136,9±1,1	130–150	4,9	15	129,2±0,9	121–137	3,5	Хинганский з-к (7)
15	137,0	127–147	–	12	134,7	128–142	–	Дальний Восток (8)
39	128,4±0,7	120–136	4,7	30	126,7±1,1	116–137	6,1	Ю. Казахстан (3)
13	128,1±1,1	119–134	3,8	10	127,2±1,8	114–133	5,5	Монголия (2,5)
Высота в холке								
15	90,4±0,5	84–91	2,1	–	–	–	–	Средний Урал (1)
28	93,9±0,8	87–101	4,1	13	90,3±0,8	85–96	3,0	Ю. Урал (2)
16	92,2±1,1	83–99	4,4	5	87,4±2,5	81–91	5,5	Курганская обл. (2)
7	94,1±1,7	88–100	4,5	4	91,0±0,8	89–93	1,6	С. Казахстан (3)
14	90,0±1,5	79–96	5,7	10	88,9±1,3	84–96	4,1	Алтай (4)
–	–	93–106	–	–	–	88–100	–	Красноярский край (13)
17	92,6±0,8	86–99	3,4	17	90,8±1,1	84–98	4,3	Иркутская обл. (2)
–	89,0±0,7	–	–	–	87,5±0,9	–	–	Предбайкалье (15)
33	91,8±0,6	86–100	–	38	88,5±0,6	82–94	–	Тува (12)
4	90,2	87–96	–	5	85,6	79–89	–	Якутия (9)
9	92,7±1,7	87–101	4,9	11	85,4	79–91	3,9	–"– (11)
7	86,1±1,4	81–91	3,4	11	82,5±0,7	78–86	2,3	Забайкалье (6)
36	86,0±0,7	78–96	4,0	36	82,2±0,5	75–87	2,8	Амурская обл. (10)
7	81±0,6	–	–	8	82±0,7	–	–	–"– (14)
17	87±0,4	–	–	9	84±0,4	–	–	–"– (14)
20	87,5±0,8	82–96	3,9	13	81,7±0,7	78–86	2,6	Хинганский з-к (7)
15	89,9	84–97	–	12	85,8	82–91	–	Дальний Восток (8)
9	85,4	80–89	3,3	15	85,2	80–91	3,2	–"– (16)
39	83,1±0,4	77–88	2,3	30	81,7±0,6	74–89	3,6	Ю. Казахстан (3)
12	85,0±1,1	79–91	3,9	10	83,9±1,5	78–90	4,6	Монголия (2,5)
Обхват туловища								
28	90,0±1,0	80–98	5,5	10	83,2±2,2	74–96	7,1	Ю. Урал (2)
15	86,1±0,8	81–93	3,3	5	84,2±1,9	80–91	4,3	Курганская обл. (2)
14	94,2±2,2	80–108	8,1	10	90,7±1,3	84–96	4,1	Алтай (4)
–	–	81–86	–	–	–	73–88	–	Красноярский край (13)
–	85,5±1,0	–	–	–	81,0±0,4	–	–	Предбайкалье (15)
4	85,0	77–89	–	5	82,4	78–85	–	Якутия (9)
9	91,9±3,4	86–110	9,5	11	89,5±2,5	79–103	7,9	–"– (11)
7	86,9±0,9	84–90	2,2	11	81,4±0,7	78–85	2,2	Забайкалье (6)
26	81,4±1,0	71–91	5,0	35	78,2±0,8	72–90	4,6	Амурская обл. (10)
7	76±0,7	–	–	8	77±0,8	–	–	–"– (14)
17	77±0,5	–	–	9	75±0,6	–	–	–"– (14)
9	85,3±1,7	76–91	4,9	12	80,3±1,8	73–90	6,4	Хинганский з-к (7)
Длина ступни								
28	43,7±0,3	40–47	1,6	12	43,2±0,4	41–45	1,3	Ю. Урал (2)
16	44,8±0,3	42–46	1,3	5	42,9±0,4	41–44	0,9	Курганская обл. (2)
14	43,2±0,5	40–46	1,6	10	42,5±0,5	40–44	1,6	Алтай (4)
–	–	44–47	–	–	–	42–44	–	Красноярский край (13)
33	42,4±0,2	39–44	–	37	41,5±0,2	38–44	–	Тува (12)
4	41,7	39–43	–	5	40,6	38–42	–	Якутия (9)
9	41,2±0,6	39–44	1,8	11	39,4±0,6	36–42	1,8	–"– (11)

Таблица 5. Окончание

1	2	3	4	5	6	7	8	9
7	39,0±0,6	37–40	1,4	11	37,4±0,7	34–40	2,1	Забайкалье (6)
25	41,4±0,2	37–43	1,2	34	39,7±0,2	38–42	1,2	Амурская обл. (10)
8	41,9±0,3	40–43	0,8	11	39,5±0,3	38–41	1,0	Хинганский з-к (7)
9	40,0	38–42	1,5	15	40,6	38–42	1,4	Дальний Восток (16)
8	39,1±0,7	37–42	2,1	9	38,8±0,5	37–42	1,6	Монголия (2,5)
Длина уха								
28	15,4±0,1	14–17	0,6	10	15,3±0,2	14–16	0,6	Ю. Урал (2)
16	15,2±0,2	14–16	0,6	5	15,0±0,3	14–16	0,7	Курганская обл. (2)
–	–	14–15	–	–	–	14–16	–	Красноярский край (13)
38	15,4±0,1	14–17	–	37	15,3±0,1	14–17	–	Тува (12)
9	16,0±0,5	14–18	1,5	11	15,2±0,4	13–18	1,2	Якутия (11)
8	14,2±0,2	13–16	0,7	10	14,9±0,2	14–16	0,7	Монголия (2, 5)
16	14,2±0,2	13–16	0,8	27	13,9±0,1	13–15	0,7	Амурская обл. (10)
9	13,4	12–15	0,9	15	13,4	13–14	0,4	Дальний Восток (16)

*1 – Киселев, 1975; 2 – Данилкин, 1999; 3 – Поле, 1974; 4 – Данилкин и др., 1989; 5 – С. Дуламцэрэн (личное сообщение); 6 – Смирнов, 1978; 7 – Дарман, 1986; 8 – Бромлей, Кучеренко, 1983; 9 – Егоров, 1965; 10 – А. Данилкин, Ю. Дарман (неопubl. сведения); 11 – Боевский, Данилкин, 1998; 12 – Смирнов, 2000а,б; 13 – Савченко, Мальцев, 2002; 14 – Сенчик, 2004; 15 – Недзельский, 2007; 16 – Юдин, 1992.

Изменчивость размеров и массы тела косуль в целом укладывается в рамки известного правила Бергмана: на севере и на востоке ареала в областях с более холодным климатом животные крупнее, чем на юге и на западе, где климат мягче. Наибольшие размеры европейской косули в Швеции (Essen, 1966), Белоруссии (Тышкевич, 2001), на востоке европейской части России и в горах Северного Кавказа. Наиболее крупные сибирские косули также населяют северную часть ареала, причем популяции, обитающие от Волги до Байкала к северу от Алтайско-Саянской горной системы, заметно отличаются от популяций Южного Казахстана, Монголии, Забайкалья и Дальнего Востока (табл. 2–5).

Ф.А. Пастернак (1955) в свое время приводил правило Бергмана как доказательство невозможности видового разграничения косуль по морфометрическим признакам. Однако, по нашим данным, восточные популяции европейской косули по экстерьерным показателям достоверно отличаются от граничащих с ними в районе Волги западных популяций сибирской косули, т.е. наличие прерывание постепенности изменения морфологических признаков на одной и той же территории (табл. 2–5).

В целом по размерам и массе тела европейские и сибирские косули различаются очень существенно, и эти различия явно определяются генотипом. Еще более четко они проявляются при краниометрическом анализе.

КРАНИОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Косули рождаются со всеми молочными резцами и предкоренными, которые меняются на постоянные в возрасте от 5 месяцев до года и в 13–14 месяцев соответственно. Коренные зубы начинают появляться с 3–5-месячного возраста. Последний коренной прорезывается после 7 месяцев жизни (Пастернак, 1955; Соколов, 1956; Тышкевич, 2001). Окончательно зубная система формируется к 15–18 месяцам, однако зубы молодых косуль отличаются от зубов взрослых: они высокие, белые, рыхлые и с острым режущим краем. Рост костей черепа в основном заканчивается к 2-летнему возрасту.

По многим средним краниометрическим показателям, как и по средним значениям размеров и массы тела, европейские и сибирские косули существенно различаются, но отдельные индивидуумы и даже популяции по сравниваемым параметрам близки (рис. 8). Экстерьерные показатели первой в Белоруссии (Тышкевич, 2001), Украине, Курской и Белгородской областях России и на Северном Кавказе почти такие же, как у косуль Китая (табл. 6 и 7).

Популяции наиболее крупной европейской косули на востоке ареала достоверно отличаются по размерам черепа от граничащей западной (уральской) популяции сибирской косули (табл. 6 и 7), т.е. снова очевиден разрыв постепенности изменения морфометрических параметров, указывающий на генетические различия. По краниометрическим показателям европейских и сибирских косуль можно считать хорошо дифференцированными видами (Соколов и др., 1985а), что подтверждается также достоверными различиями в темпах роста их черепов (Соколов и др., 1985б) и в неметрических признаках (Громов, Скулкин, 1986; Zima, 1989).

Сибирские косули явно различаются по средним размерам черепа: особи уральско-предбайкальских популяций гораздо крупнее тянь-шаньско-дальневосточных и китайских (табл. 7). Соответственно по краниометрическим показателям популяции разбиваются на две большие группы, заслуживающие подвидового ранга – *C. p. pygargus* Pall. (от Волги до Байкала) и *C. p. tianschanicus* Satunin, 1906, включающую популяции Тянь-Шаня, Монголии, Забайкалья, Дальнего Востока и Северного Китая. Косули из Центрального Китая отличаются по некоторым признакам, что позволяет при очень ограниченном материале подразумевать существование *C. p. bedfordi* Thomas 1908 или *C. p. melanotis* Miller, 1911 (Данилкин и др., 1985; Соколов, Данилкин и др., 1986; Данилкин, Марков, 1987).

Географической границей между сибирским и тянь-шаньским подвидами косуль служит барьер из горных хребтов Алтая, Западного и Восточного Саян и оз. Байкал (Данилкин, 1986в). В Казахстане границу между ними ранее определил В.Б. Поле (1974): популяции первых обитают к северу от оз. Балхаш и к северо-востоку от Зайсанской котловины, популяции вторых – южнее этих районов. Косули Алтая (Данилкин и др., 1989), Восточного Казахстана, юго-востока Иркутской области и Якутии имеют по некоторым признакам «переходные черты», что позволяет говорить о смешанном составе этих популяций. Интересно, что краниометрические признаки у самцов из смешанных популяций Алтая и Якутии во многом совпадают и занимают промежуточное положение между характеристиками выделенных подвидов, а у самок они близки к показателям тянь-шаньского (Боесков, Данилкин, 1998) или, по другим данным, сибирского (Кириллин, Кривошапкин, 2007) подвида.

Таксономически значимых отличий косуль Тянь-Шаня, юга Казахстана и Западной Монголии от популяций Восточной Монголии, Забайкалья и Дальнего Востока, относимых В.Е. Соколовым и В.С. Громовым (1988) к разным подвидам – тянь-шаньскому и дальневосточному (Sokolov, Gromov, 1990), нам не удалось выявить ни одним из применяемых морфометрических методов исследований (Данилкин и др., 1992). Известные размеры черепов косуль Западного Забайкалья (Смирнов, 1974) и Хинганского заповедника Амурской области (Дарман, 1986) практически идентичны краниометрическим показателям косуль Тянь-Шаня, что также подтверждает нашу точку зрения, принятую позднее академиком В.Е. Соколовым (Европейская и сибирская косули, 1992).

Не исключено, что популяции юга Дальнего Востока, куда проникают мигрирующие звери из Китая, имеют смешанный состав, однако выделять *C. p. melanotis* на огромном ареале от Приморья и Китая до Алтая на основании измерения всего 4 че-

Таблица 6. Краниометрическая характеристика взрослых европейских козульт (по: Данилкин и др., 1992; с изменениями и дополнением)

*	Франция		Германия		Болгария		Польша		Прибалтика		Белоруссия**		Украина		Курская, Бел-городская обл.		Воронежская область***		Северный Кавказ****		Закавказье	
	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ
	15 ≤ n ≤ 36		60 ≤ n ≤ 70		21 ≤ n ≤ 33		n = 30		38 ≤ n ≤ 61		44 ≤ n ≤ 146		13 ≤ n ≤ 15		6 ≤ n ≤ 11		n = 29		5 ≤ n ≤ 11		15 ≤ n ≤ 31	
1	191,9±1,3	4,9	193,3±0,7	5,7	201,0±1,4	6,5	195,4±1,5	8,4	204,9±0,9	5,2	213,2±6,3	16	211,3±1,9	7,7	212,6±1,7	5,0	204,6±2,5	12,7	211,1±2,0	6,0	201,5±0,6	2,7
2	181,6±1,2	4,6	182,9±0,7	5,5	189,9±1,3	6,1	185,3±1,3	7,1	193,4±1,0	5,3	201,1±5,9	14	198,3±1,5	6,2	200,1±1,6	4,7	191,0±2,6	11,2	198,4±1,8	5,3	189,7±0,6	2,5
3	170,4±1,1	4,4	171,1±0,6	5,1	177,9±1,7	7,7	173,8±1,2	6,4	180,2±0,9	5,2	188,5±5,5	12	185,5±1,4	6,1	186,2±1,4	4,1	179,7±2,1	11,0	184,4±1,3	4,0	177,0±0,5	2,3
4	92,8±0,6	3,6	92,2±0,4	3,2	91,7±0,9	3,9	91,2±0,8	4,2	94,1±0,6	3,3	95,5±4,9	9,8	93,9±0,7	3,1	95,2±1,1	3,5	93,9±1,1	4,1	95,7±0,8	2,5	91,4±0,6	3,3
5	86,2±0,6	3,3	86,1±0,3	2,5	86,1±0,7	3,1	85,5±0,5	2,5	87,4±0,4	2,4	92,1±4,2	8,7	88,0±0,5	2,6	88,4±0,6	2,1	89,9±1,1	4,7	88,4±0,9	3,1	86,0±0,6	3,0
6	56,1±0,5	3,2	51,7±0,3	2,6	55,0±0,6	2,5	52,7±0,6	3,2	54,4±0,4	2,4	56,6±3,1	3,9	54,8±0,7	3,0	56,5±0,8	2,8	54,2±0,7	2,9	57,1±0,9	2,9	54,1±0,6	3,0
7	95,4±0,8	3,5	98,7±0,4	3,7	102,8±0,9	4,0	99,7±0,9	5,2	103,8±0,6	3,2	108,9±5,0	10	108,1±1,2	5,3	110,5±1,2	3,7	101,4±0,9	3,7	108,8±1,2	3,6	104,0±0,4	1,9
8	54,7±0,7	4,1	54,3±0,5	4,2	60,7±0,9	4,2	54,6±1,0	5,2	60,9±0,8	4,6	67,3±5,4	12	64,6±0,9	4,0	64,1±1,3	3,9	61,6±0,9	4,1	65,6±2,1	5,9	59,3±0,9	4,4
9	54,6±0,4	2,6	54,2±0,3	2,3	57,6±0,4	2,3	58,3±0,6	3,1	55,4±0,4	2,2	61,6±2,5	2,4	57,2±0,7	3,1	58,2±1,0	2,9	57,6±1,2	5,2	57,3±0,7	2,3	58,1±0,5	2,7
10	60,3±0,4	2,1	62,3±0,2	1,8	62,1±0,6	2,7	61,6±0,5	2,7	61,5±0,4	2,4	63,0±2,9	2,5	62,7±0,5	2,1	62,3±0,5	1,6	63,9±1,5	6,6	62,7±0,9	3,0	60,9±0,4	2,1
11	151,8±0,9	4,8	154,5±0,6	4,6	158,5±1,1	4,9	155,0±1,1	6,1	161,0±1,0	5,3	166,6±6,9	19	166,7±1,1	4,2	165,7±1,0	3,4	158,5±1,7	7,4	167,2±0,9	2,8	159,9±0,9	3,5
12	62,4±0,4	2,4	63,5±0,3	2,4	65,8±0,6	2,2	61,9±0,5	3,0	62,6±0,4	2,4	65,0±3,5	4,9	64,5±0,7	3,3	66,0±1,0	3,2	62,0±1,1	4,9	64,9±0,7	2,1	65,9±0,9	3,6
13	40,7±0,6	3,0	40,5±0,3	2,6	41,5±0,5	2,1	41,6±0,6	3,4	44,2±0,6	3,4	52,5±4,4	7,8	46,7±0,7	2,6	46,5±0,9	3,1	48,9±1,0	4,4	47,4±0,7	2,3	42,8±0,6	2,6
14	16,8±0,4	2,5	15,7±0,4	2,9	15,0±0,4	2,0	15,2±0,5	2,8	15,1±0,4	3,4	17,5±2,9	2,9	16,8±0,7	2,8	15,2±0,7	1,8	18,7±0,4	1,7	18,0±1,0	3,4	16,3±0,5	2,9
15	57,4±0,9	5,1	55,0±0,5	4,1	54,5±0,8	3,6	52,6±0,9	5,2	59,7±0,6	4,4	63,0±4,1	4,1	59,9±1,2	4,9	55,0±1,7	4,2	57,5±0,8	3,4	58,8±1,1	3,7	54,0±1,0	5,6

Самцы

Таблица 6. Окончание

*	Франция		Германия		Болгария		Польша		Прибалтика		Беларусь**		Украина		Курская, Бел-городская обл.		Воронежская область***		Северный Кавказ****		Закавказье	
	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ
	5 ≤ n ≤ 13		n = 150		n = 33		n = 18		n = 44		n = 34		19 ≤ n ≤ 26		n = 10		n = 15		3 ≤ n ≤ 6		4 ≤ n ≤ 18	
1	189,6±0,9	1,9	191,1±0,5	6,1	196,8±1,0	5,6	195,4±1,2	4,9	201,2±0,9	6,0	208,3±4,4	5,9	208,8±1,2	5,5	212,2±1,6	5,1	200,9±3,4	14,1	205,3±4,9	8,5	198,0±1,0	3,9
2	181,1±1,3	2,9	179,4±0,5	5,9	187,4±0,9	5,2	184,8±1,2	5,2	190,1±0,9	5,7	196,2±4,2	5,5	196,3±1,1	5,6	199,5±1,6	5,1	190,4±3,4	12,9	193,7±3,5	6,0	186,9±1,0	3,7
3	169,2±1,6	3,6	167,2±0,5	5,9	174,3±0,9	5,1	172,6±1,3	5,6	176,7±0,9	5,8	185,0±4,3	5,5	182,7±1,2	5,5	185,3±1,7	5,4	176,9±3,0	12,3	180,7±3,5	6,0	174,4±0,9	3,4
4	86,1±1,4	3,8	86,3±0,2	2,9	85,9±0,5	3,0	86,4±0,6	2,4	88,6±0,4	2,8	91,5±4,1	5,0	90,3±0,6	2,9	91,5±0,9	3,0	91,9±1,4	6,5	88,7±1,3	3,1	86,7±0,5	2,0
5	84,0±1,3	3,5	82,2±0,2	2,6	82,1±0,4	2,1	81,6±0,5	1,9	84,1±0,3	2,1	88,2±4,0	4,0	85,8±0,5	2,8	87,0±0,7	2,3	85,9±1,5	5,5	86,3±1,1	2,7	83,9±0,6	2,4
6	52,9±1,1	3,0	48,7±0,2	2,6	49,5±0,4	2,4	48,8±0,7	2,9	50,8±0,4	2,5	55,1±4,1	5,1	51,4±0,4	2,2	51,8±0,8	2,4	51,3±0,8	3,1	50,2±1,4	3,4	49,7±0,4	1,5
7	97,7±0,6	1,4	98,3±0,4	4,4	103,1±0,6	3,6	100,1±0,9	3,9	103,8±0,7	4,3	109,1±3,5	3,6	108,9±0,8	3,7	111,1±0,8	2,6	99,6±2,3	8,5	107,0±2,5	4,4	101,9±0,9	3,5
8	55,2±0,9	2,1	53,4±0,4	4,7	60,7±0,9	5,3	53,8±0,8	3,3	60,5±0,7	4,4	66,0±3,7	4,2	64,1±0,9	4,3	64,2±1,0	3,2	59,7±1,7	6,7	64,0±2,5	5,0	58,2±0,9	3,8
9	53,5±0,5	1,4	53,2±0,2	2,3	56,9±0,3	1,8	56,6±0,8	3,5	55,7±0,4	2,3	62,4±2,4	1,7	56,9±0,5	2,5	57,8±0,6	1,9	56,9±1,6	6,1	59,3±0,4	1,0	58,3±0,6	2,5
10	60,2±0,4	1,2	59,6±0,2	2,4	59,9±0,3	1,9	60,8±0,8	3,2	58,8±0,4	2,5	61,1±2,7	2,3	61,4±0,4	2,4	61,9±0,7	2,1	59,7±1,6	6,3	60,8±1,1	2,8	59,1±0,5	2,3
11	153,4±0,9	3,2	151,5±0,4	5,3	156,9±0,8	4,4	156,1±1,0	4,2	158,9±0,7	4,9	165,0±4,0	4,8	164,5±0,9	4,6	168,3±1,1	3,5	157,3±2,0	7,7	161,3±2,3	5,6	157,2±1,8	3,6
12	63,3±0,4	1,4	62,5±0,2	2,5	64,9±0,3	2,0	60,9±0,7	3,1	62,7±0,4	2,7	63,4±	19	64,2±0,5	2,5	64,0±1,0	3,2	59,8±1,4	5,3	67,2±0,8	1,9	66,2±0,6	1,3
13	40,9±0,5	1,8	40,5±0,2	2,7	41,5±0,5	2,8	40,7±0,5	2,2	43,2±0,4	2,8	51,0±	8,7	45,9±0,5	2,9	47,4±0,7	2,2	48,1±1,5	5,8	43,7±1,5	3,7	41,2±0,5	1,0

Самки

* Краниометрические признаки (в мм): 1 – максимальная длина черепа; 2 – кондиллобазальная длина; 3 – основная длина; 4 – максимальная ширина; 5 – скуловая ширина; 6 – межглазничная ширина; 7 – длина лицевой части; 8 – максимальная длина носовых костей; 9 – длина верхнего ряда зубов; 10 – максимальная ширина мозговой капсулы; 11 – длина нижней челюсти; 12 – длина нижнего ряда зубов; 13 – длина диастемы нижней челюсти; 14 – расстояние между внутренними сторонами стержней рогов; 15 – расстояние между внешними сторонами стержней рогов. Схему измерений см. на рис. 2.

**По: Тышкевич, 2001

*** По: Простаков, 1996а.

**** Из анализа исключены черепа явно сибирской косули из района великокняжеской охоты на Кубани, поскольку вероятен завоз этих зверей из Сибири.

Таблица 7. Краниометрическая характеристика взрослых сибирских косуль (по: Данилкин и др., 1989, 1992; с изменениями и дополнением)

При- знак *	Урал		Западная Сибирь		Иркутская обл., Красно- ярский край		Алтай		Якутия**		Тянь-Шань		Монголия		Забайкалье		Дальний Восток		Китай	
	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ
	32 ≤ n ≤ 57	21 ≤ n ≤ 293	16 ≤ n ≤ 50	17 ≤ n ≤ 51	10 ≤ n ≤ 12	20 ≤ n ≤ 75	15 ≤ n ≤ 24	8 ≤ n ≤ 16	22 ≤ n ≤ 35	5 ≤ n ≤ 8										
1	244,1±1,0	7,2	242,2±1,4	6,5	242,6±1,7	6,6	238,6±1,1	6,4	237,4±1,8	5,8	228,2±1,5	6,6	225,3±1,3	4,9	228,1±1,6	6,1	230,6±0,8	4,7	213,8±2,7	5,9
2	231,4±0,8	6,4	229,7±1,3	5,9	229,6±1,4	5,4	225,6±1,0	6,2	225,2±1,7	5,7	215,2±1,6	7,1	212,5±1,5	5,7	215,2±2,2	8,4	217,9±0,6	3,8	201,0±2,4	5,3
3	217,1±0,7	5,6	217,1±1,4	6,5	214,8±1,5	6,1	210,1±1,0	6,1	212,4±1,4	4,6	200,4±1,6	7,2	199,7±1,3	5,1	201,9±1,5	5,6	204,0±0,7	4,3	187,8±2,7	6,0
4	105,8±0,5	3,9	104,5±1,0	4,8	103,6±1,1	5,0	106,3±0,7	4,5	105,6±1,0	3,2	102,8±0,6	2,6	101,7±1,0	4,0	100,4±0,8	3,1	101,3±0,7	4,4	94,8±1,0	3,0
5	97,7±0,4	3,2	97,9±0,7	3,5	97,1±0,8	3,8	100,2±0,7	4,0	97,7±0,7	2,3	96,6±0,6	2,6	94,7±0,7	2,8	94,7±0,6	2,1	95,7±0,6	3,5	88,5±1,0	2,8
6	67,2±0,5	4,1	65,4±0,8	4,0	65,9±0,8	3,6	67,6±0,7	3,9	64,5±1,3	4,3	63,4±0,7	3,3	62,9±0,7	2,9	62,0±0,9	3,6	62,5±0,6	3,6	57,1±0,7	2,0
7	127,6±0,6	4,5	125,4±1,1	4,9	127,7±1,1	4,5	126,0±0,7	4,3	123,2±0,4	1,4	118,2±1,0	4,5	115,7±1,5	5,7	118,0±1,1	4,1	120,3±0,5	3,2	110,6±1,4	3,1
8	80,0±0,6	4,2	78,3±1,0	5,0	80,3±1,1	5,1	78,3±0,8	4,7	76,6±0,6	2,1	73,8±1,3	5,8	72,0±1,4	5,5	74,7±1,1	4,3	75,7±0,8	4,7	68,9±1,6	4,1
9	66,0±0,4	2,9	68,1±0,5	2,6	68,7±0,7	3,0	69,1±0,4	2,6	69,5±0,5	1,6	66,5±0,7	3,3	65,9±0,6	2,2	65,2±0,9	3,3	66,7±0,5	2,9	63,6±1,1	3,0
10	66,7±0,4	2,7	69,2±1,1	5,5	66,2±0,6	2,8	68,2±0,4	2,4	65,4±0,3	0,9	65,7±0,6	2,8	65,1±0,6	2,3	65,7±0,6	2,2	65,6±0,4	2,2	62,2±0,9	2,5
11	193,8±0,8	5,9	191,3±1,4	6,8	191,1±1,6	6,1	188,7±0,9	5,1	186,1±1,5	5,0	181,0±1,1	5,1	178,1±1,5	5,8	178,6±1,2	4,0	182,7±0,7	4,2	168,7±1,6	3,9
12	74,5±0,3	2,6	74,4±0,5	2,3	76,4±0,6	2,3	73,9±0,5	2,9	73,9±0,4	1,3	74,2±0,6	2,5	73,5±0,7	2,9	72,7±1,1	3,8	73,4±0,5	2,9	70,9±0,9	2,4
13	55,7±0,4	2,7	54,4±0,7	3,7	55,1±1,1	4,1	54,1±0,6	3,6	56,2±0,5	1,6	49,9±0,7	3,0	50,7±0,8	3,1	52,0±0,9	2,9	52,9±0,7	4,1	50,8±2,4	6,0
14	23,5±1,0	5,8	23,2±0,9	4,4	22,3±0,7	5,1	24,7±0,9	6,4	27,1±0,7	2,3	25,9±0,7	6,0	22,2±0,9	4,3	25,9±0,9	3,7	24,6±0,7	3,4	24,0±1,0	2,6
15	77,4±1,2	6,6	75,2±1,9	9,6	73,5±0,9	6,6	74,6±1,8	12	73,3±1,2	3,8	72,4±1,1	9,6	68,6±1,0	4,9	69,7±2,0	7,9	67,7±1,2	5,8	57,3±2,2	5,9

Самцы

Таблица 7. Окончание

При- знак *	Урал		Западная Сибирь		Иркутская обл., Красно- ярский край		Алтай		Якутия**		Тянь-Шань		Монголия		Забайкалье		Дальний Восток		Китай	
	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ	M±m	σ
	n = 56	21 ≤ n ≤ 24	4 ≤ n ≤ 9	n = 42	n = 11	22 ≤ n ≤ 30	19 ≤ n ≤ 21	n = 5	34 ≤ n ≤ 39	n = 6										
1	238,8±0,7	5,1	237,3±1,5	7,0	236,2±1,9	5,5	231,2±0,7	4,6	224,4±1,2	3,8	224,7±1,4	7,1	224,6±1,3	5,9	224,2±0,9	2,0	225,6±0,8	4,5	219,3±4,1	10
2	226,5±0,7	5,3	226,3±1,5	6,9	223,4±2,0	5,6	219,3±0,9	5,7	215,0±1,6	4,9	212,5±1,3	6,3	212,0±1,3	5,8	212,4±0,5	1,1	213,0±0,7	4,0	207,0±3,1	7,6
3	211,4±0,8	5,7	213,0±1,6	7,3	208,6±2,1	6,0	205,8±0,8	5,4	201,6±1,1	3,5	198,3±1,2	6,0	199,0±1,4	6,1	198,8±0,7	1,6	199,6±0,7	4,1	194,0±3,1	7,5
4	99,5±0,4	3,1	99,2±0,5	2,3	96,7±1,2	3,5	98,6±0,5	3,3	91,8±1,4	4,6	95,3±0,4	2,5	94,2±0,7	3,3	94,8±1,2	2,6	94,8±0,4	2,6	92,2±1,1	2,8
5	95,1±0,4	3,2	95,0±0,5	2,4	94,0±1,0	3,1	95,1±0,5	3,0	88,9±0,8	2,4	92,2±0,5	2,7	91,2±0,7	3,1	92,2±0,9	1,9	92,1±0,4	2,8	89,8±1,5	3,7
6	61,0±0,5	2,4	60,4±0,5	2,6	58,0±0,7	2,1	60,4±0,4	2,8	57,6±1,1	3,4	57,5±0,6	3,2	57,5±0,5	2,5	57,8±0,5	1,1	57,0±0,4	2,3	54,7±0,6	1,5
7	125,7±0,5	3,8	126,2±1,0	4,6	125,1±1,6	4,5	123,0±0,6	4,2	120,9±1,5	4,8	118,5±1,0	4,8	118,9±1,0	4,7	118,0±0,9	2,0	118,6±0,5	3,2	115,5±2,4	6,0
8	78,6±0,6	4,4	78,8±1,1	5,5	79,6±1,5	4,2	75,9±0,6	4,1	73,7±1,2	3,9	76,0±1,0	5,5	74,6±1,0	4,4	68,8±0,8	1,8	74,3±0,8	4,9	74,8±1,5	3,8
9	66,4±0,3	2,4	66,6±0,7	3,3	67,4±1,2	3,5	69,0±0,4	2,4	64,8±0,7	2,1	66,5±0,5	2,7	64,8±0,6	2,7	63,8±1,4	3,1	65,8±0,4	2,7	63,7±2,2	5,3
10	65,0±0,4	2,9	65,0±0,6	2,8	64,3±0,8	2,3	65,2±0,3	2,1	61,9±0,7	2,3	62,9±0,4	2,0	63,7±0,5	2,4	65,2±1,0	2,2	63,6±0,4	2,3	62,3±1,2	3,0
11	190,1±0,6	4,7	190,6±1,0	4,9	189,2±3,7	7,4	184,5±0,7	4,5	178,8±1,6	5,0	180,2±1,2	5,5	177,6±1,3	5,8	178,6±0,9	1,9	178,5±0,6	3,8	172,7±3,2	7,9
12	74,3±0,4	2,6	73,3±0,6	2,8	76,0±2,3	4,7	73,7±0,4	2,7	72,7±1,0	3,2	73,4±0,5	2,8	72,4±0,5	2,4	71,0±1,3	2,9	72,5±0,5	2,8	72,7±1,7	4,2
13	54,2±0,5	3,5	54,9±0,9	2,7	56,0±1,8	3,6	52,8±0,5	3,3	52,2±0,8	2,6	49,4±0,7	3,6	51,9±1,0	4,4	51,2±0,6	1,3	52,0±0,5	3,2	49,7±1,7	4,1

Самки

* Обозначения см. в табл. 6.

** По: Боевков, Данилкин, 1998.

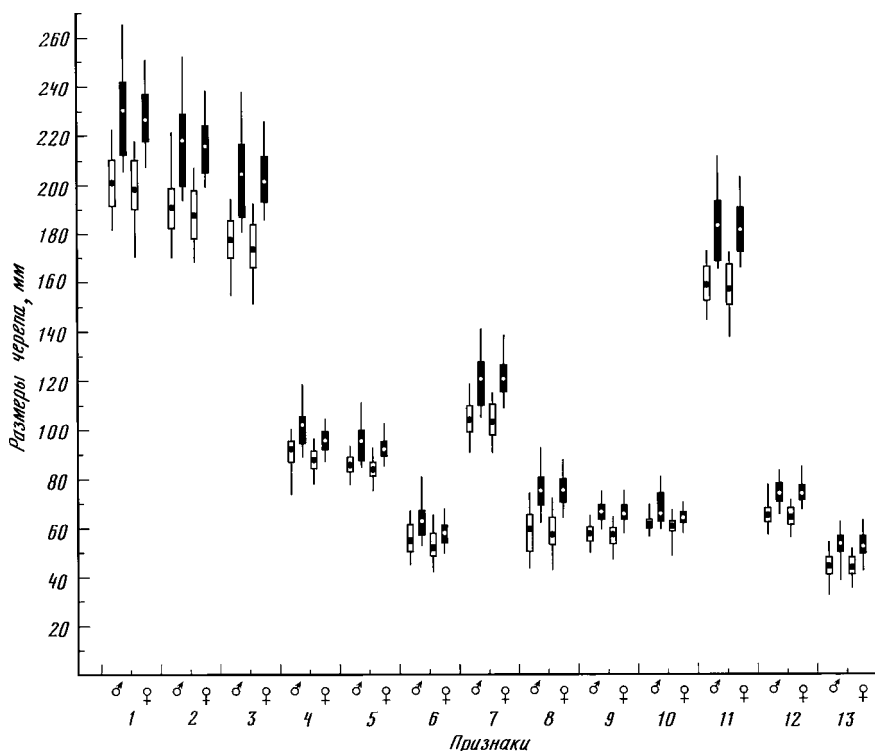


Рис. 8. Изменчивость размеров черепа взрослых европейских и сибирских косуль. Обозначения см. на рис. 7 и в табл. 6. Схему измерений см. на рис. 2.

репов из Китая (Шереметьева, Шереметьев, 2007, 2009; Sheremetyeva, Sheremetyev, 2008), на мой взгляд, не уместно да и нельзя по правилам зоологической номенклатуры, поскольку подвид *C. p. tianschanicus* Satunin, 1906 был описан раньше, чем *C. p. melanotis* Miller, 1911.

Европейская косуля тоже неоднородна по краниометрическим параметрам (Марков и др., 1985; Feiler, 1993). Восточноевропейские популяции в целом дифференцируются от более мелких западноевропейских по размерам черепа, однако обозначить четкую географическую границу между ними не представляется возможным, как и невозможно достаточно аргументированно выделить таксономически различающиеся формы. Косули Северного Кавказа по краниометрическим показателям сходны с популяциями, обитающими на востоке Европы (в Белоруссии, Украине, Курской и Белгородской областях), т.е. они европейские, а не сибирские, что подтверждено и генетическими исследованиями (см. ниже). Они крупнее закавказских косуль, что позволяло рассматривать эти группировки на уровне подвидов (Данилкин, Марков, 1985). Тем не менее, учитывая постепенность изменения краниометрических признаков с востока на запад и на юг, европейскую косулю на данном этапе исследований следовало бы признать монотипическим видом (Данилкин, 1986а; Соколов, Громов, 1988; Соколов и др., 1992; Sempere et al., 1996). Однако этот вывод не вполне согласуется с результатами молекулярно-генетических исследований.

Относительное краниометрическое сходство особей из Центрального Китая с европейскими свидетельствует о близком филогенетическом родстве и монофилетическом происхождении разных форм косуль.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОГОВ

Первые покрытые кожей рожки начинают расти у телят-самцов с августа, в сентябре – ноябре они могут достигать 0,5–5 см, к маю – июню вырастают до 6–24 см и окостеневают. Первые рога, как правило, не имеют отростков или же, изредка, разветвляются на самом конце. Однако у немногих хорошо развитых сеголетков они уже в ноябре – декабре вырастают до 6–12 см, окостеневают (фото 6) и сбрасываются в самом конце декабря или в январе. У таких особей с февраля развиваются вторые, двух-, и в редких случаях, трехотростковые, рога (фото 7). Годовалые самцы европейской косули очищают их от кожи на западе ареала в мае, сибирские косули – в июне – июле, на 1–3 месяца позже взрослых. Сбрасывают рога они чаще в декабре. В конце января – в феврале начинается рост новых, сравнительно тонких двух- или трехконцевых, которые очищаются от бархата в конце мая – июне, на 2–4 недели позже, чем у взрослых (рис. 9).

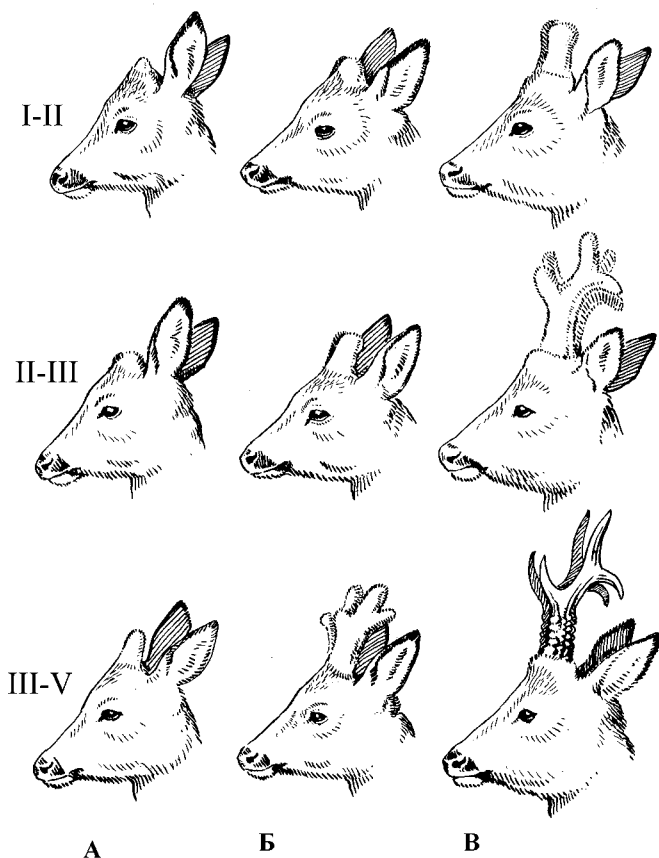


Рис. 9. Развитие рогов у самцов косуль разных возрастных групп. А – сеголетки, Б – полувзрослые, В – взрослые; I–V – месяцы.

С третьего года жизни сброс рогов происходит с конца октября до середины декабря. На западе и юге ареала самцы теряют рога примерно на полмесяца раньше. По сведениям А.А. Киселева (1980), на Урале взрослые самцы сибирской косули сбрасывают рога в период с 25 октября по 10 ноября, полторагодовалые – с 1 ноября по 15 декабря. По моим наблюдениям ($n = 697$), в Курганской области в октябре имеют рога практически все самцы за редким исключением, в первой декаде ноября – 79%, во второй – 60%, в третьей – 48% и около 10–12% – в начале декабря. В конце ноября и в декабре рога носят преимущественно молодые особи.

Рост рогов у взрослых самцов европейской косули на западе ареала начинается в конце ноября, на востоке – в декабре, у сибирской – в конце декабря – январе. В феврале – марте у первых они уже сформированы, у вторых полного развития достигают в апреле. Однако в многоснежные годы при недостатке корма их рост, как показано ниже, задерживается более чем на месяц.

Очищаются рога у самцов европейской косули на западе и юге ареала в феврале – марте (на юге Франции отдельных самцов с очищенными рогами я встречал с 17 февраля), на востоке и севере ареала – в апреле, у сибирской косули – в конце апреля – мае. Процесс очистки кожи с рогов о деревьев и кусты занимает 4–7 дней. Лоскуты кожи, оставленные на кустах, самцы съедают (Данилкин, 1992в, 1999). Цвет рогов, варьирующий от светло-серого до темно-коричневого и почти черного, определяется в основном генотипом животного, а не видом деревьев, о которые очищаются рога, как обычно считают охотники.

Форма рогов у косуль разнообразна (рис. 10), индивидуальна и с 3-го года жизни почти не меняется, за исключением случаев их физического повреждения или ране-

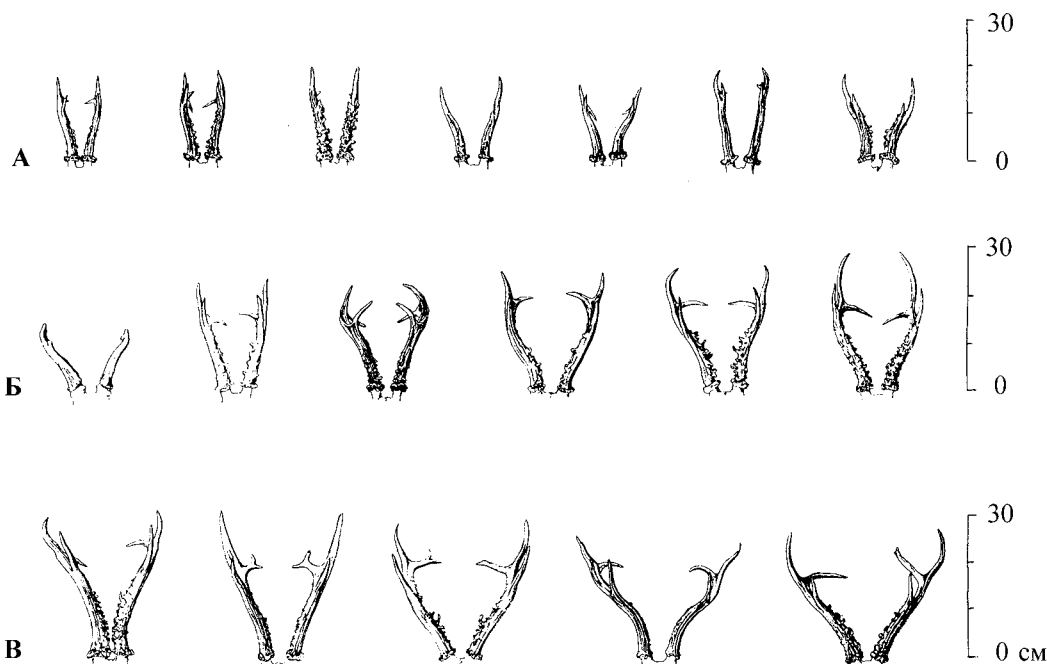


Рис. 10. Изменчивость формы рогов косуль.
А – европейская; Б и В – сибирская косули.

ния, болезни и истощения животного. У таких самцов они обычно несимметричны, уродливой искривленной или загнутой формы (фото 8), иногда неочищенные («париковые») и в форме нароста, закрывающего морду животного. Наиболее массивны рога у здоровых 3–7(9)-летних зверей, а затем начинается их деградация: уменьшаются масса и размеры, утрачиваются отростки и жемчужины, значительно укорачиваются и утолщаются лобные стержни. Нередко рога старых самцов по форме становятся похожими на рога одно-двухлетних особей, и лишь утолщенные и укороченные основания «выдают» их возраст. В отдельных случаях один, два или несколько уродливых рогов могут развиваться у самок (фото 8), тогда как некоторые самцы комолы.

Индивидуальная и популяционная изменчивость рогов очень велика и находится в зависимости от многих экологических факторов, физического состояния животных,

Таблица 8. Размеры рогов (мм) взрослых европейских косуль в разных популяциях (по: Данилкин и др., 1992; Данилкин, 1999; с изменениями и дополнением)

Страна, регион, область (источник информации)	n	Максимальная длина рогов			Максимальное расстояние между рогами		
		M±m	lim*	σ	M±m	lim*	σ
Франция	29	204,0±3,7	126–258	20	91,1±2,9	54–125	15
Германия	64	195,4±3,1	118–250	24	93,5±3,4	44–152	26
–"– (Stubbe, Smirnov, 1972; Stubbe, 1967)	>300	169±1,6	–	32	81	–	26
Венгрия (Galamb, Tusnadi, 1973)	125	217±25	140–290	–	117±3,3	30–240	–
Болгария	22	184,1±8,0	70–240	46	94,5±4,6	55–161	26
–"– (Петров и др., 1968; Петров, Драгоев, 1970)	53	230	162–276	–	119	23–181	–
Польша	30	195,7±5,6	130–241	30	100,3±6,5	52–184	35
–"– (Fruzinski et al., 1972)	125	181	78–252	–	–	–	–
Чехословакия (Hell, Herz, 1968)	67	253	–	–	–	–	–
Прибалтика	61	258,6±3,3	180–300	26	127,6±4,2	54–203	33
Литва (Балейшис, Блузма, 1981)	>378	185–229	85–297	–	97–118	35–197	–
Белоруссия (Тышкевич, 2001)	146	260,0±32	90–290	32	141,0±10,4	40–160	10
Украина	19	254,1±7,7	192–315	31	138,4±12	62–297	60
–"– (Ранцев, 1925)	35	210	–260	–	120	–245	–
Крым (Даль, 1930)	18	235	188–278	–	125	48–227	–
Европейская часть России	72	257,1±6,6	138–318	39	129,8±9,9	56–276	34
Воронежская обл. (Простаков, 1996а)	29	229,2±1,6	180–267	7,6	118,8±1,3	59–227	5
Северный Кавказ	5	203,4±15	195–240	34	136,8±9,0	140–152	20
Закавказье	17	226,8±7,7	170–285	32	110,5±7,8	64–173	30

*Не исключено, что максимальные по размерам рога особей в восточноевропейских популяциях принадлежат сибирской косуле или гибридам.

Таблица 9. Размеры рогов (мм) взрослых сибирских косуль в разных популяциях (по: Данилкин, 1999; с изменениями и дополнением)

Страна, регион, область, край (источник информации)	n	Максимальная длина рогов			Максимальное расстояние между рогами		
		M±m	lim	σ	M±m	lim	σ
Россия:							
Предуралье	18	312,1±4,9	260–410	33	251±19	210–360	52
Свердловская обл. (Киселев, 1980)	24	329±4,5	295–374	22	298±12,2	181–360	55
Челябинская обл. (Киселев, 1980)	16	310±5,1	280–340	20	278±14,3	205–330	48
Южный и Средний Урал	32	289,1±8,4	210–365	47	237,3±12	100–380	65
Курганская обл.*	164	297,7±3,8	125–400	48	248,9±5,0	60–473	65
–"–**	293	305,1±2,4	190–480	41	264,7±3,6	100–460	61
Алтай (Данилкин и др., 1989)	22	330,5±7,1	232–430	33	244,3±14	142–355	58
Иркутская обл., Красноярский край	46	320,9±7,1	220–405	48	255,7±8,3	150–375	56
Тыва (Смирнов, 2000б)	30	314,8±6,8	243–390	–	263,2±11	170–350	–
Забайкалье	8	309,4±17	240–375	47	224,4±26	135–372	73
–"– (Смирнов, 1978)	32	304,4±6,9	213–356	38	216,5±15	110–302	56
Восточная Сибирь (Дорогостайский, 1927)	155	297	180–395	–	–	–	–
Якутия (Боескоров, Данилкин, 1998)	12	277,0±17	192–348	50	168,5±13	105–220	38
Дальний Восток	35	275,7±5,6	210–325	26	198,5±12	100–305	58
Казахстан (Поле, 1974)	33	300±5,0	225–399	29	239±11	90–405	82
Средняя Азия, Тянь-Шань	75	312,9±5,5	210–450	48	257,2±8,4	130–420	72
Монголия (данные наши и С. Дуламцэрэна)	30	299,0±8,5	165–360	46	252,0±12	110–410	64
Китай	5	305,0±13	280–350	30	168,4±3,5	155–175	8

*Областная выставка трофеев.

**Трофеи иностранных охотников.

возраста, поэтому использование их в качестве таксономического показателя весьма проблематично. Скорее, они могут служить показателем экологического благополучия особей и популяции в целом (Bubenik, 1966, 1968; Балеишис, Блузма, 1981; Stubbe, 1990).

У европейской косули рога (рис. 10, табл. 8) сравнительно небольшие (в среднем в разных популяциях – 17–26, максимально – 30 см), сближены у основания, иногда их розетки соприкасаются. Стволы прямые, почти параллельные друг другу или слабо лировидные; их размах в среднем 8–14, максимально – 24 см. Отростков, как правило, 3, очень редко – 4, и они располагаются в одной плоскости. Бугристость выражена до первого отростка, но бугры («жемчужины») невелики, обычно не более 1 см. Довольно часто встречаются уродливые и искривленные рога.

У сибирской косули рога (рис. 10, табл. 9) с мощными стволами (фото 2 и 3), сравнительно высокие (28–33 см в среднем в разных популяциях, максимально до 48 см), с большим размахом (17–30, до 47 см). Они обычно сильно бугристые (длина жемчужин до 6 см), причем бугристость простирается до второго отростка. Число отростков чаще 3, но нередко их 4–5, а иногда 6–7 на каждом роге. В исключительных случаях встречаются уплощенные, как у лани, небольшие «лопаты». Средняя масса рогов (вместе с черепом без нижней челюсти) – около 800–900 г, максимальная – 1,6 кг. И это – не предел.

По средним показателям и индексам рога европейской и сибирской косуль достоверно различаются (рис. 11), но индивидуальное перекрытие признаков настолько значительно, что безошибочно можно распознать лишь крупные рога сибирской косули, длина которых превышает 30 см при размахе более 20 см (табл. 9). В разных популяциях европейской косули (в репрезентативных выборках) длина рогов самцов превышает размах в 2 (1,8–2,2), у сибирской – в 1,3 (1–1,6) раза в среднем.

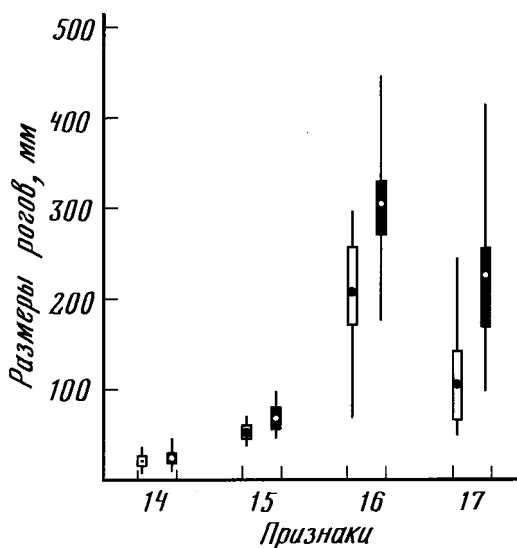


Рис. 11. Изменчивость размеров рогов взрослых европейских и сибирских косуль. Обозначения признаков 14–17 см. в табл. 6 и на рис. 2.

Таблица 10. Рекордные параметры рогов европейской и сибирской косуль, добытых на территории России в конце XX – начале XXI вв.*

Место добычи, область	Длина, см	Размах, см	Окружность розетки, см	Количество отростков
Европейская косуля				
Московская**	31,8/28,9	27,6	12,4/12,7	3/3
–"–**	24,8/27,3	22,9	11,4/11,4	3/3
–"–	25,1/25,7	16,2	9,5/10,2	3/3
Белгородская	25,1/26,4	11,7	12,4/13,3	3/3
Сибирская косуля				
Курганская	40,3/42,2	47,3	18,4/18,1	3/3
–"–	34,3/35,2	39,1	17,1/17,8	3/3
–"–	37,5/35,2	35,6	13,3/13,0	3/3
–"–	32,4/31,1	26,0	21,9/21,9	5/5
–"–	34,9/36,5	27,3	16,8/17,1	5/3
?	32,7/32,1	31,8	16,5/18,1	6/7

* По: Российские охотничьи трофеи. Книга рекордов 2009 (2010).

** Скорее всего, это трофеи сибирской косули или гибридных особей.

Ни у европейской, ни у сибирской косуль по размерам рогов мы не смогли выделить применяемыми методами какие-либо значимые на таксономическом уровне группы (Данилкин и др., 1992), хотя такие попытки имеются (Громов, 1986а; Соколов, Громов, 1988).

Наиболее крупные рога имеют сибирские косули в предгорных и горных районах Урала (Киселев, 1980), Алтая, Тянь-Шаня и Предбайкалья. Очень хорошее качество рогов у курганской группировки, значительная часть которой обитает в сельскохозяйственном ландшафте. У европейской косули более массивны рога у особей восточных популяций, однако не исключено, что рекордные трофеи принадлежат потомкам сибирской косули (табл. 10), выпущенной во многих восточноевропейских областях (см. ниже), или гибридным особям.

ОКРАСКА И ЛИНЬКА

Пятнистая окраска телят (фото 4) меняется на серую, типичную для взрослых, в августе – сентябре. Осенняя линька взрослых начинается в августе: на голове пробивается серый зимний волос, резко контрастирующий у сибирской косули с рыжей окраской туловища, затем сменяется волос на ногах и лопатках; задняя часть туловища и брюхо линяют в последнюю очередь. В конце сентября большинство зверей имеют серый зимний мех, однако некоторые взрослые самцы, видимо исхудавшие после длительного периода гона, позднородившие самки и их телята остаются в летней рыжей шерсти вплоть до середины октября.

Весенняя линька в южных и западных районах ареала обычна с конца марта, в северных – с апреля – мая, и начинается она также с головы, шеи и ног. На боках и задней части туловища серая зимняя шерсть небольшими участками сохраняется дольше всего – до конца мая – июня. По данным М.Н. Смирнова (1978), в Западном Забайкалье в первой половине мая еще все косули носят зимний наряд, во второй половине мая его сохраняют 77% особей, в первой половине июня – 47% и только 13% имеют летнюю окраску. В июле все звери в летней шерсти. В первой половине августа в состоянии линьки 16% особей, во второй – 40%. Примерно столько же животных (39%) имеют зимний наряд в первой половине сентября. К концу сентября линька завершается.

Окраска косуль весьма изменчива. Наиболее точное ее описание дал зоолог и художник К.К. Флеров: «Окраска взрослых одноцветная. Зимой общий цвет серый или серо-бурый, иногда серовато-рыжий, постепенно темнеющий кзади, где переходит в бурый, иногда в темно-коричнево-бурый (особенно на верхней стороне зада). Вся окраска постепенно светлеет вниз. Зеркало небольшое, белое или светло-рыжевато-белое, не заходящее на бока и верх тазовой области, но резко ограниченное темной окраской зада. Конечности книзу постепенно рыжеют и ниже пяточного сустава имеют рыжую окраску. Голова или одноцветна с туловищем или несколько бурее и рыжее, иногда более серая, особенно в верхней части. Уши одноцветные с туловищем с наружной стороны или немного бурее, постепенно темнеющие от основания к вершине; внутренняя сторона их беловатая или рыжеватая. На нижней губе большое темное пятно. На подбородке белое пятно, изменчивое по размерам. Окружность носа и верхняя губа черно-бурые или серо-бурые, иногда край верхней губы белый. Брюхо и внутренняя сторона конечностей желтовато-кремовые. Летний мех рыжий, иногда на хребте буровато-рыжий. Вся окраска светлее книзу, но в общем более ровная, чем в зимнем меху. Зеркало почти отсутствует и лишь слабо намечено небольшим посвет-

лением общего рыжего тона. Подмышки и пах беловатые. Брюхо беловато-рыжее или рыжее, окраска головы часто более серая или бурая, чем туловище, переносье и лоб иногда более темные и бурые. Уши снаружи рыжие, в верхней части темнее, чем при основании, внутри – грязно-белые или рыжевато-белые. Вокруг носа черно-бурое пятно, передний край верхней губы около голого пространства и подбородок белые или буровато-белые. Конечности рыжие, иногда светло-рыжие.

Окраска молодых пятнистая. Общий тон окраски верхней части тела новорожденных бледный, рыжевато-желтый; брюхо в передней части и внутренняя сторона конечностей светло-охристые, конечности снаружи светло-рыжие, задняя часть брюха беловатая. Голова сверху близка по тону к общей окраске спины, но более серая, внешняя сторона ушей, брови и щеки сероватые. Кольцо вокруг глаз темное, буроватое, переносье серовато-охристое. Нижняя часть головы светло-охристая со слабым сероватым оттенком. Пятна на спине расположены тремя продольными полосами с каждой стороны, четвертая полоса едва намечается. Две средние, наиболее яркие, начинаются за ушами и идут по верхней стороне шеи и спине до зада. Спереди эти полосы сероватые, однотонные с ушами, но кзади постепенно белеют, принимая желтоватый оттенок. Следующие полосы начинаются на плечах и постепенно бледнеют книзу, так что третья (нижняя) очень слабо выражена. Сзади в области таза появляются еще полосы, одна ниже третьей, другая между первой и второй» (Флеров, 1952).

Как видим, цветовая гамма окраски животных, резко меняющаяся по сезонам и с возрастом, настолько велика, что ее использование в качестве таксономического показателя весьма проблематично. Каждый исследователь может трактовать цветовые оттенки, зависящие к тому же от освещения, по-разному. Ф.А. Пастернак (1955), наиболее детально изучивший окраску косуль в географическом аспекте, пришел к выводу о невозможности выделения по этому признаку систематических групп. С запада на восток и с юга на север ареала явно наблюдается постепенное осветление общей окраски меха косуль и изменение цветовой тональности. Вместе с тем по краям ареала при повышении влажности климата происходит увеличение числа феомеланинов, обуславливающих более темную и яркую окраску, что характерно и для других оленей. Леман (Lehmann, 1971) подтвердил эту точку зрения, считая различия в структуре и цвете волосяного покрова связанными с климатом. По мере продвижения на восток и север окраска летнего наряда европейской косули становится менее яркой, насыщенный красный цвет постепенно переходит в желтоватые охристые тона, волос становится длиннее и толще, окраска основания волос несколько меняется.

К.К. Флеров (1952), признавая эти закономерности распределения окраски в пределах ареала, тем не менее дал весьма точные отличительные признаки европейской и сибирской косуль. У европейских косуль окраска в зимнем меху серовато-бурая, иногда темная, переходящая в коричнево-бурую, а на боках – в серую. В летнем наряде верхняя сторона головы серая или бурая, резко отличающаяся от рыжей окраски спины и боков (фото 1). Основания волос серо-бурые или темно-бурые, эпидермальный слой кожи светлый, не пигментированный. У сибирских косуль зимой цвет меха серый с охристым оттенком, на спине буроватый, брюхо и внутренняя сторона конечностей кремовые (фото 3). Летом окраска головы рыжая, однотонная со спиной и боками. Основания волос светлые, эпидермальный слой кожи буровато-серый, пигментированный. К тому же у европейской косули явно выделяются светлое носовое (муфлоново) пятно и бурый или темно-бурый цвет метатарзальных желез (Meуer, 1968; Stubbe, Passarge, 1979). Позднее эти отличительные признаки

приводили в своих работах И.И. Соколов (1952), В.Г. Гептнер и др. (1961) и В.С. Громов (1986а,б).

Однако из-за очень большой индивидуальной, возрастной и сезонной изменчивости далеко не всегда можно отличить европейскую косулю от сибирской. Окраска головы у них очень изменчива. В летнем наряде у отдельных европейских косуль она бывает почти одного цвета с верхом туловища, что характерно для сибирской косули и, напротив, у некоторых сибирских особей, особенно старых, окраска переносья темновато-серая, лоб светло-бурый, как и у части европейских (фото 2). В августе на лбу у них пробивается серый зимний волос (фото 7), и окраска животных приобретает типичные признаки европейской косули.

«Каудальный диск» (хвостовое зеркало), выделенный В.С. Громовым (1986а,б) как отличительный признак европейской и сибирской косуль, не может быть использован в качестве таксономического показателя. У отдельных сибирских косуль, так же как и у европейских, в летнем наряде он четко выражен, а иногда и велик (см., например, рис. 4, 15, 39, 40 в книге Соколова, Данилкина, 1981). Напротив, у значительного числа европейских косуль, как и у многих сибирских, он отсутствует (см., например, фото в книгах Honak, 1970; Stubbe, Passarge, 1979; Stubbe, 1990; Prior, 1995; и др.). В результате многолетних наблюдений за одними и теми же сибирскими косулями на Южном Урале я нашел, что каудальный диск в летнем наряде является признаком, передаваемым по наследству. Все детеныши самок с большими летними каудальными дисками тоже имели их – в отличие от большинства других телят, у матерей которых хвостовое зеркало было малозаметно или отсутствовало.

Окраска и расположение «губных» и «горловых» пятен тоже очень изменчивы. Практически в каждой из изученных популяций европейской и сибирской косуль мы находили особей, сходных с типами, описанными М.Н. Смирновым (1978) в популяции Западного Забайкалья. Вместе с тем в каждой популяции тот или иной признак имел большее или меньшее количественное выражение.

Особи с аномальной окраской (альбиносы, меланисты и пятнистые) встречаются как среди европейских, так и среди сибирских косуль (я видел их на Урале и в Сибири), однако описаны они в основном у первых из-за более пристального внимания к ним.

Достоверных различий в окраске между подвидами сибирской косули не найдено. Напротив, летняя окраска одной из популяций европейской косули на юге Испании не красная, а серая, похожая на зимнюю, при этом особи имеют большое белое зеркало (Meunier, 1983). В низменных районах Нижней Саксонии в Германии вместе живут звери с нормальной красной окраской и «черные» косули, составляющие в отдельных станциях от 2 до 80% населения популяции, документально известной с 1591 г. Взрослые особи последней летом имеют блестящую черную окраску (фото 1); зимний мех тоже черный, но матовый, к животу свинцово-серый, нередко с серебристой остью. Зеркало меньше, чем у красной формы, рыжеватое, бурое или черное. Детеныши рождаются черными, реже – пегими. В популяции у самцов повышена доля черепов с клыками в верхней челюсти (у красной формы 7%, у черной – 33%) и более длинные хвосты. По размерам и массе тела обе формы не различаются, поведение их сходно, они образуют смешанные пары, однако черные звери явно предпочитают равнину горной местности, а на равнине – влажные лесистые биотопы (Stubbe, Passarge, 1979; Meyer-Brenken, 1986). Черная окраска, вероятно, является результатом рецессивной мутации. С другой стороны, учитывая наличие клыков, более длинного хвоста и иной

окраски, нельзя не задуматься о возможности сохранения в этой популяции генов предкового типа.

Как бы то ни было, ясно, что особи одной и той же популяции европейской косули, живущие вместе (в Германии), и разных популяций (в Испании) по окраске различаются гораздо больше, чем европейские и сибирские. Очевидно, что к окраске косуль как к таксономическому признаку следует относиться с большой осторожностью.

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Все исследованные популяции европейской косули имеют одинаковый набор хромосом: $2n = 70$, $NF = 72$ (Gustavsson, 1965; Amrud, Nes, 1966; Herzog, Hohn, 1967; Wurster, Benirschke, 1967; Gustavsson, Sundt, 1968; Zivkovic, Isakovic, 1972; Соколов и др., 1978; Данилкин и др., 1983; Sypa, Kaluzinski, 1984; Марков, Добриянов, 1985; Zima, Navrankova, 1987; Fontana, Rubini, 1991). Популяции сибирской косули характеризуются присутствием «микрохромосом», относящихся к группе добавочных, или В-хромосом (рис. 12): $2n = 70+1-14$ (Соколов и др., 1975, 1978; Данилкин, 1978, 1985б; Соколов, Данилкин, 1980, 1981; Zernahle, 1980; Данилкин и др., 1983; Графодатский и др., 1989, 1990; Боесков, 1998; Боесков, Данилкин, 1998).

Аутосомы как у европейской, так и у сибирской косуль акроцентрические, половые хромосомы субметацентрические (Y-хромосома субтелоцентрическая – Графодатский и др., 1990). В-хромосомы метацентрические и акроцентрические. 11 из 34 хромосомных пар основного набора аутосом, а также Y-хромосомы европейской и сибирской косуль статистически достоверно различаются по морфометрическим параметрам (Соколов и др., 1986).

Кариотипы европейской косули стабильные (с одинаковым числом хромосом на всех метафазных пластинках), в то время как у сибирской они двух типов – стабильные и мозаичные (с разным числом В-хромосом у одного и того же животного и у

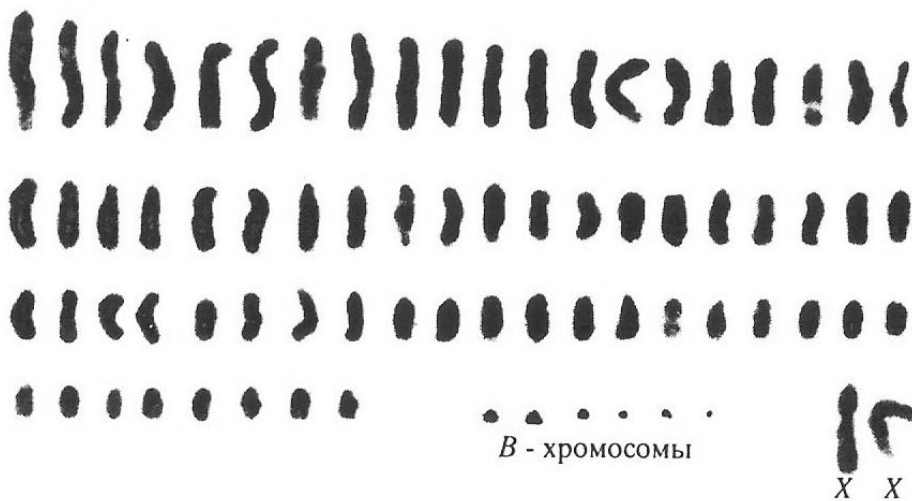


Рис. 12. Хромосомный набор самки сибирской косули из Центральной Якутии (по: Боесков, Данилкин, 1998).

разных особей в одной и той же популяции). Явление мозаицизма отчетливо выражено у косуль Дальнего Востока, Якутии (Боесков, 1998; Боесков, Данилкин, 1998) и Монголии, где найдены особи с числом добавочных хромосом от 5 до 10. Кариотипы зверей из Предуралья, Зауралья и Предбайкалья отличаются большей стабильностью, при этом число микрохромосом в них минимально – от 1 до 4 (Данилкин, 1985б; Данилкин, Баскевич, 1987). Наибольшая вариабельность кариотипа обнаружена в популяции Алтая: $2n = 72-84$ (Графодатский и др., 1989, 1990; Шаршов, 1994).

В-хромосомы наследуются гибридами, как было установлено в экспериментах по скрещиванию европейской и сибирской косуль, проведенных в ГДР (Zernahle, 1980). Самцы сибирской косули, участвующие в опыте, имели в хромосомном наборе по 10 В-хромосом. Хромосомный набор у гибридов F_1 оказался равным $70+3$ (т.е. меньше теоретически ожидаемого диплоидного числа $2n = 70+5$). Возвратные скрещивания гибридных самок с самцом сибирской косули привели к повышению числа добавочных хромосом у потомства до 6–7, что также ниже теоретически ожидаемого. Этот результат говорит как об относительно случайном распределении микрохромосом в мейозе, так и об «обогащении» сибирского генотипа при возвратном скрещивании.

Гибриды в опытах наследуют фенотип сибирского родителя. Означает ли это, что фенотип определяется добавочными хромосомами и их числом? Вряд ли, поскольку в одной и той же популяции могут существовать особи с разным числом В-хромосом и особи-мозаики. К тому же животные без добавочных хромосом ($2n = 70$) и имеющие их ($2n = 71, 72$) из одних и тех же популяций на левобережье Украины и на Северном Кавказе, по моим данным, не различаются достоверно по размерам тела и окраске. Последние же, имея «сибирский» кариотип, существенно отличаются от сибирской косули по морфометрическим параметрам.

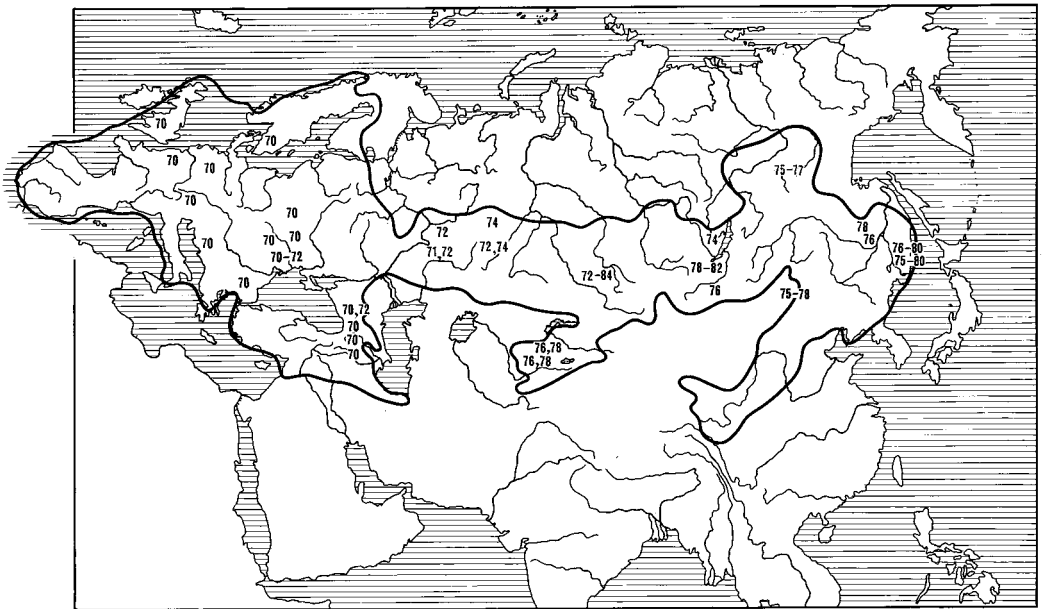


Рис. 13. Изменчивость числа хромосом у косуль.

С другой стороны, нельзя не обратить внимания на отчетливое морфометрическое и генотипическое (1–4 В-хромосомы) сходство популяций сибирской косули на протяженном ареале от Волги до Байкала и их значительное отличие от популяций Южного Казахстана, Киргизии, Монголии, Центральной Якутии (Боескоров, Данилкин, 1998) и Дальнего Востока, имеющих 5–12 В-хромосом. В целом же видно, что с востока на запад ареала число В-хромосом у косуль редуцируется, исчезая полностью в Центральной и Западной Европе, и это явление явно носит характер клинальной изменчивости (рис. 13).

Генетическая роль добавочных хромосом, их природа и полиморфизм по ним и у косуль, и у других млекопитающих во многом неясны. Применение кариологической характеристики в качестве таксономического критерия оказывается полезным на межвидовом уровне, но на уровне внутривидовом встречается определенные трудности. Большая вариабельность числа хромосом у особей-мозаиков и у разных особей в одной и той же популяции не позволяет, как ожидалось, четко дифференцировать подвиды и популяции сибирской косули. В то же время изучение цитогенетической изменчивости по В-хромосомам открывает новые возможности для зоогеографических реконструкций.

Присутствие в диплоидном наборе сибирской косули добавочных хромосом, наряду с палеонтологическими данными, приведенными выше, может свидетельствовать о большей ее древности по сравнению с европейской. Если принять это за основу, то, учитывая дискретность хромосомных различий, можно предположительно вычленить возможные центры формообразования у *Capreolus* и проследить эволюционные связи.

Расселение косули, вероятно, могло идти из центра формообразования в Восточной или Центральной Азии, в основном южнее Алтайско-Саянской горной системы. Западнее Алтая (не исключены и другие районы) животные проникли на север, откуда расселение шло на восток (к Байкалу) и на запад (в Европу). Вместе с тем, судя по исключительной вариабельности числа В-хромосом, таким центром вполне мог быть и Алтай (рис. 13).

Постепенная редукция числа добавочных хромосом наводит на мысль о существовании популяций со «смешанным» генофондом, где особи имели бы в кариотипе минимальное количество В-хромосом или не имели бы их совсем. Эти популяции теоретически должны были бы находиться западнее Волги, и именно такой смешанный генотип $2n = 70-72$ мы нашли у особей из группировок косуль Самарского леса в Днепропетровской области Украины и на Северном Кавказе. В группировке косуль Самарского леса из 9 исследованных животных 2 не имели добавочных хромосом, 3 содержали по одной, а 4 особи – по две В-хромосомы. На Северном Кавказе добавочные хромосомы (2) были обнаружены только у одной особи, добытой вблизи г. Апшеронска Краснодарского края. В других районах от Волги до Днепра в начале XX в. косули были почти полностью уничтожены, практически исчез и смешанный генофонд.

Возможна и другая гипотеза. Не исключено, что в становлении современного генофонда европейской косули существенную роль сыграли ледники, способствовавшие географической изоляции популяций, содержащих в кариотипе добавочные хромосомы и не имеющих их. Европейские популяции, географически изолированные от сибирских, накопили генетические различия и со временем приобрели признаки, обеспечивающие частичную репродуктивную изоляцию с популяциями предкового типа. Из одного родительского возникли два хорошо интегрированных генных комплекса.

В послеледниковый период сибирская косуля проникла на запад по меньшей мере до Днепра, в чем нет сомнения, и, может быть, на Северный Кавказ, где обитала европейская косуля. В результате образовывались «зоны гибридизации», в которых особи имели разные кариотипы.

Предлагаемая гипотеза аллопатрического видообразования у косуй, на мой взгляд, хорошо согласуется со всеми известными до сих пор фактами генетической и фенотипической изменчивости и дает объяснение происхождению неясных в таксономическом отношении популяций. Однако не исключено, что при дальнейшем исследовании группировок Кавказа, Поволжья, Алтая, Тянь-Шаня и Китая, представляющих особый интерес в свете изложенных гипотез, возможны новые находки, которые могут существенно изменить нынешние представления о цитогенетической изменчивости и видообразовании у *Capreolus*.

БИОХИМИЧЕСКИЙ И ИММУНОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Методом зонального электрофореза установлено (Соколов, Шурхал и др., 1986), что среди 11 ферментов, кодируемых 14 локусами, в выборке из популяции европейской косули 3 локуса (эстераза Д, ИДГ и Г6ФДГ) полиморфны. У сибирской косули обнаружены только два полиморфных локуса: ЭСТ-Д и Г6ФДГ. Ни в одном из 14 аллозимных локусов не выявлено различий по электрофоретической подвижности фракций ферментов, и только для одного локуса ИДГ найдены различия по частоте встречаемости генотипов. По распределению аллелей исследованных систем ферментов отличий между особями из уральских и дальневосточных популяций не обнаружено. Методом изоэлектрического фокусирования белков плазмы крови выявлены к тому же четкие фиксированные различия между европейской и сибирской формами по отдельным фракциям в преальбуминовой зоне спектра и по ИЭФ-спектрам растворимых белков мышечной ткани. ИЭФ-спектры мембранных белков мышечной ткани у них сходны.

Из 14 локусов, кодирующих системы ферментов, и 8 локусов, кодирующих синтез избыточных белков ИЭФ-спектра, у европейской косули полиморфны 3 локуса, относящиеся к системам ферментов. У сибирской косули полиморфны также три локуса, но один из них является локусом ИЭФ-спектра белков плазмы в преальбуминовой зоне спектра. Уровень полиморфизма или доля полиморфных локусов как для европейской, так и для сибирской косули оценивается одинаково – в 13,5%. В целом генетическое расстояние по Нею составляет величину $D = 0,7183$, которая обычно характеризует достаточно надежные виды (Шурхал и др., 1992). Обнаруженные незначительные генетические различия между правобережными и левобережными амурскими популяциями сибирской косули, вероятнее всего, отражают их внутривидовую экологическую специализацию. Неясные в систематическом отношении косули Днепропетровской области (Самарский лес), часть из которых имеет В-хромосомы, по биохимическим показателям относятся к европейской форме (Шурхал и др., 1985; Соколов, Шурхал и др., 1986).

Сходные данные были получены и при сравнительном иммунохимическом исследовании (Марков, 1985; Марков, Кехаиов и др., 1985). Сыворотка крови сибирской косули содержит все антигены, присутствующие и у европейской. В то же время тестированием выявлено наличие двух антигенов, которые характерны только для сыворотки крови европейской косули. Это дает дополнительное основание дифференцировать исследуемые формы на видовом уровне. С другой стороны, идентичный набор

остальных антигенов сыворотки крови позволяет говорить об их близком филогенетическом родстве.

Европейские и сибирские косули различаются и по общему уровню метаболизма (Граевская и др., 1980, 1988). Уровень гормонов-катехоламинов в надпочечниках европейской косули в три раза выше, чем у сибирской, но в крови наблюдается обратное соотношение. Концентрация глюкозы в крови достоверно различается. Содержание гликогена в печени европейской косули в два раза ниже, чем у сибирской, но активность ключевого фермента углеводного обмена глюкозо-6-фосфатазы у первой в семь раз выше, а щелочной фосфатазы – в три раза ниже. Индекс регуляции углеводного обмена и индекс энергетического резерва у европейской косули примерно в пять раз выше, но индекс энергетического уровня оказался ниже в четыре раза. Для поддержания равновесия между внутренней и внешней средой ей, видимо, требуется меньше энергозатрат по сравнению с сибирской.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Наиболее информативный и точный современный метод, позволяющий выявить и идентифицировать не только европейских и сибирских косуль, но и дифференцировать подвиды, популяции и даже родство отдельных животных – молекулярный.

Различия между европейской и сибирской косулями по RAPDs-маркерам сопоставимы с различиями между достаточно «хорошими» видами – благородным и пятнистым оленями (Потапов и др., 1997; Потапов, 1998). Генетическое расстояние между ними в 50 раз превышает расстояние между отдельными, даже высоко вариабельными, популяциями (Петросян и др., 2000; Токарская и др., 2000). Очень четко они дифференцируются (рис. 14) и по контрольному региону мтДНК (Randi et al., 1998, 2004; Звычайная и др., 2010, 2011). Тем не менее в их в геномах присутствуют сходные «видоспецифические» элементы сателлитной ДНК, что свидетельствует о близком родстве (Buntjer et al., 1998).

И европейская, и сибирская косули генетически неоднородны. Среди европейской косули гаплотипически уникальны популяции юга Испании и Италии, но и они,

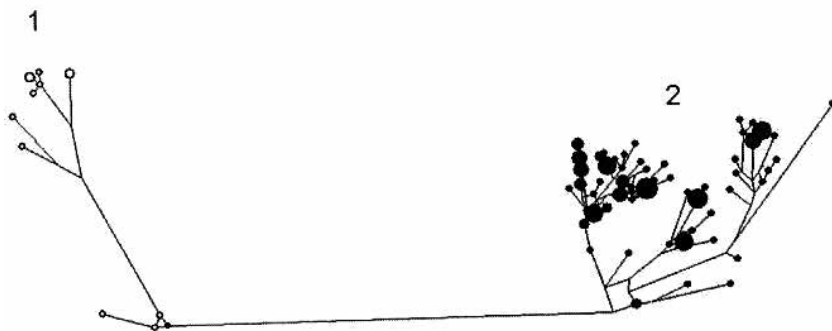


Рис. 14. Медианная сеть гаплотипов мтДНК *Capreolus*, построенная в программе Network на основании анализа выравнивания 143 нуклеотидных последовательностей контрольного региона (936 н.п.) (по: Звычайная и др., 2011).

1– гаплогруппа *Capreolus capreolus*, 2 – *C. pygargus*.

как оказалось, не лишены «примесей» (Lorenzini et al., 1993, 2002, 2003, 2014; Randi et al., 1998, 2004; Lorenzini, Lovari, 2006; Royo et al., 2007; Gentile et al., 2009; Sommer et al., 2009; и др.).

Генеалогические реконструкции, проведенные Н.В. Воробьевой с соавторами (Vorobieva et al., 2011), показали, что современное население сибирской косули генетически настолько гетерогенное, что на обширном ареале не представляется возможным выделить «разновидности». Популяции Западной Сибири (включая Зауралье) и Тянь-Шаня наследуют большую часть гаплотипов голоценовых косуль, обнаруженных в Денисовой пещере на Алтае. Один из плейстоценовых гаплотипов, возможно, унаследовали особи якутской популяции, и еще два близки группировкам Тянь-Шаня и Якутии. В Алтайской горной системе в течение примерно 50 тыс. лет происходили неоднократные замены генофонда популяций этого вида, связанные с изменениями климата и миграциями животных, что обусловило очень высокую вариабельность местной группировки. Относительно низкое генетическое разнообразие косуль Западно-Сибирской равнины указывает на недавнее «узкое место» в демографии вида или на эффект основателя.

Наши исследования (Звычайная и др., 2011), проведенные на большом материале, показывают несколько иную картину. В объединенном выравнивании последовательностей контрольного региона и гена цитохрома *b* мтДНК сибирской косули выявлено 36 гаплотипов, которые формируют три четко дифференцированные гаплогруппы – 1, 2 и 3 (рис. 15). Генетическое расстояние (Net Distance) между 1 и 2 гаплогруппой составляет 0.8% (SE = 0.002), между 2 и 3, а также между 1 и 3 – 1.3% (SE = 0.002). Внутригрупповая изменчивость (*p*) для всех гаплогрупп одинакова и равна 0.3% (SE = 0.001). Особи из Забайкалья, Якутии и Дальнего Востока формируют единую гаплогруппу 2, тогда как остальные образцы (с Заволжья, Предуралья, Зауралья, Алтая, Тывы, Предбайкалья) сравнительно равномерно распределяются по двум другим гап-

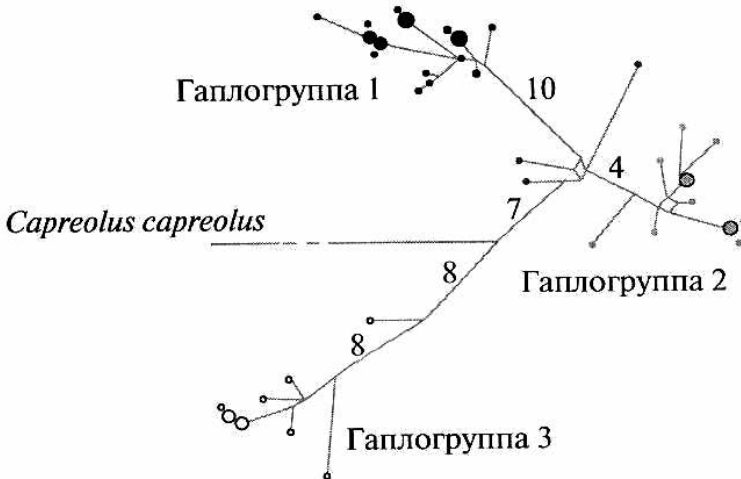


Рис. 15. Медианная сеть гаплотипов мтДНК *C. pygargus*, построенная в программе Network на основании анализа объединенного выравнивания 79 последовательностей контрольного региона (934 н.п.) и гена цитохрома *b* (1140 н.п.) (по: Звычайная и др., 2011). Цифрами обозначено число синапоморфий, определяющих длину ветви.

логруппам – 1 и 3. Генетическая дистанция между последними гаплогруппами, однако, заметно больше, чем между гаплогруппами 1 и 2.

Гаплотипы уральских косуль (гаплогруппы 1 и 3) занимают на филогенетическом древе дистальное положение (рис. 16). Этот факт может свидетельствовать о филогенетической молодости популяций косуль этого региона по сравнению с восточносибирскими популяциями или о быстром накоплении мутаций в условиях критически малой численности.

Генетическая изменчивость, выявленная как по микросателлитам и мтДНК, так и по RAPD-маркерам, особенно высока у косуль Дальнего Востока: она в 2,5–3 раза выше, чем в популяции Курганской области, и примерно в 2 раза выше, чем в исследованной популяции из Франции. Это, возможно, объясняется как смешением генофонда в результате протяженных сезонных миграций животных, в том числе и с территории Китая, так и близостью к центру формообразования сибирского вида. В Курганской области группировки Каргапольского и Долматовского районов, расстояние между которыми всего 150 км, по степени внутривидовой изменчивости различаются почти в 2 раза, что может быть связано с максимальной депрессией ареала косули в Зауралье в начале XX в. и последующим заселением этого региона с Урала и Северного Казахстана (Токарская и др., 2000). Образцы, собранные в Якутии справа и слева от р. Лены, статистически значимо разбиваются на два отдельных кластера (рис. 16). Такая картина распределения филогенетических линий может быть вызвана наличием изолирующего фактора (реки) или тоже отражает историю заселения данной территории (Звычайная и др., 2011). Генетически неоднородна и косуля Северо-Восточного Китая, причем популяция Большого Хингана отлична от других (Liu, Zhang, 2011). Генетически выделяются и косули Кореи (Koh, Randi, 2001).

Каким образом формировался генофонд *C. pygargus* и почему мы обнаруживаем своеобразную смесь неродственных гаплотипов у особей в популяциях западной и центральной частей ареала вида? Гипотетическая граница ареалов *C. p. pygargus* и *C. p. tianschanicus* проходит по горным хребтам Алтая, Западного и Восточного Саян, оз. Байкал и Становому нагорью (Данилкин, 1999). Этим крупным географическим группировкам, по логике, должны соответствовать две различные митохондриальные линии ДНК: гаплогруппы 3 и 2. Современное генетическое разнообразие номинативного подвида *C. p. pygargus* может быть обусловлено анцестральным полиморфизмом митохондриальных линий или может быть следствием вторичного появления и распространения в популяции одной из неродственных линий мтДНК (предположительно гаплогруппы 1). Митохондриальные линии, соответствующие гаплогруппам 1 и 2, филогенетически близки, и между ними, возможно, существует спектр переходных гаплотипов (нами выявлены три таких гаплотипа среди образцов косуль Дальнего Востока). В таком случае, было бы логично предположить, что митохондриальные гаплогруппы 1 и 2 исходно принадлежат *C. p. tianschanicus*.

Для тестирования данной гипотезы мы (Звычайная и др., 2011, 2012) провели дополнительный анализ всех доступных нуклеотидных последовательностей мтДНК *Capreolus pygargus* из GenBank с привлечением 50 образцов из Северо-Восточного Китая (Zhang et al., 2005; Xiao et al., 2007). Количество варибельных сайтов – 75, из них содержащих единичные замены – 22. Нуклеотидное разнообразие последовательностей из Китая – 1.9% (SE = 0.003), России – 2% (SE = 0.004), общей выборки – 2.1% (SE = 0.004). Среди образцов из России описано 27 гаплотипов, Китая – 33, всего – 60. Ни одного общего гаплотипа не обнаружено, но выявлено большое число «переходных» форм: на медианной сети большинство образцов из Китая занимают базальное

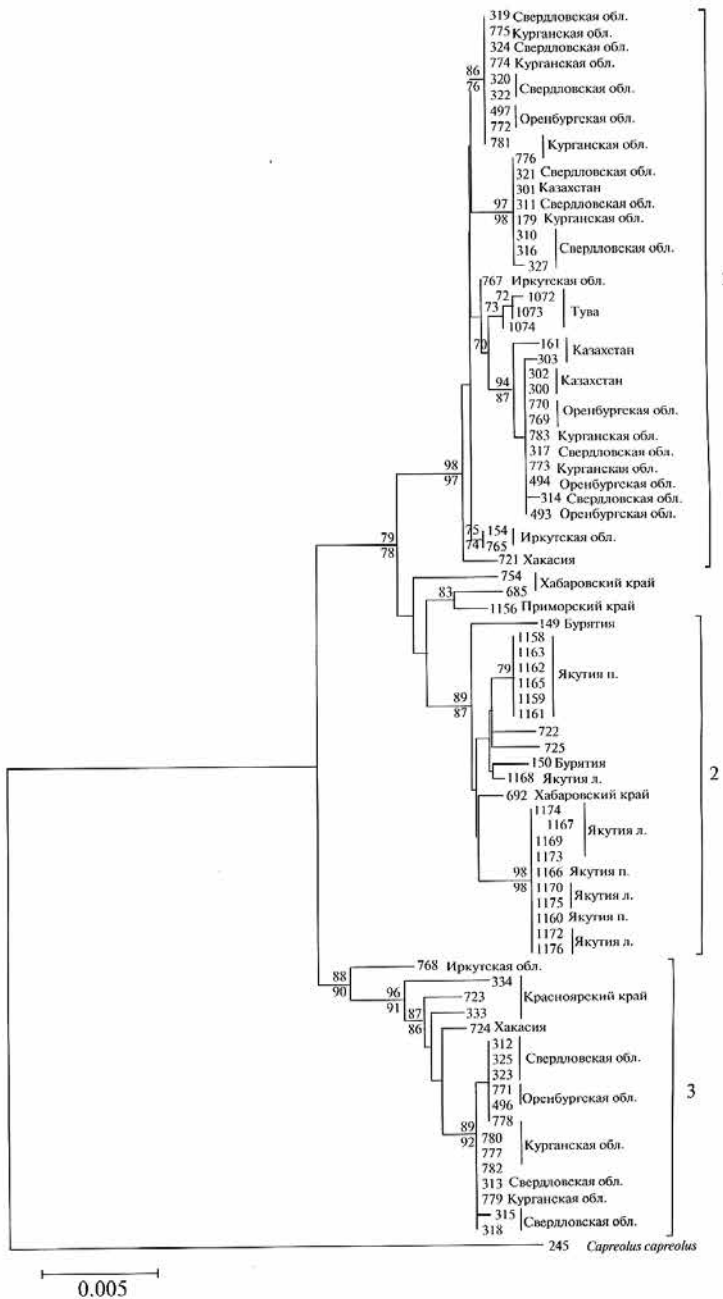


Рис. 16. Филогенетическое древо, построенное методом ближайшего связывания (Neighbor-Joining) по объединенному выравниванию последовательностей контрольного региона (934 н.п.) и гена цитохрома *b* (1140 н.п.) мтДНК *C. pygargus* (по: Звычайная и др., 2011). Верхнее число в узлах – результат бутстреп анализа. Нижнее число соответствует значению индекса бутстрепа для соответствующего узла в кладограмме, построенной методом максимальной парсимонии. 1–3 – соответствующие гаплогруппы.

положение. В то же время в Китае представлены все выявленные ранее гаплогруппы, за исключением гаплогруппы 1.

Таким образом выдвинутое предположение об исходной принадлежности гаплогрупп 1 и 2 тянь-шаньскому подвиду не нашло подтверждения. В данном контексте привлекательнее выглядит гипотеза об изначальном происхождении на Дальнем Востоке и в Китае гаплогрупп 2 и 3, а в Сибири и на Урале – гаплогруппы 1. В генофонде уралосибирских популяций гаплогруппа 3 могла появиться вторично как результат естественного расселения *C. p. tianschanicus* в северном направлении или интрогрессии мтДНК этой формы. Распространение животных с юга на север могло происходить через «Джунгарские ворота» (горный проход между Джунгарским Алатау с запада и хребтом Барлык с востока) и, видимо, Алтай, и затем в западном и восточном направлениях. В то же время нельзя полностью исключать возможность анцестрального полиморфизма мтДНК. Возможно и искусственное изменение генофонда уралосибирских популяций в связи с масштабным расселением животных охотничьими организациями. В Свердловской области, например, в 1969–1988 гг. расселены 280 особей, завезенных из Челябинской, Новосибирской и Иркутской областей, Алтая, Хабаровского и Приморского краев (табл. 12).

В любом случае наличие двух отдаленных митохондриальных гаплогрупп у *C. p. pygargus* во многом объясняет «появление» в ареале этой формы особей с типичными морфологическими признаками тянь-шаньского подвида (Данилкин и др., 1989; Данилкин, 1999), неравномерность линьки, роста и сбрасывания рогов.

Отсутствие идентичных гаплотипов в популяциях косуль Урала и Зауралья, Восточной Сибири, Дальнего Востока, Китая может быть обусловлено длительной географической изоляцией. Определенное влияние на генетическую структуру вида могли оказать депрессии населения и фрагментация ареала.

Базальное положение на медианной сети образцов из Приморья, а также повышенное генетическое разнообразие дальневосточной косули по сравнению с группировками Северо-Восточного Китая (см. также: Шереметьева и др., 2007, 2010; Liu, Zhang, 2011), позволяет рассматривать данный регион в качестве возможного центра формообразования *C. pygargus*. Дифференциация косуль Китая и Дальнего Востока на две далеко разошедшиеся митохондриальные линии (гаплогруппы 2 и 3) не исключает возможность существования здесь двух разных форм. Однако более точно филогению и таксономию *C. pygargus* можно представить, лишь исследовав изменчивость мтДНК популяций Центрального Китая, Монголии и Южного Казахстана и проведя анализ ядерной ДНК особей этого вида.

Не меньший интерес вызывает генофонд животных в Восточной Европе, где проходит естественная граница распространения сибирской и европейской косуль и где произведены масштабные выпуски (табл. 12) обеих форм.

Все исследование нами особи из Заволжья (Самарская и Оренбургская области) и правобережных приволжских областей имеют мтДНК сибирской косули. В генофонде заволжской (предуральской) популяции присутствуют три материнские линии: *a*, *b*, *c*, объединяющие 10 гаплотипов. Линии *a* и *c* разделяют 22 нуклеотидные замены по исследованному фрагменту, *a* и *b* – 8 замен, *b* и *c* – 15 замен. Материнские линии *a* и *c* типичны для популяций Урала и Зауралья: близкие и идентичные гаплотипы обнаружены у особей в Курганской и Свердловской областях. Гаплотип группы *b* может быть искусственно привнесенным извне в результате расселения животных (табл. 12): он сходен с гаплотипами контрольного региона мтДНК косуль Хакасии и Иркутской области. Европейская косуля, выпущенная в Самарской области в 1987 г., судя по результатам анализа мтДНК

популяции, «следов» не оставила (Данилкин и др., 2012). Однако Д. Плахина (2014) обнаружила у двух косуль из западных районов этой области и у всех пяти исследованных особей из соседней Саратовской области «европейский» ядерный геном.

Ставропольский край населяют потомки завезенной сюда, как считалось из Киргизии и Приморского края (табл. 12), сибирской косули. Однако наши исследования показали, что особи этой группировки несут уникальные аллели, обнаруживая в целом аллельное сходство с образцами из Алтайского края. Среди гаплотипов мтДНК, описанных для образцов с Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский края), похожие последовательности не обнаружены, что может свидетельствовать об отсутствии завоза на Ставрополье дальневосточных особей или элиминации их после выпуска. Сравнительный материал из Киргизии, к сожалению, отсутствует. Одна из митохондриальных линий объединяет животных Ставрополья и Краснодарского края, в который в 1958 и 1962 гг. завезли зверей из Тувы и Красноярского края (табл. 12). Европейская косуля, выпущенная здесь же в 1973 г., а также естественно расселяющаяся на восток, тоже не оставила генетических «следов». Тем не менее не исключено, что они могут быть обнаружены в дальнейшем при исследовании больших по объему выборок (Звычайная и др., в печати).

В группировках Московской, Тверской, Калужской, Смоленской, Тульской, Брянской, Тамбовской, Ростовской, Саратовской, Волгоградской, областей и Краснодарского края есть и европейские, и сибирские косули (Данилкин, 1999; Холодова и др., 2009; Звычайная и др., 2010, 2011; Плахина, 2014; наши неопубликованные сведения). Из 50 исследованных подмосковных зверей (рис. 17) 11 особей (22%) несли мтДНК европейской косули (описано 10 гаплотипов) и 39 (23 гаплотипа) – сибирской. Нуклеотидная изменчивость в целом составляет 1,9%, нуклеотидная изменчивость «европейских» гаплотипов – 1,2%, «сибирских» – 0,5%. Генетическая дистанция между «сибирскими» и «европейскими» гаплогруппами – 3,6%. Здесь доминируют две генетические линии, широко распространенные у сибирской косули на Урале, в Зауралье, Западной и Восточной Сибири. У одной особи из Озерского района Московской области обнаружен гаплотип, имеющий, вероятно, дальневосточное происхождение. Абсолютно идентичных гаплотипов у подмосковных и сибирских особей не найдено. Наибольшее сходство подмосковные образцы имеют с образцами из Свердловской, Курганской, Иркутской областей, Красноярского края, а также Алтая и Тувы. Не найдено гаплотипов, сходных с гаплотипами животных из Забайкалья и Якутии (Звычайная и др., 2011).

Разнообразие митохондриальных гаплотипов сибирского типа в Подмоскowie очень велико. Такой уровень полиморфизма «привнесенных» генов, несомненно, вызван большим разнообразием особей-основателей (переселенцев), которых завозили из разных районов Сибири, Дальнего Востока и Средней Азии (рис. 23), и закреплением большинства митохондриальных линий у их потомков. Являются ли последние чисто сибирскими, или гибридами с европейской косулей, или наблюдается интрогрессия митохондриального генома, что более вероятно, – покажут дальнейшие исследования. Пока что найдено, что доля гибридных особей в выборке (n=42) из группировок косуль европейской части России составляет 11,9%. Они обнаружены в Московской и Волгоградской областях (Плахина и др., в печати).

Митохондриальная ДНК сибирского типа найдена также у части особей в популяциях косуль Белоруссии (Звычайная и др., 2010), Восточной Польши (Matosiuk et al., в печати) и Литвы (Lorenzini et al., 2014), Венгрии (наши неопубликованные данные) и у всех исследованных особей (n=8) из группировки Самарского леса Днепропетровс-

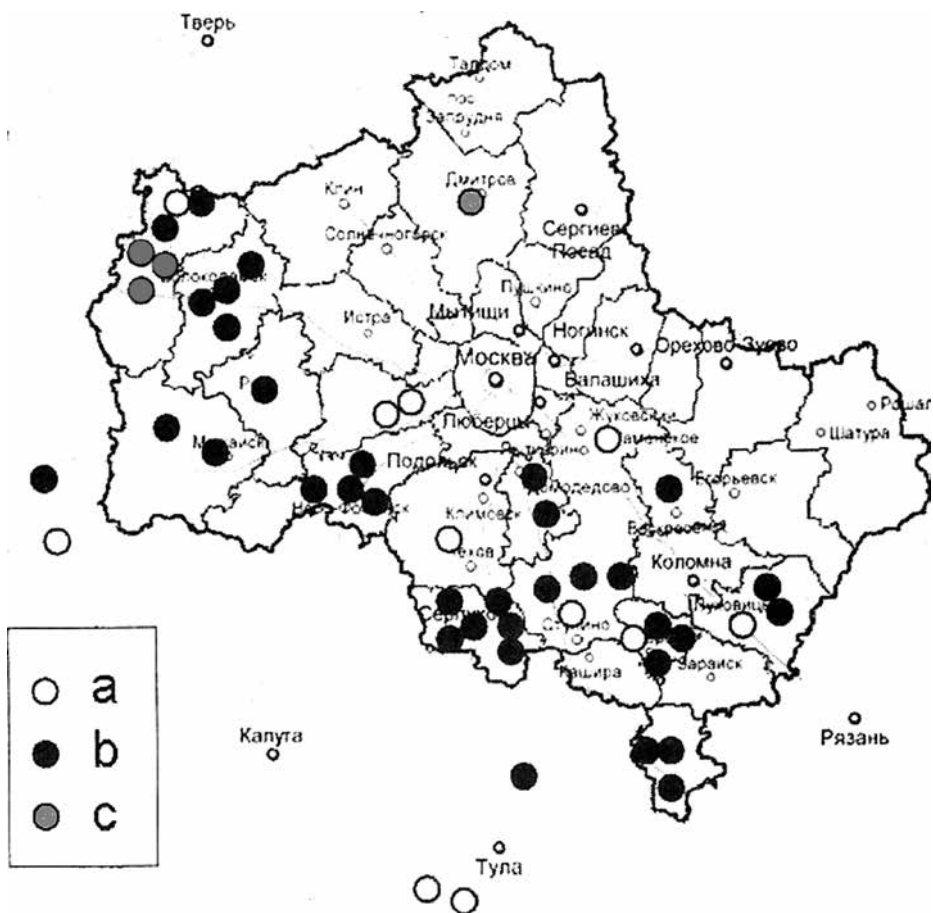


Рис. 17. Географическое распределение митотипов косуль в Подмоскowie (по: Звычайная и др., 2011).
 a – *Capreolus capreolus*; b, c – митохондриальные линии *C. pygargus*.

кой области Украины (Плахина и др., в печати), что может свидетельствовать о более значительных генетических последствиях искусственного расселения сибирской косули, чем считалось ранее. Однако весьма возможно, что «сибирский» геном в отдельных группировках (Самарского леса Днепропетровской области в частности) – результат постледникового обитания *C. pygargus* в Восточной и, возможно, Центральной Европе. Это и предстоит выяснить в ближайшие годы.

ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Одним из основных критериев вида, который выработан систематикой, является критерий репродуктивной изоляции (нескрещиваемости). В связи с этим большой интерес представляют опыты по гибридизации европейской и сибирской косуль.

Наиболее тщательный эксперимент проведен в ГДР Г. Штуббе и З. Брухгольцем (1979, 1980). Двух самцов сибирской косули 32 раза спаривали с самками европейской, из них 13 раз безуспешно. Из 19 случаев родов кесарево сечение пришлось делать 9 самкам, и в трех случаях крупный плод был извлечен ручным способом. Двух гибридных самцов 10 раз ссаживали с гибридными самками, но приплод не был получен. Напротив, возвратные скрещивания гибридных самок с самцами как европейской, так и сибирской форм оказались возможными.

Аналогичные опыты, проведенные на нашей экспериментальной базе «Черноголовка» под Москвой, подтвердили наличие трудностей при гибридизации животных. Из шести ссаживаний 2 самцов сибирской косули с 3 самками европейской успешными были только три, но при этом одна самка погибла при родах, другая – перед родами, и лишь третья принесла гибридного самца. Все попытки скрещивания 2 самцов европейской косули с 9 самками сибирской (12 ссаживаний) не дали результата. Однако возвратное скрещивание гибридного самца с самками европейской и сибирской косуль оказалось успешным, в результате чего получены 4 детеныша (Соколов, Громов, 1985б; Громов, 1986а).

Таким образом, выяснились следующие новые обстоятельства: не все гибридные самцы стерильны; скрещивание самцов европейской косули с самками сибирской практически невозможно, как считают авторы, из-за отсутствия нормальной реакции у самцов на самок в период течки. Экспериментаторы предположили, что «в выделениях самок европейской косули присутствует специфический запаховый компонент, обладающий свойствами аттрактанта для самцов азиатской косули, а у самок азиатской косули такого аттрактанта для самцов европейской косули нет». В. Громов (1986а) нашел также различия в половом поведении европейской и сибирской косуль, которые рассматривает как таксономический признак: «Для европейских косуль в период гона характерен специфический ритуал полового поведения, способствующий образованию кольцевых «гонных» троп. У азиатских косуль такая особенность поведения отсутствует».

Мои наблюдения в этой же вольере и в природе в корне противоречат таким утверждениям. Неоднократно гонные пары сибирской косули на наших глазах демонстрировали типичное половое поведение (многократные пробежки вокруг кустов, деревьев, пней, кочек и т.п.), приводящее к образованию кольцевидных или в виде восьмерки троп. Об этой особенности их полового поведения уже сообщалось ранее (Поле, 1973; Соколов, Данилкин, 1981; Слудский и др., 1984; Дарман, 1986, диссерт.).

Более того, в Ленинградском зоопарке при скрещивании самцов европейской косули с самками сибирской получены гибриды (Intern. Zoo Yearbook, 1970, vol. 10; 1971, vol. 11; рис. 18). Эксперименты, проведенные здесь, наглядно показали, что гон у этих пар протекает обычным образом, самец четко реагирует на запах самки в течке, плодовитость не снижена, но много мертворожденных. Скрещивание гибридных самцов с самками специально не проводили, поэтому их репродуктивные возможности остались невыясненными. Однако замечено, что гибридные самцы реагируют на самок сибирской косули в течке и пытаются крыть их. При возвратном скрещивании гибридной самки с самцом европейской косули потомства не было получено, хотя гон и спаривание имели место (Данилкин, 1986б).

Из приведенных выше опытов по гибридизации европейской и сибирской косуль, итоги которых обобщены в таблице 11, видно, что их результаты оказались противоречивыми. Если в ГДР гибридные самцы не дали потомства, то в вольере под Москвой оно получено. В то же время здесь, как утверждают авторы, самцы европейской



Рис. 18. Самец европейской косули (слева) с дочерью-гибридом (фото Е. Когана).

Таблица 11. Обобщенные результаты опытов по гибридизации европейской и сибирской косуль (по: Штуббе, Брухгольц, 1979; Stubbe, Bruchholz, 1980; Соколов, Громов, 1985б; Данилкин, 1986б)

Ссаживания				Результат			Новорожденные			
самка	п	самец	п	число спариваний	успешные спаривания*	благополучные роды**	п	масса, кг	п	самцы: самки
Сиб.	12	Евр.	4	20	7 (35%)	4 (20%)	3	1,7	12	5:1
F ₁	1	Евр.	1	1	Нет					
Евр.	13	Сиб.	4	38	22 (58%)	8 (21%)	25	2–2,2	25	1:2,1
F ₁	7	F ₁	2	10	Нет					
Евр.	11	F ₁	3	11	1 (9%)	1 (9%)	2	1,9	–	–
Сиб.	2	F ₁	2	2	1	1	2	1,45	–	–
F ₁	1	Евр.	2	3	3	2	4	1,45	–	–
F ₁	3	Сиб.	2	3	3	3	4	2,2	–	–
BC ₁ сиб.	2	Сиб.	1	2	2	1	3	2,1	–	–
BC ₁ евр.	2	Евр.	1	2	2	–	–	–	–	–

Условные обозначения: Сиб. – сибирская косуля; Евр. – европейская; F₁ – гибрид первого поколения; BC₁ сиб. – первые потомки от пары самка F₁ × самец сибирской косули; BC₁ евр. – первые потомки от пары самка F₁ × самец европейской косули.

* Спаривания, приведшие к образованию эмбрионов.

** Нормальные роды (без помощи человека) живых телят.

косули не реагировали на самок сибирской в течке и от них не был получен приплод, хотя в зоопарке Ленинграда размножение зверей в таком сочетании имело место.

Эксперименты показывают, что гибридизация может происходить как при скрещивании самцов сибирской косули с самками европейской, так и при ссаживании самцов европейской косули с самками сибирской. Очевиден и факт относительной фертильности гибридов. И все же нет сомнения в том, что в целом гибридизация этих форм значительно затруднена (табл. 11). Уже давно замечено (Tursek, 1951), что в природе мелкие самки европейской косули, покрытые выпущенными крупными самцами сибирской, погибают при родах крупного плода. В экспериментах только около 20% самок из общего числа ссаживаемых могли нормально (без помощи человека) родить живых телят, т.е. налицо определенные репродуктивные барьеры.

Все это, несмотря на возможность гибридизации и относительную фертильность гибридов, свидетельствует в пользу дифференциации европейской и сибирской косуль на видовом уровне.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Из-за значительной амплитуды географической изменчивости в роде *Capreolus* признавали от одного до нескольких видов с разным числом подвидов. Большинство зоологов XIX в. принимали одновидовую концепцию рода. В первой половине XX в. исследователи выделяли чаще два-три вида (*C. capreolus*, *C. pygargus* и *C. bedfordi*), правда, без достаточного обоснования (Satunin, 1906; Динник, 1910; Браунер, 1915; Флеров, 1928, 1929; Лавров, 1929; Даль, 1930; Jacobi, 1932; и др.). Позднее снова возобладала «видообъединительная» тенденция, господствовавшая до настоящего времени (Allen, 1930, 1940; Barclay, 1933; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Пастернак, 1952, 1955; Флеров, 1952; Соколов И.И., 1959; Гептнер и др., 1961; Corbet, 1978; Соколов В.Е., 1979; Барышников и др., 1981; Honacki et al., 1982; Lemann, Sagesser, 1986; Загороднюк, 2002; и др.).

В середине XX в. наибольшее распространение получила классификация *Capreolus*, предложенная К.К. Флеровым (1952): *C. c. capreolus* L. – Европа до восточных районов европейской части СССР и Малая Азия; *C. c. pygargus* Pall. – восточные районы европейской части СССР, Северный Кавказ, азиатская часть СССР до Хабаровского края, Северная и Северо-Западная Монголия; *C. c. bedfordi* Thomas – Хабаровский и Приморский края, Северный и Северо-Восточный Китай, Корея; *C. c. melanotis* Miller – Китай.

Эта классификация в основном совпадала с таковой Эллермана и Моррисон-Скотта (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), кроме подвида *C. c. melanotis*, который они включали в состав *C. c. bedfordi*, что, вероятно, было более правильным. Еще Аллен (Allen, 1940) по исследованиям косуль в Китае и Монголии заключил, что *C. bedfordi* и *C. melanotis* идентичны. Однако упомянутые выше и другие ученые в силу ограниченности материала не смогли провести сравнительного таксономического анализа косуль в пределах всего ареала. К тому же во многих работах допускались серьезные методические просчеты.

Наиболее масштабное изучение предпринято Ф.А. Пастернаком (1952, 1955), который нашел, что по морфометрическим показателям географические расы связаны рядом переходных форм, находящихся между собой в состоянии строгого географического викариата, и укрепился во мнении о монотипическом составе рода *Capreolus*. К сожалению, как справедливо заметил еще В.Г. Гептнер (1961), представленный материал был недостаточно обработан статистически.

В последние десятилетия XX в. в основном была общепринята систематика косуль, предложенная В.Г. Гептнером (Гептнер и др., 1961). Он считал воззрения К.К. Флерова (1952) и Эллермана, Моррисон-Скотта (1951) слишком упрощенными, полагая, что расы единственного вида *Capreolus capreolus* явственно разбиваются на две группы: европейскую и сибирскую. К европейской группе он относил только европейскую косулю *C. c. capreolus* L., 1758 (Малая Азия и Европа, включая Украину и Белоруссию, Крым и Закавказье), хотя и подчеркивал, что закавказской форме, вероятно, должно принадлежать имя *armenius* Blackler, 1916.

К сибирской группе причислялись:

C. c. pygargus Pall., 1771 – от восточных областей европейской части СССР на восток до Амура, включая Северную Монголию;

C. c. tianschanicus Satunin, 1906 (syn. *ferganicus*) – Тянь-Шань, Китай;

C. c. bedfordi Thomas, 1908 (syn. *mantschuricus*, *ochracea*) – Уссурийский край, Приамурье, Северо-Восточный Китай, полуостров Корея;

C. c. caucasicus Dinnik, 1910 – северные склоны Главного Кавказского хребта.

Как видим, В.Г. Гептнер относил северокавказскую косулю к сибирской группе, хотя, в противоположность К.К. Флерову, не считал ее идентичной *C. c. pygargus* и прямо указывал на малую изученность этого подвида. Эта же классификация была принята Г.Ф. Барышниковым и др. (Каталог млекопитающих СССР, 1981). Корбет (Corbet, 1978), а также Штуббе и Пассарге (Stubbe, Passarge, 1979) к этому добавляли все же *C. c. melanotis*.

Таким образом, несмотря на большие разногласия по вопросу таксономии *Capreolus*, большинство ученых считали их единственным видом рода, выделяя, тем не менее, европейскую и сибирскую косуль в качестве подвидов или групп подвидов.

Сомнения в монотипичности рода стали появляться вновь лишь в 70–80-х годах XX в., после установления различий в хромосомных наборах европейской и сибирской косуль (Соколов и др., 1975, 1978; Данилкин, 1978; Sokolov, Danilkin, 1980; Zernahle, 1980; Соколов, Данилкин, 1981), обнаружения репродуктивных барьеров при их гибридизации (Штуббе, Брухгольц, 1979, 1980) и разницы в общем уровне метаболизма (Граевская и др., 1980). Становятся очевидными также неправомерность выделения некоторых подвидов в указанных границах ареала или отнесение их к той или иной группе. В частности, выяснилось, что северокавказские косули имеют одинаковые с европейской формой морфометрические параметры (Данилкин, Марков, 1985; Соколов, Громов, 1985а, 1988; Данилкин, 1986а; Данилкин и др., 1992; Соколов, Темботов, 1993), хромосомный набор (Соколов и др., 1980; Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин и др., 1983) и мтДНК (Холодова и др., 2009) и, следовательно, являются европейскими, но в некоторых районах есть особи с характеристиками сибирской косули. Обитание сибирской косули в отдельных районах Северного Кавказа в прошлом, видимо, имело место (Динник, 1910) и было несомненным в районе великокняжеской охоты на Кубани, куда, однако, этих зверей могли завезти.

Существование генетической и морфометрической разнородности наряду с репродуктивными барьерами и географической изоляцией (см. ниже) явно указывает на видовую самостоятельность европейской и сибирской косуль.

Есть несколько концепций вида: биологическая, эволюционная, филогенетические (разные версии), фенетическая, генетическая, но все они соответствуют разным аспектам рассмотрения единого природного феномена – биологического вида (Павлинов, 2007). Важнейшим его критерием с позиций классической систематики является репродуктивная изоляция (Майр, 1968, 1971, 1974; Тимофеев-Ресовский и др.,

1977; Шварц, 1980; Haffer, 1986). При этом относительная плодовитость гибридов не может служить доказательством принадлежности родительских форм к одному виду из-за существования многих других изолирующих механизмов, поддерживающих чистоту вида в природе (Майр, 1968, 1974; Мейер, 1986). По уровню репродуктивной изоляции в какой-то мере можно оценить степень филогенетической близости видов. При скрещивании представителей разных родов гибриды обычно стерильны, если они могут получиться (Gelder, 1977). В ранг подрода чаще возводят те формы, которые при скрещивании дают гибриды бесплодные или с низкой продуктивностью. В случаях, когда гибриды фертильны, но отличаются низкой интенсивностью размножения и повышенной смертностью, родительские формы могут рассматриваться как «хорошие виды» (Хавесон, 1960).

Европейская и сибирская косули, как показано выше, по этому критерию относятся к «хорошим» видам. Отметим для сравнения, что у других оленей межвидовая гибридизация – явление нередкое. Описаны гибриды лани и благородного оленя, пятнистого и благородного, белохвостого и чернхвостого оленей и другие, причем многие гибриды получаются легко, вполне плодовиты и образуют гибридные популяции, существующие в природе (Стекленин, 1975, 1986; Wishart, 1980; Bartos et al., 1981; Bartos, Zirovnický, 1981, 1982; Harrington, 1985b; Чергорка, 1986, 1989).

Однако, по выражению С.С. Шварца (1980), «виды не потому виды, что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды». Что же обособляет европейскую и сибирскую косуль как виды? Бесспорно, что они имеют самостоятельные ареалы (рис. 22) и морфофизиологическую уникальность. По морфометрическим параметрам они достаточно четко дифференцированы, а по краниометрическим показателям с высокой достоверностью можно отличить каждую особь европейской косули от каждой сибирской. Четко выражен разрыв постепенности изменения признаков у граничащих популяций, что также указывает на видовые различия. Они значительно (на уровне видов) обособлены и по генетическим, иммунохимическим и биохимическим показателям, т.е. существенно различаются на тканевом уровне и, видимо, уже существует определенная тканевая несовместимость. Сибирская косуля явно лучше европейской приспособлена к более суровым условиям жизни, особенно к глубокому снегу и длительным холодам, и, вероятно, отличается и на энергетическом уровне, определяемом биохимическими изменениями. В то же время по многим морфометрическим и морфологическим показателям европейская косуля является как бы уменьшенной копией сибирской. На близкое филогенетическое родство указывает также в целом сходный набор хромосом, антигенов и белков и значительное сходство в поведении и экологии этих форм (см. ниже).

Таким образом, практически по всем критериям классической систематики, как и по критерию экологической специфичности, европейская и сибирская косули дифференцируются скорее не как далеко разошедшиеся подвиды, а как разные, но филогенетически весьма близкие виды – *Capreolus capreolus* L. и *Capreolus pygargus* Pall.

Подвидовое деление косуль, принимавшееся ранее, также явно не соответствует действительности. Четкого критерия подвида, как и вида, к сожалению, не существует. По определению Майра и др. (1956), подвиды – это географически обособленные группы местных популяций, таксономически отличающихся от других таких же подразделений вида. Подвид чаще трактуется как группа особей, занимающих определенный экологический или географический ареал и отличающихся от других особей этого вида по одному или нескольким диагностическим признакам, присущим всем или большин-

ству особей. В качестве подвидов выделяют в основном «крупные» и «ясные» группы особей, занимающие обширные ареалы (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

В последнее время в таксономии *Capreolus* и других животных «базовыми» все чаще становятся результаты проведенных генетических изысканий. Однако они, как правило, узколокальны, не учитывают последствий масштабной интродукции и реинтродукции зверей, во многом не согласуются с результатами морфологических исследований и, к сожалению, пока не позволяют разрешить возникшие проблемы.

Внутривидовую таксономию европейской косули нельзя считать окончательно разработанной, и она по-прежнему вызывает разногласия (Lehmann, Sagesser, 1986; Grubb, 1990, 2005; Stubbe, 1990; Соколов и др., 1992; Sempere et al., 1996; Данилкин, 1999). Помимо *C. c. capreolus*, ученые обособляют косулю юга Испании (*C. c. garganta* Meunier, 1983), имеющую серую летнюю окраску, иные пропорции тела и уникальный генотип, и Центральной Италии (*C. c. italicus* Festa, 1925), заметно отличающуюся по генотипу (Randi et al., 1998; Lorenzini et al., 2002, 2003, 2014; Lovari et al., 2008; и др.). П. Грубб (Grubb, 2005) в Mammal Species of the World приводит подвиды *canus*, *caucasicus* и *italicus*.

Восточную Европу сейчас населяют и европейские, и сибирские косули, и здесь есть гибридные особи, что еще больше запутывает таксономическую картину.

Сибирская косуля в естественном ареале сравнительно четко разделяется на две «крупные» и «ясные» морфометрически различающиеся группы особей, занимающие обширные ареалы, разделенные географической преградой – горными хребтами Алтая, Западного и Восточного Саян, оз. Байкал, Становым нагорьем и Становым хребтом. По совокупности морфологических и кариологических диагностических признаков на территории России и сопредельных регионов реально выделить лишь два подвида сибирской косули:

***Capreolus pygargus pygargus* Pall., 1771 – Сибирская косуля**

Размеры крупные. Длина тела особей в разных популяциях в среднем 140–144 см, масса тела 41–49 кг. Кондилобазальная длина черепа 223–231 мм, длина лицевой части 125–127 мм, длина носовых костей 78–80 мм, длина нижней челюсти 189–194 мм, расстояние между внешними сторонами осевых стержней рогов чаще превышает 74 мм. В хромосомном наборе обычно не более четырех В-хромосом: $2n = 70+(1-4)$.

Распространение. Поволжье, Урал, Северный Казахстан, Западная и Восточная Сибирь (до Байкала), Северный Алтай и Западная Якутия.

***Capreolus pygargus tianschanicus* Satunin, 1906 – Тянь-шаньская косуля**

Размеры средние. Длина тела особей в разных популяциях в среднем 126–137 см, масса тела 32–40 кг. Кондилобазальная длина черепа 201–218 мм, длина лицевой части 110–120 мм, длина носовых костей 68–76 мм, длина нижней челюсти 168–183 мм, расстояние между внешними сторонами осевых стержней рогов обычно менее 74 мм. В хромосомном наборе обычно более четырех В-хромосом: $2n = 70+(5-14)$. Окраска более ярких тонов, чем у сибирской косули.

Распространение. Юг Казахстана, Тянь-Шань, Южный Алтай, Монголия, Забайкалье, Восточная Якутия, Дальний Восток, Северный Китай. Возможно проникновение в другие регионы.

Популяции Алтая (Данилкин и др., 1989), Восточного Казахстана, Якутии и, видимо, юго-востока Иркутской области находятся на стыке ареалов, и здесь очевиден или возможен смешанный состав популяций.

Из-за скудности материала и слабой изученности остается неясным таксономическое положение косуль Китая и Кореи: здесь вполне возможно существование *C. s. bedfordi* Thomas, 1908 или иной формы. П. Грубб (Grubb, 2005) в *Mammal Species of the World* выделяет (без веских оснований) подвиды *bedfordi*, *mantschuricus* и *ochraceus*.

По молекулярно-генетическим исследованиям сибирская косуля гетерогенна (см. выше), и этим методом пока не удается аргументированно выделить (или подтвердить) какие-либо подвиды.

Таксономия сибирской косули, как и европейской, как видим, тоже далека от ясности и требует дальнейшей ревизии.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ

ДИНАМИКА АРЕАЛА РОДА *CAPREOLUS*

На раннем этапе своего существования в конце плиоцена – начале плейстоцена косули, близкие к современным формам, судя по ископаемым находкам (рис. 4), обитали в Западной и Южной Европе, включая Великобританию (но не смогли заселить острова Ирландию, Корсику и Сардинию, уже отделившиеся к тому времени от материка), занимали Переднюю, Среднюю и Центральную Азию, юг Сибири и Дальнего Востока. Малочисленность костных остатков *Capreolus* этого периода, к сожалению, не дает полной картины их распространения, и о ней можно судить лишь весьма приблизительно (рис. 19).

В плейстоцене ареал *Capreolus* значительно расширился (рис. 4 и 19). Косули современного типа заселили Крым, Приазовье, Нижний Дон, Северный Кавказ (Громов, 1948; Верещагин, 1959), Среднее Поволжье (Хромов и др., 2001), в Предуралье они достигли верховьев Печоры, в Сибири обитали в верхних бассейнах Енисея, Ангары, Лены и в Забайкалье (Ермолова, 1963, 1978; Равский и др., 1964; Кузьмина, 1971;

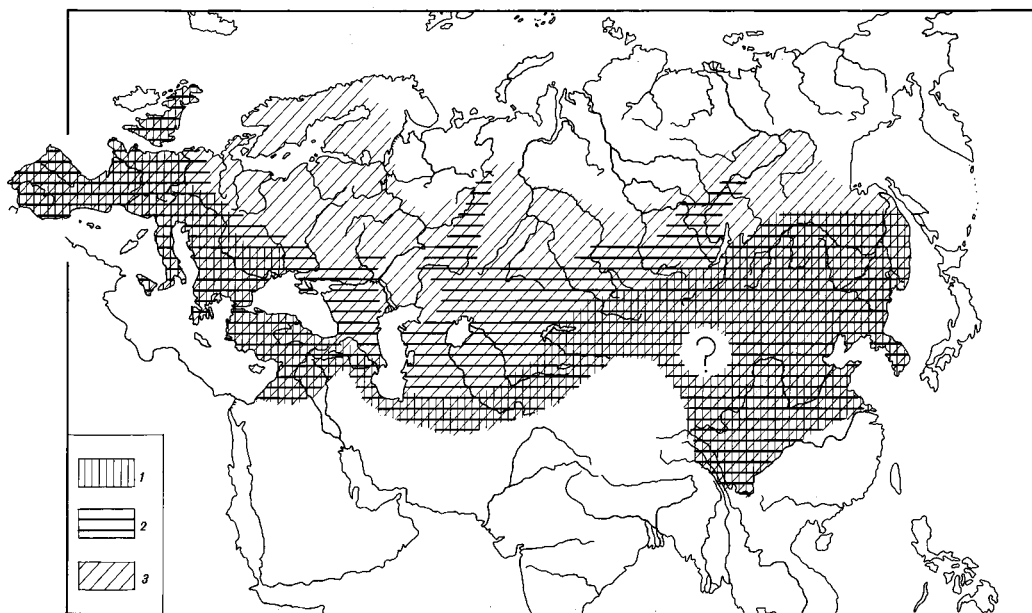


Рис. 19. Распространение *Capreolus* в четвертичном периоде (реконструкция).
1 – верхний плиоцен – нижний плейстоцен; 2 – плейстоцен; 3 – голоцен.

Вангенгейм, 1977; Алексеева, 1980; Млекопитающие антропогена Якутии, 1998; Пономарев, 2001; Лазарев, 2008; и др.). Возможно, в этот период они жили на Сахалине (Алексеева, Горбунов, 2007).

В голоцене по мере потепления и отступления ледников начинается расширение зон лесов, что, в свою очередь, влечет за собой вспышку численности лесных копытных и экспансию их ареалов (Бибикова, 1963, 1975; Верещагин, Барышников, 1980). Из южноевропейских рефугиумов европейская косуля расселяется на север и восток. В Скандинавию она проникает через существующую в послеледниковый период перемычку, тянущуюся из Дании в Южную Швецию (Stubbe, Passarge, 1979). В Норвегии ее костные остатки известны из раскопок, датированных 8–5 тыс. лет до н.э. (Hufthammer, 1992). В Восточной Европе косуля обычна в археологических памятниках Украины (Підопличко, 1956; Бибикова, 1963, 1975; Тимченко, 1972), Белоруссии, Прибалтики, западных и центральных областей Европейской России (Цалкин, 1956, 1962; Паавер, 1965).

Самые северные местонахождения ее остатков на западе России – стоянки человека в районе Ладожского и Онежского (р. Модлона, Вологодская область) озер (Иностранцев, 1882; Брюсов, 1951; Марвин, 1959) и стоянка неолитической эпохи Чудозерная в центре Карелии, где обнаружен фрагмент рога (Верещагин, Русаков, 1979; стр. 25 и 39). Н.К. Верещагин в личной беседе подтвердил достоверность своего сообщения.

Сибирская косуля в послеледниковое время становится одним из основных объектов промысла охотников Прикамья, Предуралья, Зауралья и юга Западной и Восточной Сибири (Збруева, 1940, 1952, 1954; Цветкова, 1953; Юргенсон, 1956; Гришин, 1975; Андреева, Петренко, 1976; Ермолова, 1978; Косинцев, 1981; Петренко, 1984; Смирнов и др., 1990; Калмыков, 2008; Косинцев, Гасилин, 2008; Мотузко, Орешников, 2008; Гасилин, 2009; Косинцев, Пластеева, 2009; и др.). Во времена мезолита, неолита и бронзы она была широко распространена в Якутии: костные остатки обнаружены на стоянке Усть-Токко в бассейне Олекмы (Черосов и др., 1986), в устье р. Малый Патом (личное сообщение А.К. Каспарова, по: Боескорюв, Данилкин, 1998), в районе г. Якутска (Гарутт, 1950; Окладников, 1950), в верховьях Алдана на стоянке Белькачи (Егоров, 1969), а также в отложениях XIII в. в поселениях скотоводов на Лено-Амгинском междуречье (Млекопитающие антропогена Якутии, 1998; Ревин, Лабутин, 2008).

Плейстоценовые ледники на Русской равнине и трансгрессии Каспийского моря, простиравшиеся по Волге далеко на север (Бадер, 1950; Верещагин, 1959; Марков и др., 1965, 1968; Федоров, 1978), вероятно, длительное время служили существенной преградой для расселения сибирской косули на запад. Лишь по мере отступления этих преград она заселяет с востока Русскую равнину вплоть до Днепра (Браунер, 1915; Корнеев, 1952; Флеров, 1952; Цалкин, 1963), а в позднем средневековье, видимо, достигает Северного Кавказа (Динник, 1910; Верещагин, 1959). Ее остатки, датируемые в основном последними веками до н.э. – началом II-го тысячелетия н.э., обнаружены во многих городищах на Верхней Волге, в бассейне Оки и в центрально-черноземных областях (Горбачев, 1915; Громова, 1948; Цалкин, 1956, 1961, 1963); в низовьях Дона в городище Саркел (Верещагин, 1959); в среднем Поднепровье (Тимченко, 1972) и в слоях торфа вблизи станции Заворичи Киевской области (Корнеев, 1952). На правобережье Днепра костные остатки примерно этого же времени принадлежат европейской косуле (рис. 4).

Специальными сравнительными исследованиями находок косуль конца I-го – начала II-го тысячелетия н.э. в Орловской, Курской и Воронежской областях В.И. Цал-

кин (1961, 1963), на мой взгляд, убедительно показал их принадлежность к сибирской форме. К ней же он отнес и костные остатки из Троицкого (окрестности г. Можайска) и Старшего Каширского (территория г. Каширы) городищ Московской области, а также находки из археологических памятников Полтавской и Харьковской областей.

В Днепропетровской, Запорожской (Александровский уезд Екатеринославской губернии) областях и в Черном лесу Кировоградской области реликтовые группировки сибирской косули сохранялись, возможно, до недавнего времени (Браунер, 1915, 1923, 1928; Мигулін, 1927, 1929; Шарлемань, 1937; Корнеев, 1952; Соколов, Данилкин, 1981), но эти сведения подвергались сомнению (Гептнер и др., 1961; Волох, 2007). Тем не менее анализ митохондриальной и ядерной ДНК особей из группировки Самарского леса Днепропетровской убедительно подтверждает факт существования здесь сибирской косули (Плахина и др., в печати).

На Украине в голоцене, видимо, существовала «зона гибридизации», что усложняет определение костных остатков на местах раскопок и отнесение их к тому или иному виду. В этот период отдельные особи или группы сибирской косули, скорее всего, заходили далеко на запад от Днепра и на север. В центральноевропейских популяциях тоже могла происходить гибридизация, вследствие которой иногда появлялись крупные особи с рогами сибирского типа (Cotta, 1969; Lehmann, 1976).

В XIX – начале XX вв. сибирская косуля была уничтожена человеком на территории Восточной Европы, за исключением нескольких локальных популяций. Но возможность ее обитания на Русской равнине наглядно подтверждается современным расселением ее из Предуралья на запад на правобережье Волги и далее (см. ниже).

Накопленный фактический материал (Гептнер и др., 1961; Короткевич, Данилкин, 1992; Данилкин, 1999) с учетом новых сведений и современного распространения животных (см. ниже) позволяет достаточно точно провести контур естественного максимального (восстановленного в том числе) ареала рода *Capreolus* (рис. 20). На северо-западе он охватывает Англию и север Скандинавского полуострова, на востоке его выходит почти к Кандалакше (зарегистрированы заходы косуль в Мурманскую область), огибает Онежское озеро и по линии Кострома – Нижний Новгород – Киров доходит до верховьев Камы, Печоры и Северной Сосьвы, идет по Оби, Кети, Ангаре, верховьям Нижней Тунгуски, левобережью Лены и Вилюю до Верхоянского хребта и отсюда спускается на юг к низовьям Амура, захватывает Приморье, юг Сахалина (?) и Корею. Южная линия восстановленного ареала с востока на запад проходит по центральным районам Китая к Тибету, поднимается по его склонам на север и, огибая хинганские районы, уходит круто на северо-восток к западным отрогам Большого Хингана, затем по Керулену, югу Хэнтэя и Хангая выходит к Монгольскому Алтаю, огибает его и, минуя с севера пустынную Джунгарию, подходит к Тянь-Шаню³. На Тянь-Шане эта линия идет по Алайскому хребту, захватывает Вахшскую долину, по границе с Афганистаном и самыми северными районами Ирана (захватывая Эльбурс и Карадаг) и Ирака через Сирию и Израиль выходит к Средиземному морю и далее охватывает Переднюю Азию и Европу.

³ Учитывая, что в четвертичном периоде климатические и ландшафтные условия претерпевали сложные и неоднократные изменения и существенно отличались от теперешних (Марков и др., 1965), а также принимая во внимание потенциальные возможности расселения косуль, южная граница восстановленного ареала в Китае, возможно, шла несколько иначе: по северным склонам Тибета сразу же на Тянь-Шань.

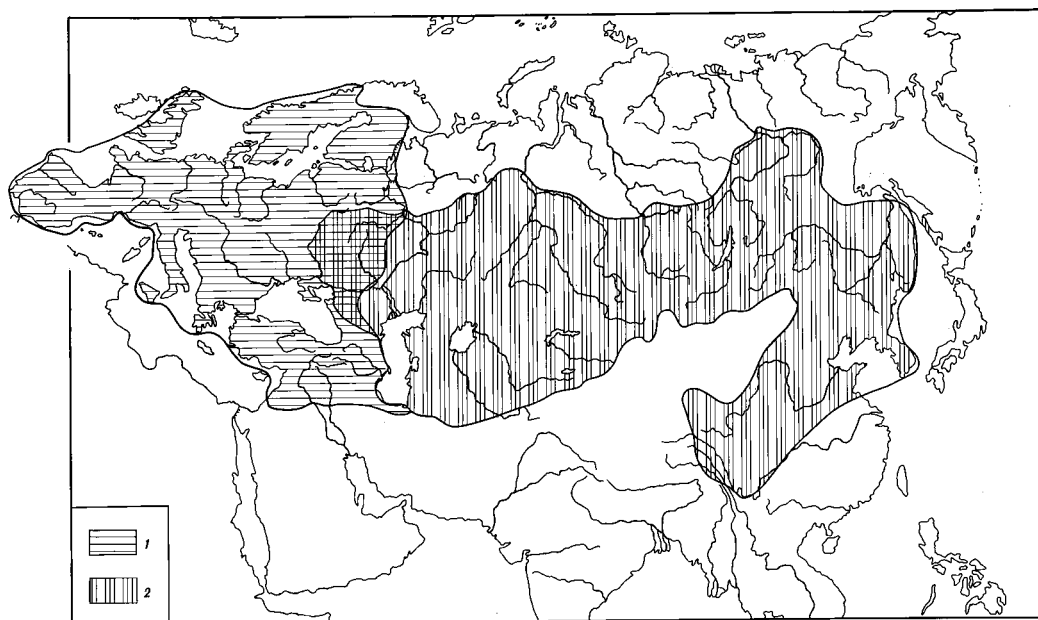


Рис. 20. Естественный максимальный ареал рода *Capreolus* Gray и видовые ареалы *C. capreolus* L. (1) и *C. pygargus* Pall. (2).

До XIX столетия н.э. исторический ареал рода, скорее всего, был сплошным. С XVIII в., главным образом из-за интенсивной охоты, численность и ареал косуль начинают сокращаться во многих странах. Впервые наиболее ощутимо это проявилось в Западной Европе: к началу XIX в. в Шотландии звери уцелели лишь на севере, в Швеции осталось около 100 особей в южной провинции, в Норвегии и Швейцарии они были истреблены полностью (Шарфф, 1918; Meikle, 1975; Stubbe, Passarge, 1979; Liberg et al., 1994). Обратный процесс – восстановление численности и ареала европейской косули становится очевидным здесь лишь к концу этого столетия.

В Восточной Европе тенденция к сокращению ареала, за исключением отдельных густонаселенных человеком районов, проявляется несколько позже. В XVIII в. косуля еще была обычным видом в Восточной Прибалтике, Белоруссии, на Украине, в Молдавии, во многих центральных и южных областях европейской части России (Кириков, 1959, 1966; Паавер, 1965). В конце этого столетия она жила в южной части Карелии, где «заселяла значительную часть Петрозаводского уезда Олонекской губернии и встречалась там на землях, принадлежавших Святозерскому, Чепряженскому и Самозерскому погостам ...» (Кириков, 1960, стр. 89). К середине XIX в. ее уничтожили на севере ареала и в некоторых центрально-черноземных районах (Барабаш-Никифоров, 1957), на юге Украины и в Поволжье. Однако эти звери еще обитали в Белоруссии, на севере и востоке Украины, в Крыму, были многочисленны на Северном Кавказе и в Закавказье и почти до конца столетия встречались в отдельных уездах центральных губерний Европейской России: Смоленской, Псковской, Новгородской, Ярославской, Костромской, Вологодской, Нижегородской, Тверской, Московской, Калужской, Тульской, Орловской, Воронежской (Туркин, Сатунин, 1902; Кириков, 1960, 1966). Последняя косуля в Ярославской губернии убита в 90-х годах позапрошлого века (Лавров,

1929), однако в Псковской губернии даже в начале XX столетия этот вид составлял предмет значительного промысла (Соловьев, 1922).

На Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке вплоть до XX в. сибирская косуля была многочисленна, и границы ее ареала существенно не менялись.

АРЕАЛЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ И СИБИРСКОЙ КОСУЛЬ В XX – НАЧАЛЕ XXI ВЕКОВ

История ареала *Capreolus* в первой половине XX в. подробно описана в сводке В.Г. Гептнера и др. (1961) и в целом в несколько измененном и дополненном виде отражена на рисунке 21. В самом начале этого столетия ареал косуль из-за антропогенного пресса настолько сократился, что оказался разбитым на несколько частей: западную, крымскую, кавказскую, урало-западносибирскую и сибирско-дальневосточную. Между ними сохранилось лишь несколько мелких очагов обитания на востоке Украины, близ Ставрополя, в некоторых районах Воронежской, Липецкой, Брянской и Тульской областей, в отдельных местах в Западной Сибири и Северном Казахстане (Лавров, 1929; Залеский, 1934; Бельшев, 1934; Кузнецов, 1948; Корнеев, 1952; Насимович, 1955; Барабаш-Никифоров, 1957; Гептнер и др., 1961; Кириков, 1966; Фадеев, 1986; Волох, 2007; Ситникова, 2011).

Косули фактически были истреблены человеком на огромном пространстве от Днепра до Урала и на большей части ареала в Западной Сибири и Казахстане. Значительно отодвинулась на юг северная граница их распространения и в Восточной Сибири. Своей кульминации депрессия ареала достигла в 20-е годы, чему во многом способствовали войны 1914–1920 гг., вооружившие людей, и размножившиеся повсе-

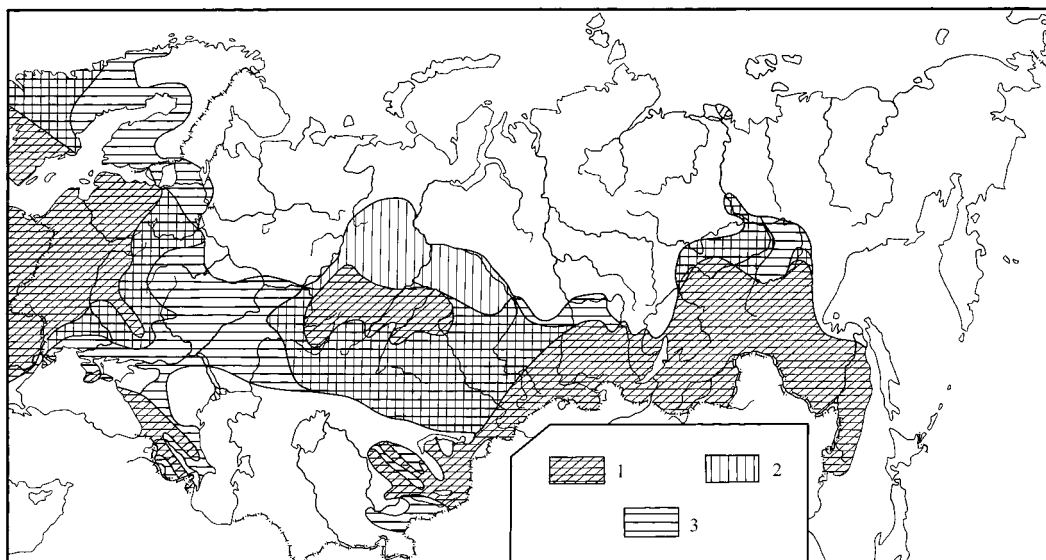


Рис. 21. Изменения ареала косуль на территории б. СССР и на севере Европы в XX в. Распространение: 1 – в период максимальной депрессии ареала в начале столетия; 2 – в середине века (по: Гептнер и др., 1961; с изменениями); 3 – в конце века.

местно волки. Очень много дальнобойного оружия оставалось у населения и после войны.

С 30-х годов становится заметна тенденция к восстановлению ареала, что связано с уменьшением промысла, сокращением численности волка, потеплением климата и сравнительной малоснежностью зим, интенсивным освоением человеком темнохвойных лесов и заменой их на лиственные породы. Возможно, существовали и другие стимулы естественного расселения, выделить которые не представляется возможным. Расселение косуль шло быстро во всех направлениях. К середине 50-х годов наблюдается соединение изолированных частей ареала в Сибири. Однако западный, крымский и кавказский участки по-прежнему остаются отделенными один от другого и от области распространения сибирской косули.

Со второй половины XX в. динамика ареала косуль происходила следующим образом.

Европейская косуля. В 60–70-е годы благодаря охранным и биотехническим мероприятиям и отсутствию крупных хищников ее численность в Западной и Центральной Европе сильно возросла, что привело к занятию всех пригодных биотопов (в том числе полевых) и к очень существенному продвижению на север, особенно на Скандинавском полуострове (Gill, 1990). В начале века она обитала только на юге Швеции примерно до 60° с.ш. (Шарфф, 1918) и на юго-востоке Норвегии, к середине его достигла 65°, а в 60-е годы отдельные особи и группы стали появляться на севере полуострова (Haugerud, 1989). На территорию Финляндии косуля вновь проникла в 1970 г. Расселение шло по трем направлениям: в южную часть Финляндии из СССР, в северную – из Северной Норвегии и вдоль побережья Ботнического залива из Швеции (Pulliainen, 1980). К 80-м годам заходы зверей регистрируются практически по всей территории Норвегии до 71° с.ш. (Haugerud, 1989) и в 90-е годы – по всей Финляндии (Antti Halkka, 1994). К концу века вид распространился почти по всему Скандинавскому полуострову (заходы вплоть до северной его оконечности), далеко за пределы исторического ареала (рис. 21, 24 и 25).

В это же время восстановление и расширение исторического ареала европейской косули наблюдалось и на северо-западе России. С 1939 г. ее изредка встречают в Вологодской области (Савинов, Лобанов, 1958). После почти векового отсутствия отмечены заходы зверей в Костромскую область из Ярославской (Сапоженков, 1981). В 60-е годы дальние заходы и благополучные зимовки стали обычными в Карелии, где их регистрировали в окрестностях Петрозаводска, у оз. Пюхоярви, в Сортавальском районе (Данилов, 1974). В 1970 г. несколько особей перезимовали в Пудожском районе, в период с 1971 по 1975 гг. животных неоднократно видели в Кондопожском и Прионежском районах. В этот же период косуля появилась и Мурманской области, достигнув Кандалакши и Лапландского заповедника (личные сообщения О.А. Макаровой; Семенов-Тянь-Шанский, 1982). Однако основная граница ее распространения на северо-западе России шла по южному побережью Финского залива на г. Пушкин и далее на Тосно – Кириши – Бокситогорск в Новгородскую область (Верещагин, Русаков, 1979). Единичные заходы в Мурманскую область и присутствие этих зверей (во многих районах и во все сезоны года) в Карелии отмечено и в конце XX – первом десятилетии XXI вв. (Данилов, 2005, 2010; Панченко, 2010; Данилов, Панченко, 2012). Многочисленность встреч косули в Карелии в наше время полностью подтверждает возможность ее обитания здесь в неолите и в XVIII в. (см. выше) и служит веским основанием для включения этого региона в естественный максимальный ареал *Capreolus* (рис. 20).

Следует отметить, что северная граница ареала на западе России носит нестабильный пульсирующий характер и во многом поддерживается за счет иммигрантов из Прибалтики.

Такими же быстрыми темпами, как и на севере, восстановление ареала европейской косули шло на Украине, что привело к воссоединению его западной и крымской частей. В 60-е годы животные заняли практически все лесные районы и широко распространились по Причерноморским степям, достигнув берегов Черного моря (Гурский, Назаренко, 1969; Гурский, 1975; Волох, 1990, 2004, 2007). В 1973 и 1974 гг. в северных районах Крыма неоднократно отмечали этих копытных, возможно зашедших сюда вдоль лесополос по трассе Северо-Крымского канала из Херсонской области (Дулицкий и др., 1975).

Особенно интенсивно европейская косуля расселялась в восточном направлении. В послевоенные годы она по мере увеличения численности стала заполнять Смоленскую, Воронежскую и заселять Тульскую, Калужскую, Орловскую, Липецкую, Ростовскую и Волгоградскую области, единичные заходы отмечены в Тамбовской области (табл. 38). Здесь же проводили и искусственное расселение зверей (Барабаш-Никифоров, 1957, 1963; Кириков, 1966; Фадеев, 1981, 1994; Простаков, 1996б).

В 80-е годы европейская косуля с низовьев Дона проникает на Ставропольскую возвышенность в район обитания локальной популяции сибирской косули, образовавшейся в результате расселения (Емельянов, Рыбалов, 1968) и граничащей с областью распространения европейской формы на Северном Кавказе, т.е. кавказская часть ареала снова сомкнулась с основным ареалом рода (рис. 21).

Современная граница естественного ареала европейской косули (рис. 22) охватывает с запада Европу (включая Великобританию и Скандинавский полуостров), по

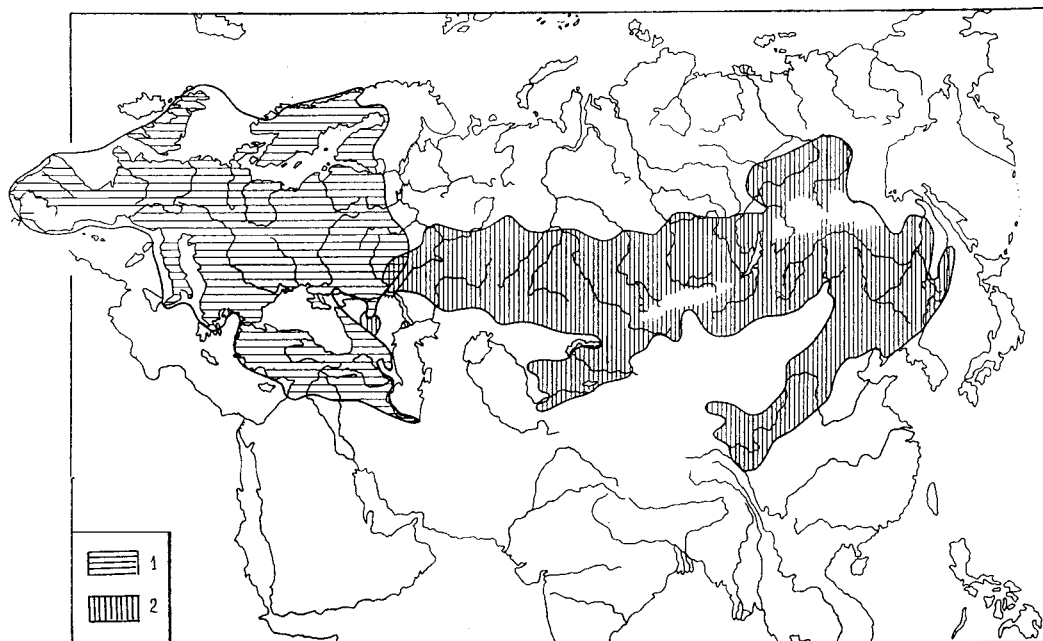


Рис. 22. Естественные ареалы европейской (1) и сибирской (2) косуль в конце XX в.

территории России идет на Кандалакшу, Петрозаводск, Тихвин, Бологое, Вышний Волочек, Тверь, Конаково, Талдом, Загорск, Коломну, Рязань (заходы наблюдаются к северу от этой линии), включает юго-запад Мордовии, а также западные районы Пензенской, Саратовской и Волгоградской областей (восточнее р. Хопер) и по правобережью Дона круто поворачивает на запад, где от Волгодонска идет уже по левому берегу Дона вплоть до Азовского моря. С низовьев Дона вид проникает на юг до г. Сальска и по р. Егорлык на Ставропольскую возвышенность.

Современная граница ареала европейской косули в Предкавказье проходит южнее р. Кубань на Невинномысск, Черкесск, Минеральные Воды, Грозный, Кизляр, Махачкалу и Баку. Не доходя до Баку, круто поворачивает на запад по предгорным районам к Тбилиси, затем на юго-восток – на Кировабад, Степанакерт до государственной границы с Ираном, идет по его территории на восток, выходя на территорию Азербайджана в районе Ленкорани.

Распространение европейской косули в Передней Азии недостаточно ясно, однако на основании имеющихся сведений (Harrison, 1968; Kumerloeve, 1975) можно полагать, что она обитает в Турции и, видимо, еще сохранилась в горах на северо-западе Сирии, северо-востоке Ирака и на западе Ирана (в горах Загрос и в провинциях, прилегающих к Каспийскому морю).

Участники XVIII конгресса биологов-охотоведов (Краков, 1987 г.) сообщили, что с 1970 г. не стало косули в Израиле (в Хайфе), нет ее теперь в Ливане и на о. Сицилия. В Италии и Испании она распространена отдельными очагами (Ferrario, Pavan, 1983; Gill, 1990).

Современный ареал европейской косули, несомненно, максимальный за всю его историю. На востоке в районе рек Хопра и Дона он соприкасается с ареалом сибирской формы (Данилкин, 1985в; Фадеев, 1994). Исторически эта граница, видимо, проходила по Днепру.

Сибирская косуля. На западе ареала в Предуралье в середине XX в. северная граница ареала косуль достигала бассейна Камы, а отдельные заходы наблюдались вплоть до 62°30' с.ш. (Насимович, 1955). С западных склонов Урала популяция расселялась на запад. В самом конце 50-х и начале 60-х годов регистрировали единичные заходы особей в Куйбышевскую (Белянин, 1980б) и Ульяновскую области и в Татарию. В 1960 г. 4 зверя зашли в Кировскую область, где прожили полгода у с. Константиновка Малмыжского района. Зимой 1971 г. в центре области (у с. Адышево) был пойман самец, в 1972 г. одна косуля провела всю зиму в пойме р. Воя у впадения ее в Вятку, в 1974 г. животные появились на юге области в Верхне-Полянском районе (Злобин, 1975).

Началом массового заселения косулями левобережных областей Поволжья следует считать конец 60-х годов. Зимой 1967/68 гг. несколько сот особей мигрировали с западных склонов Уральских гор в Альметьевский и Бугульминский районы Татарии. Часть их, возможно, вернулась назад или была истреблена, а часть осталась здесь жить. В эти же годы заметное увеличение численности копытных отмечено и в других левобережных областях (табл. 39).

В конце 60-х годов сибирская косуля, расселяясь на запад, достигла Волги, причем в районе Жигулевского заповедника на правом берегу звери появились в 1960 г. (Белянин, 1975). В Саратовской области на правый берег они перешли в 1971 г., в Ульяновской – в 1972 г. В эти же годы косули заселили практически все крупные острова по Волге в Волгоградской области, где я их наблюдал лично. Во время весеннего разлива животные с островов переплывали в основном на правый берег. В середине

70-х годов в Красноармейском районе Саратовской области отмечены переходы их по льду как с левого берега на правый, так и в обратном направлении. В эти же десятилетия в приволжских областях расселяли сибирскую косулю, что способствовало ее закреплению на правобережье Волги. К концу 70-х годов она продвинулась еще дальше на запад и достигла восточных районов Мордовии и Пензенской области и вышла к рекам Хопер и Дон. Здесь, по Хопру и Дону в Волгоградской области, западная и урало-сибирская части ареала рода *Capreolus* соединились (рис. 21 и 22). В конце XX в. существенного изменения границ естественного распространения сибирской и европейской косуль в Приволжье не было, но в первом десятилетии XXI в. охотоведы Ульяновской и Саратовской областей регистрировали дальнейшее продвижение сибирской косули на запад.

В Зауралье, по данным Л.П. Сабанеева (1872, 1875), в середине позапрошлого века северная граница ареала сибирской косули простиралась до $58^{\circ}30'$ с.ш. Из-за интенсивного промысла и многоснежных зим в начале XX в. ее численность здесь резко сократилась. В первую очередь прекратили существование наиболее малочисленные северные популяции, и граница ареала снова сдвинулась южнее примерно на 2° (Демидов, 1940). В 20-е годы становится заметным новое продвижение зверей к северу (Лавров, 1929), чему способствовало ограничение промысла, интенсивное освоение человеком темнохвойных лесов и ряд малоснежных зим. В первой половине 30-х годов животные вновь появились к северо-востоку от р. Сосьвы, в 1933 г. замечены на р. Тавда (Демидов, 1940), а чуть позднее они проникли в бассейн Конды, практически до южной границы Кондо-Сосьвинского заповедника и на северо-восток к р. Обь примерно до 61° с.ш. (Скалон, 1946). С 1918 г. за 20 лет ареал вида расширился на север вдоль восточных склонов Уральского хребта более чем на 300 км (рис. 21), а одиночные заходы зверей наблюдались вплоть до $63\text{--}64^{\circ}$ с.ш. (Гептнер и др., 1961). В многоснежные зимы 1940–1941 и затем 1945–1947 гг. косули исчезли из Висимского района и бассейна Чусовой (Насимович, 1955).

Таким образом, на Урале исторический ареал сибирской косули практически полностью восстановился к середине XX в., но позднее из-за интенсивной добычи, влияния крупных хищников и многоснежных зим его северная граница снова заметно отодвинулась к югу. В конце 70-х годов она стала такой же, какой была в конце XIX в. (Киселев, 1979, 1992).

В конце XX – начале XXI вв. область постоянного обитания косули на Урале несколько расширилась. В Предуралье эти животные достигают сейчас южных районов Республики Коми, Печоро-Илычского заповедника и заповедника «Басеги», а в Зауралье проникают до верховьев р. Сосьвы, междуречья Сосьвы и Лозьвы и п. Гари. Хребтовую часть Северного и Среднего Урала косуля постоянно не заселяет (в летнее время может пересекать ее), и поэтому граница ее ареала огибает хребет с юга по условной линии Воткинск – Красноуфимск – Первоуральск – Нижний Тагил (Естафьев и др., 2008; Большаков и др., 2009; Дворников, 2010).

Аналогичная картина движения ареала наблюдалась и в Западной Сибири. В XIX в. северная его граница в этом районе, вероятно, проходила между 56° и 57° с.ш. В середине 80-х годов этого столетия большие стада косуль встречались у Тюмени и к востоку от р. Тобол на территории бывших Юргинского и Ялуторовского округов, но их не отмечали на правобережье Иртыша (Словцов, 1892). В Омской области звери обитали до 1905 г., затем были полностью истреблены. Лишь в середине 20-х годов они появились к северо-западу от Омска в Крутинском районе и в южной части бывшего Тарского округа (Залесский, 1934; Корш, 1941).

В 20-х и начале 30-х годов XX в. в Прииртышье косули были не так редки, как принято считать. В это время они жили в курганских борах, на западе и северо-западе Тарского и Омского округов, в Большереченском районе как по правому, так и по левому берегу Иртыша, регистрировались в Омском районе и боровых массивах между реками Томью и Обью (Шухов, 1929; Бельшев, 1934), с середины 30-х годов обитали в Барабинской лесостепи (Зверев, 1937). В начале 50-х годов звери встречались уже севернее Новосибирска и Кемерова и южнее Томска (Янушевич, Благовещенский, 1952; Насимович, 1955).

Сведения И.П. Лаптева (1955, 1958), к сожалению, остались незамеченными. Он, однако, приводит наиболее дальние заходы косуль на север Западной Сибири, что в корне меняет представление о границах восстановленного ареала в этом регионе. В конце 40-х – начале 50-х годов звери зарегистрированы зимой в районе дельты р. Яя, на р. Чулым возле с. Куяново, в 30 км севернее с. Ново-Мариинка, в пойме Оби в 20 км севернее с. Каргасок, у с. Усть-Балык Сургутского района, в нижнем течении р. Юган и по р. Вогулке в 20 км выше с. Березово, т.е. на 300–500 км севернее обычно проводимой границы распространения. В этих же районах звери обитали и в летнее время: в бассейне р. Салым, окрестностях сел Белогорье, Троицкое и Леушки (примерно у 62° с.ш.) и в долине р. Вогулки (рис. 24). Позднее их отмечали в Самаровском и Кондинском районах Ханты-Мансийского автономного округа в пределах 61–62° с.ш. (Шаргаев, 1966).

Расширение ареала в Западной Сибири достигло своей кульминации к началу 60-х годов XX в., а затем из-за браконьерства, распашки земель и перевыпаса скота (Белов и др., 1980) он стал быстро сокращаться. Численность косуль к 1980 г. по сравнению с началом 60-х годов в регионе снизилась почти в 10 раз, а площадь ареала – в 2 раза (Царев, 1969; Николаев, 1982). Лишь в 80-е годы снова стал заметен процесс увеличения их населения и восстановления ареала.

В Северном Казахстане в период наибольшей депрессии южную границу распространения сибирской косули проводят от южной оконечности Урала на север по восточным его склонам до Троицка, по правобережью Тобола до широты Кустаная и от Кургана на юг к Кокчетаву. Подробно ареал к началу XX в. описан Н.П. Лавровым (1929). С 30-х годов здесь отмечено расселение зверей на юг (Антипин, 1941). К 50-м годам южная граница ареала проходила уже от Уральска через бассейны рек Илека и Хобды, южнее Актюбинска, между селениями Иргиз и Тургай, охватывала с юга горы Улытау, Актау и Ортау и, огибая северное побережье Балхаша, выходила на Джунгарский Алатау (Гептнер и др., 1961).

В начале 60-х годов численность косуль в Северном Казахстане заметно возросла. Они стали распространяться на юг от Уральска в пойменные леса, особенно далеко по пойме Урала (Слудский и др., 1984). В начале 70-х годов звери были отмечены на севере Гурьевской области (Павлов и др., 1974). К середине 80-х годов на западе Казахстана эти копытные заселили Урдинский сосновый бор, расположенный южнее Джаныбека, верховья Чижа, а заходы отмечены повсеместно по р. Кутум на юг до оз. Жалтырколь. В этот период животные обитали в лесной даче Кара-Агаш по р. Булдырты и других пригодных местах к востоку от р. Урал. В Актюбинской области косуля занимала бассейн р. Хобда, по р. Илек распространилась на юг почти до Октябрьска и лишь немного не доходила до г. Хромтау. Отдельные очаги обитания имелись по р. Уил (у поселка Уил), по р. Эмба северо-восточнее поселка Эмба и рядом с поселком Иргиз. В Тургайской области самый южный локальный участок ее обитания – пески Тосынкум (Тусум) по левому берегу р. Тургай (Лобачев, 1972; Чельцов-Бebutов, 1976).

В целом в Центральном Казахстане южная граница распространения сибирской косули в 80-е годы совпадала с ее линией в 50-е годы и лишь в районе к северу от Балхаша сдвинулась еще дальше на юг, проходя теперь всего лишь в 50–100 км от его северного побережья (Капитонов, 1980). К северу от Балхаша по всему Центральному и Северному Казахстану распространение носило очаговый характер: звери жили здесь в поросших кустарником горах, по мелкосопочнику, долинам рек и озер и практически по всему побережью Иртыша (Слудский и др., 1984).

В Средней Азии изменения ареала в XX в. не были такими значительными, как в Европе, на Урале, в Казахстане и Сибири. В конце этого столетия он был почти таким же, как и в конце позапрошлого века, за исключением очага обитания по Амударье, существовавшего, очевидно, лишь до 30-х годов (Разевиг, 1909; Зарудный, 1915; Лавров, 1929; Кашкаров, 1931; Флеров, 1935а, 1952; Гладков, Никольский, 1935; Антипин, 1941; Кузнецов, 1948; Толстов, 1948; Корелов, 1956; Ишунин, 1961; Айзин, 1969; Янушевич и др., 1972; Закиров, 1974). По сравнению с серединой века в последние его десятилетия ареал несколько расширился на юге региона (рис. 21).

На Алтае вплоть до 30-х годов XX в. сибирская косуля обитала практически по всей территории, за исключением высокогорий и темнохвойных лесов (Дмитриев, 1938), а в первой половине XIX в. исключительное обилие зверей было и в Чуйской степи. К началу 40-х годов численность косули из-за неумеренной охоты существенно сократилась, однако за время войны восстановилась повсеместно, и в 50-е годы она снова распространилась повсюду. В конце 50-х – начале 60-х годов из-за перепромысла, эпизоотии ящура и непродуманных мер по химизации сельского и лесного хозяйств численность зверей резко (в ряде мест в десятки раз) сократилась и соответственно уменьшилась площадь ареала. Животные были уничтожены на северо-востоке Алтая, в окрестностях Горно-Алтайска, в нижнем и среднем течении р. Чуя и в других районах. Лишь в начале 70-х годов становятся заметными рост численности в мигрирующих популяциях и восстановление ареала. С 1987 г. наметилась тенденция к новому сокращению поголовья и ареала в связи с усилением охоты, преимущественно браконьерской (Собанский, 1986, 1990, 1992, 2005).

В Восточной Сибири в начале XX в. также из-за перепромысла и ряда снежных зим северная линия ареала значительно отодвинулась к югу (Троицкий, 1930). В 30-х годах она пересекала Енисей у 57° с.ш., далее на восток поднималась к 58° , шла вдоль р. Чуна к Нижне-Илимску, затем поворачивала на юг к верховьям Лены и Киренги и опять поднималась к северу, обходя северную оконечность Байкала. К началу 50-х годов граница ареала на левом берегу Енисея продвинулась к 58° с.ш., на правобережье косуля практически полностью восстановила свой исторический ареал, а в 70-х годах заселила правобережье Ангары (Ельский, 1983). В конце XX – начале XXI вв. северная граница обитания на левобережье Енисея достигла широты г. Енисейска, на правобережье Ангары – почти 60° с.ш. (Савченко, Мальцев, 2002; Мальцев, 2004), в Предбайкалье – Катангского района (п. Ербогачен по р. Нижняя Тунгуска) и г. Киренска (Леонтьев, 2009б,в).

В XIX в. звери жили в верховьях Лены, забегая отсюда на Нижнюю Тунгуску до вершины р. Непа (Маак, 1886). В конце XIX – начале XX вв. северную границу их распространения в районе Байкала обычно проводили по 60 – 62° с.ш. (Лавров, 1927, 1929; Дементьев, 1933; Флеров, 1935б; Подаревский, 1936), лишь изредка отмечая заходы севернее в Сунтарскую излучину Вилюя и восточнее нижнего течения рек Чары и Олекмы. В 40-е годы косуль находят на Вилюе севернее 63° с.ш. и в юго-

восточной Якутии в Тимптонском районе (Скалон, 1946). Позднее более подробные сведения дала В.И. Бельк (1953), в основном по ним была составлена карта максимального ареала вида в этом регионе в середине века (Гептнер и др., 1961). В последующие годы были получены новые данные (Егоров, 1965; Попов, 1970; Тавровский и др., 1971; Попов и др., 1980), которые вместе с материалами Управления охотничье-промыслового хозяйства Якутии включены в обобщенную карту ареала вида (Данилкин, 1999). В конце XX в. косули достигли 64–65° с.ш. (Ревин, Лабутин, 2007, 2008). Современное распространение косуль на северо-востоке Якутии ограничивает р. Алдан, однако отдельные особи и группы регулярно заходят по правым притокам Алдана в глубь Верхоянского хребта вплоть до пос. Томтор и р. Боруулах – левого притока р. Адыча (67° с.ш.). На северо-западе в последние годы косуля проникла до верховий р. Виллой (Мирнинский район) и пос. Эйик (64° с.ш., Оленекский район), а отдельные звери – за полярный круг в лесотундру бассейна р. Анабар (до устья р. Биляр, 71° с.ш.), примерно за 1000 км от северной границы современного ареала в Якутии (!) (рис. 24). В южных районах республики распространение животных очаговое в основном в нижнем течении рек Олекма и Чара и по левобережью Лены (Аргунов, 2007а, 2013).

В Туве, Забайкалье (Смирнов, 1975а, 1978, 2000б), на Дальнем Востоке (Кучеренко, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983) и в Монголии изменения ареала сибирской косули в историческое время были несущественными. Проследить движение его в Китае, к сожалению, не представляется возможным.

Таким образом, в конце XX – начале XXI вв. естественный ареал сибирской косули (рис. 22) на западе был ограничен линией Киров – Чебоксары – Саранск – Пенза – Балашов – Поворино, реками Хопер и Дон до Волгодонска. Северная граница идет с запада на восток южнее Кирова, по рекам Вятка, Кама (отмечены заходы в Республику Коми), Чусовая, Сосьва, Тавда, Тара к устьям Чулыма и Ангары, по правому берегу которой выходит к г. Киренску, далее по Лене на север к г. Мирному и по р. Виллой достигает Лены и Алдана, на юг по Алдану выходит к устью р. Учур, по долине которой, а также по долине р. Мая заходит из Якутии в Аяно-Майский район Хабаровского края. От Учюра линия ареала круто поворачивает на северо-запад к среднему течению р. Амги, отсюда на юг по правобережному бассейну Буатамы и верховьям Амги к среднему течению Олекмы, а от предгорий Станового хребта на северо-запад к Чаре и далее на север к Лене.

Ареал вида в Якутии совпадает с очертаниями Приленского плато. На севере его распространение ограничено многоснежными районами Центральноякутской низменности, с востока и юга крупными горными массивами, как бы разрезающими ареал за Байкалом на две части – северную (описанную выше) и южную. Южная часть ограничена с севера системой хребтов Станового нагорья и Становым хребтом, по южным отрогам которого граница ареала доходит на востоке до верхнего течения р. Уда, огибает с запада хребет Джагды до истоков Селемджи, с юга хребет Турана до верховьев Буреи и Буреинский хребет, затем по восточным склонам Баджалского хребта выходит в долину Амгуни, однако Амура по ней не достигает. Огибая с запада хребты, разделяющие Амгунь и Амур, линия распространения косули в нижнем течении Амура доходит до с. Богородское и по западным склонам Сихотэ-Алиня уходит на юг, пересекая хребет примерно у р. Великая Кема, откуда по восточным склонам поднимается на север до р. Ботчи.

Распространение косуль в Корее и Китае не совсем ясно. Известно, что в настоящее время животные обитают на северо-востоке Китая, включая северо-западную часть

Великой Китайской равнины (Zhang, 1984), особенно много их в провинции Шаньси (Shen et al., 1982), но этих копытных нет южнее, в провинции Сиянь (Zhejiang) (Zhuge, 1982), отсутствуют они в списке млекопитающих Тибета (Feng et al., 1983). Границы современного ареала вида в Китае и Корее (рис. 22) обозначены в основном по личным сообщениям профессора Ю. Ма (Ma Yiging) и других членов китайской делегации на XVIII конгрессе биологов-охотоведов.

Ареал сибирской косули в Монголии изучен нами достаточно подробно (Соколов и др., 1982). Его южная граница выходит сюда из Китая на 114° в.д., идет на восток по государственной границе, снова заходит на территорию Монголии в районе сомона Эрдэнэ-Цаган и включает левобережный бассейн р. Халхин-Гол. Зимой мигрирующие стада из Китая нередко проникают глубоко в степи Монголии, достигая к западу пос. Матад и горы Их-Чулут. От оз. Буйр-Нур южная линия ареала идет к востоку от государственной границы, входя на территорию Монголии в районе оз. Шаварт-Нур, спускается круто на юг по линии железной дороги до сомона Хавирга, поворачивает на запад к Улан-Батору. Отдельный очаг обитания находится южнее р. Карулен возле пос. Тумэн-Цогт. От Улан-Батора по правобережью Толы, огибая Хангай по границе распространения лесов и по хребтам Хан-Хухийн-Ула и Турген-Ула, южная линия ареала выходит к территории России, захватывая Туву (Никифоров, 1969; Смирнов, 1980, 1985), и упирается в Западные Саяны. На северо-западе Монголии в последние десятилетия XX в. из-за неумеренного промысла образовался своеобразный разрыв ареала к востоку от Монгольского Алтая. Несколько очагов обитания зверей на Монгольском Алтае сохранились до наших дней возле самой границы с Китаем, самый южный из них находится примерно на 46° с.ш. Отсюда линия ареала идет по западным склонам Монгольского Алтая, огибает с севера пустынные районы и пески Дзосотын-Элисуи и по северо-восточным склонам Тянь-Шаня выходит в Среднюю Азию.

Распространение вида в Средней Азии наиболее мозаично: среди высоких горных хребтов, полупустынь и пустынь относительно редки пригодные для них биотопы. Основными станциями косуль, пожалуй, являются здесь долины рек, по которым они проникают далеко в глубь Тянь-Шаня и в пустынные районы к северу от него. Южная граница ареала в Тянь-Шане с востока на запад проходит по долине р. Нарын, хребтам Ат-Баши, Алайскому и Туркестанскому, захватывает Ферганскую долину, огибает с запада отроги хребтов Чаткальского, Пскемского, Угамского, Каржантау и чуть восточнее Чимкента, по западным склонам хребта Каратау, поднимается на север примерно до поселка Жанатас (Ишунин, 1961; Айзин, 1969; Закиров, 1974; Янушевич и др., 1972; Слудский и др., 1984). Отсюда линия границы ареала поворачивает на северо-восток к оз. Большой Камкалы, включает долину р. Чу, огибает с юга Балхаш и севернее его через горы Котанэмель, Бектауга (Капитонов, 1980) почти по прямой уходит на запад к Джезказгану и через горы Улытау, поселки Иргиз и Шабаркудук Актюбинской области, север Гурьевской области южнее Джаныбека выходит к Волге в месте впадения в нее р. Еруслан.

Отдельный очаг обитания сибирской косули, возникший в результате искусственного расселения, находится в Предкавказье на Ставропольской возвышенности (рис. 22). В 1958–1962 гг. эта косуля выпущена также на правом берегу Кубани в Красноармейском районе Краснодарского края, однако локальная группировка не получила дальнейшего развития. Ранее в равнинных районах Предкавказья обитала европейская косуля, полностью уничтоженная человеком в начале XX в.

Таким образом, в XX в. мы стали свидетелями максимальной депрессии ареала рода *Capreolus*, разрыва его на отдельные части, затем практически полного восста-

новления и расширения границ на севере Европы и Азии (рис. 21 и 22), причем восстановление ареала произошло в основном естественным путем.

Видовые естественные ареалы европейской и сибирской косуль в начале 80-х годов XX в. наложились один на другой в правобережных волжских областях (Данилкин, 1985в, 1999), где образовалась «зона гибридизации» (рис. 22). Однако в связи с масштабной реинтродукцией сибирской косули в европейской части СССР (рис. 23), эта зона оказалась гораздо более широкой (рис. 25), поэтому роль охотоведов в восстановлении ареала и изменении генофонда животных следует рассмотреть более детально.

ИСКУССТВЕННОЕ РАССЕЛЕНИЕ

Известно, что в XIX в. европейская косуля была интродуцирована в Ирландию, где хорошо размножалась в течение 70 лет, но впоследствии, после решения о восстановлении лесов, популяция была полностью уничтожена. В этом же столетии в Англию ввозили животных из Германии, Австрии и Шотландии (Staines, 1991). В XX в. зверей завезли в штат Техас в США (Bump, 1970), где содержали в вольерах. В пределах естественного ареала европейскую косулю расселяли во многих странах, включая Финляндию. В целом по экспертной оценке искусственно перемещены не менее 10 тыс. особей. Только во Франции с 1952 по 1979 гг. отловлено и выпущено в другие районы страны 4780 особей (Voisaubert, 1980). Отсюда зверей вывозили в Израиль.

Сибирскую косулю в начале XX в. неоднократно выпускали в Европе: в Англии (The Handbook of British mammals, 1964), Германии, Бельгии, Словакии (Turcek, 1951; Stubbe, Passarge, 1979) и на западе России. В 1891 г. 8 (11, стр. 346) особей с Урала завезли для разведения в зверинец Беловежской пуши. К 1895 г. на волю выпустили 42 зверя, и еще 6 оставили в зверинце. В последующие годы в охотничьих угодьях нередко встречали животных с рогами сибирского типа (Карцов, 1903). В Гатчинской царской охоте вместе содержали и европейских, и сибирских косуль. К выпущенным в 1889–1892 гг. 38 европейским особям из Германии добавили трех зверей с Кавказа, в 1895 г. завезли 9 животных с Урала, в 1901 г. – одного самца с Кавказа и в 1907 г. – 6 сибирских косуль из Ачинска. К 1909 г. при незначительном отстреле (11 голов) и хорошей охране от хищников и браконьеров их население возросло здесь до 1068 особей, но впоследствии во время войн и революции было уничтожено (Северцов, 1941). Для царской охоты сибирскую косулю завозили и на Северный Кавказ, где ее потомки встречаются до сих пор в Красном лесу Краснодарского края.

С большим размахом эта работа проводилась в СССР. С 1925 г. здесь расселено более 3 тыс. особей, преимущественно в европейской части (табл. 12, рис. 23). В Московскую и Калининскую области их завезли около 1,5 тыс. На Украине выпустили более 500 европейских косуль (Волох, 2007) и 72 сибирские, отловленные на Дальнем Востоке, в Литве – 18 особей из Иркутской области (Павлов и др., 1974; Вершинин, 1969а; Фадеев, 1969а,б; Насимович, Шубникова, 1976; Денисов, 1978; Павлов, 1978, 1999). От общего количества выпущенных животных сибирские косули составляли более половины. Только Зоообъединением Главохоты РСФСР с 1950 по 1980 гг. их передано в охотничьи хозяйства 1,1 тыс. (Шурупов, 1982).

При расселении преследовали следующие цели: восстановление и расширение существующего ареала, увеличение численности, вселение более крупной сибирской формы в область обитания мелкой европейской с целью «освежения крови», повышения

Таблица 12. Интродукция и реинтродукция европейской и сибирской косуль в России и СССР*

Область, край, республика	Годы	Выпуски европейской косули		Годы	Выпуски сибирской косули	
		всего особей	место отлова или получения		всего особей	место отлова или получения
1	2	3	4	5	6	7
Ленинградская	1863, 1889–1892	54	Прибалтика, Германия, Кавказ	1895, 1963	22	Урал, Красноярский край, Киргизия
Московская	1951–1969	> 165	Европейская часть СССР, включая Латвию	1940–1969	>380	Урал, Алтай, Красноярский край, Иркутская обл., Тува, Забайкалье, Приморский край, Киргизия, ?
Калининская (Тверская)	1950–1970	>256	Европейская часть СССР, включая Литву и Калининградскую обл.	1931–1971	>171	Урал, Алтай, Западная и Восточная (Забайкалье) Сибирь, Дальний Восток
Тульская				1938	12	Сибирь
Ярославская	1949	8	Европейская часть СССР	1950–1969	54	Восточная Сибирь, включая Иркутскую обл.
Владимирская	1950, 1988	39	Воронежская обл.	1962	10	Западная Сибирь
Ивановская	1963	2	Европейская часть СССР	1963	14	Киргизия
Калужская	1970	3	Брянская обл.	1967, 1969	32	Приморский край, Западная Сибирь
Рязанская				1949, 1966	28	?, Иркутская обл.
Белгородская				1960	20	Приморский край
Липецкая	1974–1976	65	Воронежская обл.			
Воронежская	?	45	Внутриобластное			
Краснодарский				1958, 1962	23	?, Тува, Красноярский край
Ставропольский	1973	8	Воронежская обл.	1956	15	Приморский край, Киргизия
Ростовская	1970–1972	35	Воронежская обл.			
Волгоградская	1979	3	Воронежская обл.	1968	33	Приморский край
Саратовская	1970, 1971	26	Воронежская обл.	1971, 1972	29	Сибирь
Куйбышевская (Самарская)	1987	20	Воронежская обл.	1971, 1978	15	?, Иркутская и Новосибирская обл.
Пензенская				1956, 1957	29	?, Приморский край
Мордовская				1940	10	Киргизия
Татарская				1978	8	Приморский край
Удмуртская				1957, 1996–1999	145	Приморский край, Курганская обл.

Таблица 12. Окончание

1	2	3	4	5	6	7
Свердловская				1969– 1988	280	Челябинская и Новосибирская обл., Алтай, Иркутская обл., Хабаровский и Приморский края
Тюменская				1978	2	Челябинская обл.
Новосибирская				1987	22	Алтайский край
Алтайский				1975	10	Иркутская обл.
Иркутская				?	50	Внутриобластное
Украина	?	>400	?	1929, 1959, 1968	72	Приморский край
Литва				1955	18	Иркутская обл.

* По: Болденков и др., 1971; Павлов и др., 1974; Павлов, 1999; Волох, 2007; с уточнениями по архивным сведениям Главохоты РСФСР и Росохотрыболовсоюза и по литературным источникам. Данные неполные, поскольку часть выпусков документально не оформляли. В таблицу не включены также многие внутриобластные выпуски и выпуски косуль неизвестного происхождения.

массы тела и улучшения качества трофеев. Эта многолетняя и дорогостоящая работа, за небольшим исключением, была относительно малорезультативной из-за неудовлетворительной организации и многочисленных ошибок при выпусках. Зверей расселяли мелкими партиями, редко превышавшими 20 особей, в половом соотношении от 1:9 до 6:1; более половины животных выпущены в многоснежных районах на самой окраине их ареала; подкормка и охрана от хищников и браконьеров не были налажены должным

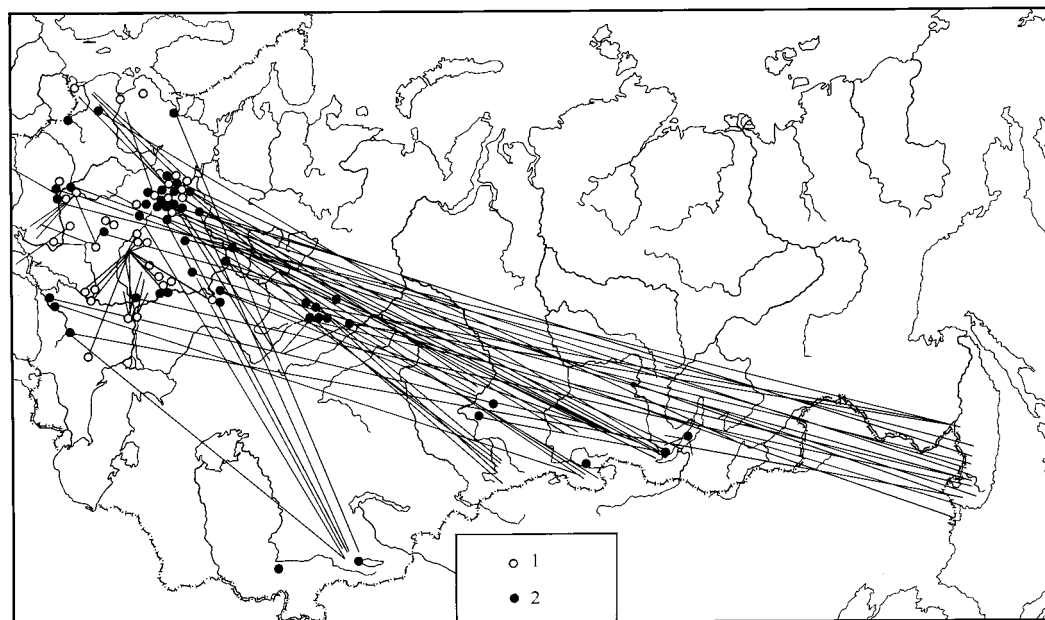


Рис. 23. Места выпуска европейской (1) и сибирской (2) косуль в СССР (неполные сведения). Линия указывает на район отлова.

образом. Большинство зверей погибли в местах выпусков в первые же годы. Кроме того, одна из причин неудач работ по расселению – выпуск в одних и тех же районах европейских и сибирских косуль. К примеру, в Завидовское заповедно-охотничье хозяйство под Москвой выпущено 123 сибирских и 145 европейских особей (Мануш, 1978). Сосуществование европейской и сибирской косуль неизбежно влекло за собой гибридизацию со всеми вытекающими отсюда негативными последствиями. Как показали исследования (см. выше), многие гибридные самцы оказываются стерильными, европейские самки часто не могут родить более крупный плод и гибнут вместе с потомством от сибирских самцов. Полученные все же гибриды по массе тела и величине рогов действительно оказываются крупнее, чем европейские косули. Казалось бы, одна из целей (повышение качества трофеев), ради которой проводилась интродукция, достижима. Однако результаты этой большой и трудоемкой работы сводятся на нет из-за низкого уровня воспроизводства в смешанных парах.

При анализе итогов искусственного расселения сибирской косули становится очевидным, что наиболее успешным был их выпуск в район, где не было европейской косули. В 1956 г. 15 особей из Приморского края и Киргизии выпустили в Темном лесу на территории Шпаковского района Ставропольского края (Емельянов, Рыбалов, 1968). Через 10 лет численность их выросла до 200 голов, они начали расселяться и заняли практически всю Ставропольскую возвышенность. В настоящее время эта локальная популяция сибирской косули оказалась в окружении европейской (рис. 22), что в дальнейшем неизбежно приведет к их гибридизации. При расселении европейской косули успешный результат получен при перемещении животных из Воронежской области в Липецкую (Побединский, 1987, 1997) и Ростовскую области, где были искусственно созданы мощные очаги обитания (рис. 23).

Потомки выпущенных в Восточной Европе сибирских особей, тем не менее, сохранились во многих районах и, как показывают наши визуальные, кариологические и молекулярно-генетические исследования (см. выше), в настоящее время *здесь образованы смешанные европейско-сибирские группировки* (рис. 25), что необходимо учитывать в практике охотничьего хозяйства, трофейного дела в частности.

Охотоведы внесли вклад не только в изменение ареала косуль и других животных, но и, к сожалению, в изменение их генофонда. В смешанной подмосковной популяции, например, сейчас преобладают (78%) особи, несущие *разнообразный* «сибирский» митохондриальный геном (Звычайная и др., 2011). Преобладание сибирской косули здесь вполне закономерно: она крупнее европейской и более приспособлена к многоснежью и низким температурам, а самцы имеют несомненное преимущество в борьбе за лучшие территории, на которых больше корма и самок. Искусственное изменение генофонда косуль произошло, как показано выше, и в других регионах Европы и, скорее всего, в Зауралье, куда вселили зверей из Сибири и Дальнего Востока (табл. 12).

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ОБЛАСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Ареал *Capreolus* находится в умеренном поясе Евразии, совпадает с лесостепной зоной, захватывает южную часть лесной и северную – степной (рис. 24). По берегам рек звери проникают в глубь полупустынь и пустынь, в высокогорные районы поднимаются до высоты 3000 м над уровнем моря.

Распространение косуль определяется как природными, так и антропогенными факторами. В последние столетия наибольшее воздействие оказывал человек: именно

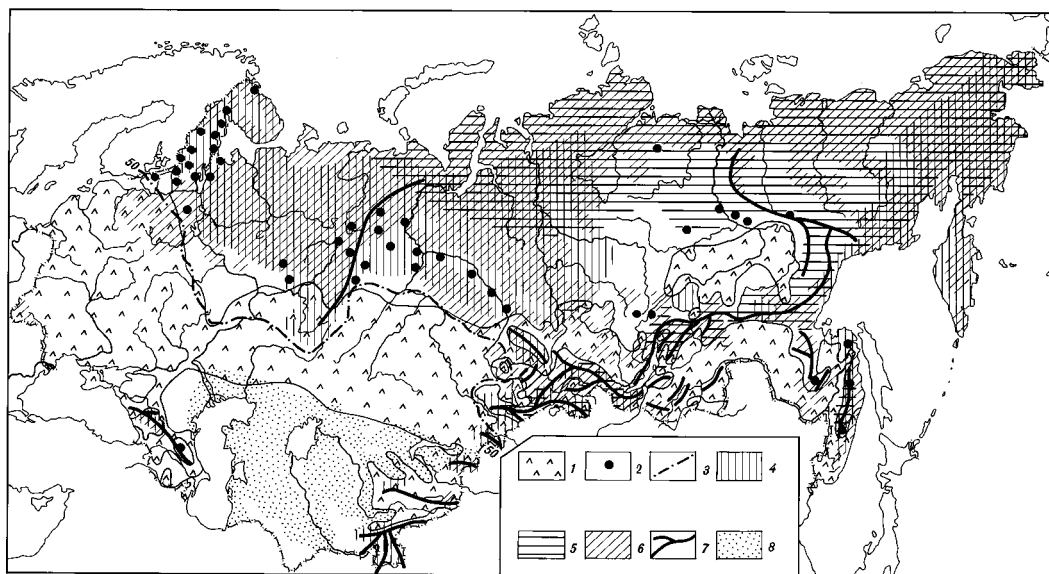


Рис. 24. Факторы, определяющие границы распространения косуль в России и сопредельных регионах.

1 – ареал *Capreolus*; 2 – заходы за пределы сплошного ареала (источники информации см. в тексте); 3 – изолиния высоты снежного покрова в 50 см; 4 – районы с высотой снежного покрова свыше 60 см; 5 – территория с продолжительностью снежного периода более 230–240 дней; 6 – зона темнохвойных таежных и горнотаежных лесов, горных и арктических тундр и пустынь; 7 – основные горные системы (осевые части); 8 – зона пустынь.

им были уничтожены многие популяции, что привело к резкому сокращению и разрыву ареала. При снижении антропопресса область распространения животных быстро восстанавливалась.

Границы ареала косуль не являются постоянными даже в течение одного года, они изменяются (пульсируют) по сезонам, особенно в Азии. Здесь летние станции зверей во многих районах находятся гораздо севернее, а в горах выше, чем зимой, что связано с сезонными миграциями. В малоснежные зимы граница ареала проходит севернее, чем в многоснежные.

Высота снежного покрова – пожалуй, один из самых существенных факторов, лимитирующих распространение косуль. Нагрузка на след у них составляет 300–360 г на 1 см² опорной площади конечностей, что больше, чем у северного оленя, рыси и волка, но меньше, чем у лося, благородного и пятнистого оленей (табл. 13).

Среднюю высоту снежного покрова в 40–50 см обычно считают предельной для расселения косуль (Формозов, 1946; Насимович, 1955; Гептнер и др., 1961). Действительно, северная граница ареала европейской формы практически полностью совпадает с изолинией высоты снежного покрова в 50 см (рис. 24), но для более крупной сибирской косули она не является пределом; только высота в 60 см в известной мере ограничивает распространение этого вида. Снег не залегаёт равномерно, и плотность его различна, что позволяет животным жить в районах, где высота его превышает эти цифры. В то же время в Восточной Сибири есть много районов, где высота снежного покрова менее 60 см, но звери здесь не живут. При внимательном рассмотрении ока-

Таблица 13. Некоторые показатели, связанные с перемещением оленьих и крупных хищников при глубокоснежье*

Вид	Нагрузка на площадь следа, г/см ²	Средняя высота животных до груди, см	Показатель трудности перемещения, г/см ² /см	Критическая высота снежного покрова, см
Северный олень	140–180	76	2,1	80–90
Косули	300–360	44	8,9	40–50
Лось	420–500	102	4,6	90–100
Благородный олень	300–720	78	8,6	50–60
Пятнистый олень	830–1140	56	17,6	30–40
Тигр	158			
Волк	89–114			50
Рысь	34–60			

*По: Формозов, 1946, 1990; Насимович, 1955; Бромлей, Кучеренко, 1983; с изменениями.

зывается, что на распространение сибирской косули наряду с высотой существенно влияет еще и продолжительность залегания снежного покрова: животных нет там, где снег лежит свыше 230–240 дней в году. Европейская косуля же практически отсутствует в областях с продолжительностью его залегания свыше 140–150 дней.

Следует учитывать также, что влияние снежного покрова на копытных в большинстве районов проявляется в совокупности с другими абиотическими и антропогенными факторами (Лихацкий и др., 1997), воздействие которых резко усиливается при критической высоте снега.

Третий лимитирующий фактор, помимо высоты и продолжительности залегания снежного покрова, – растительность. Косули избегают горных тундр и темнохвойных лесов. Проникновение их в зону темнохвойной тайги стало возможным лишь после сведения ее на больших площадях, что особенно заметно в Скандинавии, на Северном Урале и в Сибири.

Четвертый фактор, ограничивающий распространение косуль на юге, – зона пустынь. В Казахстане и Средней Азии (рис. 24), в Монголии и Китае граница ареала практически полностью совпадает с границей этой зоны.

Каждый из перечисленных факторов в своем крайнем выражении является лимитирующим, однако первые три нередко действуют вместе, особенно в горах.

Во второй половине XX – начале XXI вв. косули, однако, заняли некоторые районы, где средняя высота снежного покрова, лежащего более 200 дней в году, превышает 50–60 см, абсолютная – 100–110 см, минусовые зимние температуры достигают 40°C, а в отдельные дни опускаются до 50°C. При исследовании этого феномена (Данилкин, 2002, 2009) стало ясно, что северные границы их распространения, как и других оленьих и кабана, определяются не только высотой и продолжительностью залегания снежного покрова, но и наличием и доступностью влажных зимних кормов, а также антропогенным или хищническим прессом или, напротив, содействием человека в охотничьих хозяйствах.

Распространение копытных на юг в степные, полупустынные и пустынные районы тоже ограничивает недостаток влажного корма и воды, а также укрытий. Их расселение повсеместно идет по берегам рек, и заселяют они прежде всего заросшие пой-

мы рек и берега крупных озер. Здесь же обычно наиболее интенсивна хозяйственная деятельность и хорошо развито сельское хозяйство. Здесь же в отсутствие надежных укрытий охотничьи звери наиболее уязвимы. При усилении охотничьего пресса происходит быстрая элиминация животных, и поэтому (а не из-за уменьшения продуктивности растительности) южные границы ареалов некоторых депрессивных видов сокращаются быстрее, нежели северные.

Оптимум ареала европейской косули находится в Западной и Центральной Европе в регионах со снежным покровом менее 20 см, со средней месячной температурой +10 °С не менее 150–160 дней в году и с годовой совокупностью осадков 450–650(800) мм. В высотном отношении наиболее благоприятна для нее зона от 300 до 600 м над уровнем моря; появление на больших высотах носит сезонный характер (Hell, Herz, 1970; Novakova, Hanzl, 1974; Hell, 1979; Pedroli et al., 1981; Hromas, 1983).

Сибирская косуля явно приспособлена к более суровым климатическим условиям и живет в областях, где зимняя температура достигает –60 °С (в Якутии), а летняя превышает +40 °С (в Средней Азии). Наиболее оптимальны для нее регионы, где высота снежного покрова, сохраняющегося не более 160 дней, не превышает 30 см, т.е. отдельные районы Средней Азии, Южного Зауралья, Забайкалья, Монголии и юга Дальнего Востока.

Структура ареалов европейской и сибирской косуль несколько различается: у первых область распространения практически сплошная, у вторых – носит более очаговый характер (рис. 25). Очевидно, это объясняется неоднородностью ландшафтов в Азии и сочетанием неблагоприятных факторов среды.

Анализ особенностей распространения копытных показывает, что горные массивы служат для них более существенными барьерами, нежели равнинные степи и полупустынные участки. На рисунке 25 отчетливо просматривается разрыв ареала сибирской косули по горным хребтам Алтая, Западного и Восточного Саян, оз. Байкал, Становому нагорью и Становому хребту. Эта линия как бы разделяет его на две части: северную и южную. Наличие этого географического барьера выявляется и при мор-

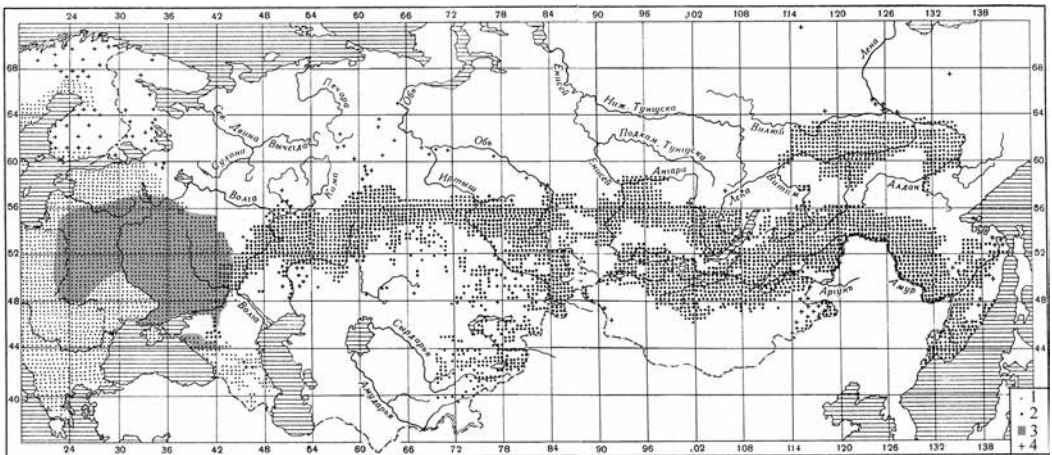


Рис. 25. Структура современных ареалов европейской (1) и сибирской (2) косуль в России и сопредельных регионах. 3– зона совместного обитания европейской и сибирской косуль; 4 – заходы (источники информации см. в тексте).

фометрическом исследовании популяций – северные отличаются от южных на уровне подвидов (см. выше).

Однако горные хребты сами по себе не могут служить существенной преградой для косуль. Их изолирующая роль определяется экологическими факторами, особенно на азиатской части ареала. Снег, выпадающий в высоких поясах гор раньше, чем в предгорьях и на равнине, и особенно глубокий в зоне тайги, вынуждает зверей ежегодно мигрировать в предгорья и на малоснежные равнинные участки. Из-за этого к югу от горного барьера северная граница распространения животных сдвигается еще южнее, а с северных склонов горных хребтов косули отступают к северу, увеличивая тем самым зону разрыва ареала до нескольких сот километров. Весной звери возвращаются обратно, но проникновению их через рубеж мешает глубокий снег, который в горах тает очень поздно.

Система горных хребтов Азии сложилась очень давно и, несомненно, оказала влияние на формирование у косуль, обитающих по разные стороны этой преграды, простирающейся от Чукотки до Памира. Из центра формирования, где бы он ни был, звери могли расселяться, вероятно, вдоль данного рубежа. Разрыв в цепи горных хребтов (так называемые Джунгарские Ворота) позволил форме, близкой к современному тьянь-шаньскому подвиду, распространиться по обе стороны от барьера. Морфометрическая идентичность популяций Дальнего Востока, Забайкалья, Монголии и Средней Азии убедительно подтверждает это. Главный Кавказский хребет также явно служит барьером, разделяющим две разнокачественные географические популяции европейской косули.

Поскольку ареалы европейской и сибирской косуль перекрываются, как с теоретической, так и с практической точек зрения небезынтересен вопрос о факторах, определяющих границы распространения видов в «контактных зонах», где возможна гибридизация. Такие зоны ранее существовали на Северном Кавказе и на Русской равнине, где еще в начале XX в. сохранялись небольшие популяции сибирской косули. В настоящее время обширная «зона гибридизации» образовалась на стыке естественных ареалов этих видов в правобережных волжских областях (рис. 22), а также в Подмосковье и других регионах Восточной Европы (рис. 25), где проведены искусственные выпуски европейской и сибирской косуль (рис. 23).

Судя по приведенным выше результатам экспериментов по гибридизации (табл. 11), в смешанных популяциях следует ожидать повышенную смертность самок европейских косуль при родах крупного гибридного плода; низкую плодовитость самок, еще более низкую у гибридов; значительное количество мертворожденных. Смешанная популяция явно будет иметь низкий уровень воспроизводства. При численном преобладании особей сибирской формы фенотип животных будет «сибирским», при большем числе особей европейской – «европейским», но геном большей части последних из-за гибридизации будет содержать «сибирские» нуклеотиды и В-хромосомы. В многоснежных районах преимущество будет иметь более приспособленная к суровым условиям сибирская косуля.

В зоне наложения естественных ареалов видов, как показывает моделирование, возможен процесс «самоуничтожения» смешанной популяции (при тех условиях обитания, в которых популяция одного вида заведомо не депрессируется), причем более быстрая депрессия проявляется в популяции с преобладанием европейской формы. При высоких коэффициентах выживания следует ожидать смещения границ видовых ареалов на запад, т.е. сибирская форма при прочих равных условиях будет вытеснять европейскую. Однако процесс этот очень медленный из-за постоянного притока миг-

рантов с той и другой стороны, да и высокие коэффициенты выживания здесь вряд ли реальны, что, вероятно, будет «удерживать» зону гибридизации на месте длительное время. Это явление известно и для других видов животных (Майр, 1974).

Установленные выше закономерности распространения зверей позволяют прогнозировать движение границ ареалов видов. Очевидно (рис. 24), что европейская косуля практически исчерпала свои видовые возможности, заселив пригодные биотопы, за исключением Предкавказья, куда следует ожидать ее продвижения при улучшении охраны. Сибирская косуля, напротив, при увеличении численности имеет реальные возможности занять огромную территорию на Среднесибирском плоскогорье, расширить свои границы в некоторых северных районах Сибири (в Якутии в частности) и европейской части России, потеснить европейскую форму с Русской равнины и заселить Северный Кавказ.

СРЕДА ОБИТАНИЯ

Ареал косуль находится большей частью в умеренном и субтропическом поясах, включающих области с климатом от влажного морского до сухого континентального. Они живут почти во всех природных зонах: в широколиственных и смешанных лесах, в тайге, в лесостепи, степи, полупустынях, по рекам проникают в пустыни; обитают на равнинах и в высокогорье. Вместе с тем существуют определенные закономерности их биотопического распределения и отчетливо прослеживаются факторы, оказывающие влияние на размещение.

ОСНОВНЫЕ БИТОПЫ

Европейская косуля. На западе ареала она населяет все леса, предпочитая их мозаику в открытом ландшафте (Southern, 1964; Prior, 1968; Stangl, Margl, 1977; Mayer, 1977; Pedrolì et al., 1981; Reimoser, 1982). Со второй половины XX в. одними из основных стадий стали сельскохозяйственные поля (Mottl, 1954; Necas, 1963; Raesfeld, 1965; Pielowski, 1970; Szederjei, Szederjei, 1971; Strandgaard, 1978; Stubbe, Passarge, 1979; Casanova, 1981; Гришанов, Романов, 2007), где косуля, фактически, – компонент агрикультурного ландшафта (рис. 26, фото 9).



Рис. 26. Сельскохозяйственные поля – одни из основных стадий европейской косули в Западной Европе (фото Я. Зейды).

На северо-западе Европы она живет преимущественно в небольших смешанных лесах, встречается в зарослях тростника, на лугах и полях (Cederlund, 1982). Животные избегают больших лесных массивов, но обычны на опушках. Зимой они предпочитают разреженные леса, богатые брусничником и черничником, зарастающие вырубки; весной концентрируются на полянах, опушках, пустошах, сенокосах; летом большая часть животных обитает в сравнительно открытых высокотравных биотопах⁴, поросших кустарником; осенью по мере увядания травянистой растительности снова переходят в лесные уголья (Верещагин, Русаков, 1979). В Литве в лесных районах очевидно тяготение их к сравнительно открытому ландшафту (Балейшис, Прусайте, 1980). К оптимальным станциям здесь относят смешанный елово-лиственный лес, к худшим – чистые лишайниковые боры (Падайга, 1984).

В Белоруссии в жизненно необходимые биотопы зверей входят смешанные сосново-дубово-еловые леса, сосновые молодняки, спелые боры, березняки, болотистые луга с кустарником и грабово-дубовые насаждения. Ольхово-ясеневые леса и сфагновые болота они используют лишь периодически. Биотопическое распределение тесно связано с агроценозами и лесами ремизного типа (Саблина, 1955; Гатих, 1975; Тышкевич, 2001).

Южнее на Украине косуля распространена практически во всех лесах, проникает по лесополосам далеко в степные районы, часто встречается в садах, на полянах и целинных степных участках (Гречушкин и др., 1975; Гурский, 1975). В Крыму для неё наиболее характерны пять стадий: буковые насаждения на северных склонах на высотах 700–1000 м над уровнем моря; дубравы на южных склонах; смешанные двухъярусные дубово-буково-ясеневые леса; небольшие сосновые массивы по склонам гор и молодые смешанные насаждения, образованные дубом, грабом, ясенем, кленом, осинной, липой и ивой. По сезонам картина местонахождения животных существенно меняется (Лавров, 1929; Пастернак, 1955).

В центральных и южных областях европейской части России косуля заселяет прежде всего лесостепные дубравы с густым подлеском, сосновые боры, пойменные леса, заросшие кустарником овраги и заливные луга, но ее распределение по станциям подвижно и зависит от ряда факторов, основные из которых – кормность угодий и доступность кормовых участков (Новиков, Тимофеева, 1965; Ватолин, 1975; Простаков, Обтемперанский, 1986; Простаков, 1989, 1996а,б).

На Северном Кавказе она держится преимущественно в разреженных дубовых и буково-грабовых лесах, поднимаясь летом до высоты 3500 м над уровнем моря (Динник, 1910; Шахмарданов, Рамазанов, 1980; Пхитиков, 2011). В Закавказье область ее распространения совпадает с зоной грабово-дубовых, буковых и каштановых лесов и достигает нижней границы субальпийской зоны (2200 м над уровнем моря). Зимой, как и на Северном Кавказе, звери здесь мигрируют вниз и переходят с северных заснеженных склонов на южные и восточные. Осенью многие из них перекочевывают в дубовые и каштановые леса (Насимович, 1939; Арабули, 1963, 1967).

Сибирская косуля. На Русской равнине она занимает те же станции, что и европейская косуля, и до западных склонов Уральских гор населяет практически все леса, а по лесополосам и поймам проникает далеко на юг в степные и полупустынные районы.

На Южном Урале ее основные станции – березовые колки вблизи водоемов и кустарниковые заросли на высокотравных лугах, смешанный лес с большой долей осины

⁴ В тексте «биотоп» – синоним «местообитания» и «станции» (Реймерс, 1980).

в древостое и зарастающие гари и вырубки. На Среднем Урале зимой косуля занимает 90% площади основных типов лесов, характерных для северной лесостепи и сосново-березовой подзоны. Наибольшая плотность (40–120 особей на 1000 га) наблюдается в высокотравных и разнотравных березняках и сосняках, перемежающихся с лугами, на вырубках и гарях. В темнохвойной тайге звери отсутствуют. В горах они наиболее плотно заселяют пологие склоны, кустарниковые долины, средней густоты молодняки и (летом) высокотравные луга вблизи водоемов (Сабанеев, 1875; Ушков, 1947; Соколов, Данилкин, 1981; Дворников, 1984). В Зауралье в последние десятилетия многие животные почти круглогодично кормятся на сельскохозяйственных посевах (фото 10–12).

В Западной Сибири распространение сибирской косули приурочено к южным лесостепным и степным районам, где она обитает в березово-осиновых колках, сосновых борах и кустарниковых зарослях по берегам рек и озер и в лесополосах. Зимой основными местами кормежки зверей раньше служили высокотравные и польные степи. В связи с распашкой целинных земель площадь зимних пастбищ в этом регионе значительно сократилась, что отрицательно сказалось на их численности (Янушевич, Благовещенский, 1952; Метельский, 1976).

На Алтае вид хорошо адаптирован к различным типам угодий и обитает повсеместно, где высота снежного покрова не более 50 см и есть защитные условия. Очень благоприятна для него территория Горного Алтая, отличающаяся обилием малоснежных (10–20 см) районов, куда на зимовку стекаются животные с предгорий и южных равнин Алтайского края и восточных районов Казахстана (Собанский, 1992). Звери обычны в ленточных борах на равнине, живут в кустарниках, островных лиственничных лесах, по склонам гор, летом занимают высокотравные долины (Дмитриев, 1938; Савинов, 1961). На Северном Алтае наиболее плотно заселены среднегорные березово-лиственничные и низкогорные сосново-березовые леса (Цыбулин, 1990). На Южном Алтае они предпочитают лиственный лес с густым подлеском (Слудский и др., 1984). Темнохвойной захлавленной тайги, болот и открытых низкотравных степей косули избегают.

В западной части Казахстана животные обитают в основном в пойменных лесах с густым подлеском и полянами. На севере республики косули занимают осиново-березовые колки с подлеском из ив, шиповника, боярышника, степной вишни и др., пойменные леса и искусственные посадки, зимой выходят на открытые участки степи и на зарастающие польню пашни. В степной зоне основные их станции представлены пойменными лесами и кустарниками в островных и ленточных борах. В равнинной части юго-востока Казахстана звери встречаются по тугаям, перемежающимся полянами и участками тростника по берегам водоемов. В горах Северного Тянь-Шаня и Джунгарского Алагау они живут повсеместно от предгорий до субальпийского пояса включительно. Лучшие биотопы – заросли из диких яблонь, урюка и осины, еловые и елово-пихтовые леса по северным склонам и березовые островные леса (Слудский и др., 1984). Смена стадий в высотном отношении выражена очень четко. На Центральном Тянь-Шане звери обычны в тугаях по поймам рек, в островных еловых лесах по северным и северо-западным склонам гор, изобилующим высокотравными лугами, а в летний период встречаются и на высокотравных субальпийских лугах. Зимой в субальпийской зоне и в нижней части гор из-за глубоких снегов они отсутствуют, хотя выше, в поясе арчовника (на высоте около 3000 м над уровнем моря) обитают во все сезоны года (Антипин, 1941; Жирнов, 1958; Грачев, Смирнова, 1980). В горах Киргизии наиболее типичные станции – островные леса с разнотравными полянами, кустар-

никовые долины и тополево-ивовые насаждения по долинам рек. В арчевых зарослях и на альпийских лугах косули встречаются реже (Айзин, 1969). На равнине животные заселяют кустарниковые и тростниковые заросли по берегам рек и ручьев.

В Восточной Сибири животные особенно многочисленны в лесостепи, в высоко-травных березовых и осиновых колках, в разреженных лиственничных лесах с подлеском, в ерниковых зарослях по берегам водоемов, представленных кустарниковой березой и низкорослой ивой, на зарастающих гарях, богатых кипреем, и в разнотравных сосняках. Зимой из горных многоснежных районов косули мигрируют в злаково-разнотравные степи (фото 19). Эти звери практически не живут в темнохвойной тайге, избегают моховых болот, каменистых россыпей и гольцов (Фетисов, 1953; Зырянов, 1975; Ельский, 1975, 1978; Смирнов, 2000б).

В Западном Забайкалье к их основным станциям М.Н. Смирнов (1978) относит леса с преобладанием сосны и лиственницы, березово-осиновые колки, вырубки, зарастающие гари, степные участки среди горного леса, среднеувлажненные луга, осоковые болота, залежи, речную урему. Животные явно тяготеют здесь к открытым угольям с хорошо развитой кустарниковой и травянистой растительностью. По сезонам станции меняются, что связано прежде всего с кормностью угодий (Ельский, 1979). В глубо-коснежных районах обычны миграции.

В Якутии сибирские косули обитают главным образом в биотопе, имеющем облик лугостепи с небольшой высотой снежного покрова. Наиболее предпочитаемые уголья – опушки, ерниковые поляны, остепненные луга, высокотравные долины и поймы рек, зарастающие вырубки и гари. Летние и зимние пастбища из-за неглубоких снегов совпадают (Тавровский и др., 1971; Аргунов, 2009).

В Амурской области Ю.А. Дарман (1983, 1986) выделяет шесть основных биотопов: разреженные дубовые леса с густым подлеском из леспедецы и лещины и подростом осины, дуба, липы, березы даурской; горные мелколиственные леса; заросли лещины на южных склонах; широкие безлесные луговые долины рек и ручьев (пади); густые заросли ивняков с примесью осины и березы маньчжурской, образующие вместе с лугами прирусловый комплекс; влажную лесостепь с заболоченными лугами и участками черноберезовых и лещинных лесов, характерную для всей Зейско-Буреинской равнины. В течение года биотопическое распределение животных меняется. В бесснежный период большинство предпочитает влажную лесостепь, где плотность их населения может достигать 97 особей на 1000 га, осенью и зимой они концентрируются в дубняках и дубово-черноберезовых лесах (Дарман, 1990). Ключевые кормовые станции – кустарники и кустарниковые луга (Сенчик, 2004).

Наиболее характерное местообитание сибирской косули в Амуро-Уссурийском крае – низкогорные ландшафты с мягкими формами рельефа, лесостепь с лиственными разнотравными лесами с густым подлеском и лугами. Наиболее высока ее численность в дубняках близ сельскохозяйственных полей, на слабо заболоченных лугах с обилием водно-болотной растительности, на лесосеках и гарях с осиново-березовым подростом. Лучшие станции в этом регионе – леспедециево-лещинные дубняки, разнотравно-кустарниковые лесистые участки в окружении лугов, колки в полях, молодняки на гарях (Абрамов, 1954, 1963; Кучеренко, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983). В последнее время предпочитаемыми становятся соевые поля. При условии улучшения охраны зверей и увеличения их численности здесь можно ожидать формирования полевых популяций.

Стации косули в Монголии представляют особый интерес (Данилкин, Дуламцэ-рэн, 1981; Соколов и др., 1982; Данилкин, 1999). Южная граница ее ареала совпадает

с южной границей распространения лесов и выходит за ее пределы лишь при появлении в степи островков кустарниковой растительности, представленных различными видами ив и карликовой березы. Животные явно предпочитают для жизни лесостепь, разреженные островные лиственничные леса по пологим склонам гор и особенно многочисленны в высокотравных долинах рек и ручьев, заросших кустарником. На Хангае и Хэнтее во многих местах плотность их населения достигает 20–100 особей на 1000 га. На востоке Монголии (рис. 27) звери обитают в тростниках и кустарниках



Рис. 27. Типичные станции сибирской косули на востоке Монголии.

по берегам озер и рек, в островках низкорослого кустарника по понижениям в степи, в высокотравных безлесных долинах среди невысоких и низкотравных возвышенностей, на посевах зерновых культур. В предгорьях Большого Хингана в бассейне р. Халхин-Гол косуля живет в песчаных барханах, поросших кустарником, в высокотравных кустарниковых долинах рек и ручьев, в тростниковых зарослях и в высокотравной холмистой степи. В степных биотопах нередко на десятки километров вокруг нет источников воды, и животные обходятся той влагой, которая содержится в растениях и на них в виде обильной росы, а также пьют воду из луж после дождей. Плотность их населения в степных высокотравных биотопах летом весьма велика – до 30–80 особей на 1000 га. На юго-востоке по государственной границе с Китаем они обитают в низкотравной холмистой степи, изрезанной оврагами. Зимой мигрирующие стада заходят на десятки и сотни километров в глубь равнинных степей в типичные станции дзерена. Некоторые группы остаются на редких здесь возвышенностях, однако из-за отсутствия укрытий звери становятся легкой добычей браконьеров. На востоке Монголии, таким образом, существуют степные популяции косуль. Они есть, очевидно, и в сопредельных районах севера Китая.

Итак, в целом косуль можно характеризовать как лесостепной вид. Морфологические признаки – некоторая укороченность передних конечностей, сравнительно длинная шея, присутствие хорошо развитых боковых пальцев и сокращенная мягкая пятчатая часть копыта (Флеров, 1952), узкое в плечевом поясе туловище свидетельствуют в большей степени о приспособленности их к обитанию в сравнительно открытых и влажных высокотравных или кустарниковых биотопах, чем в лесных станциях. Передвижение зверей при опасности прыжками длиной до 4–7 м с периодическим подпрыгиванием вверх на 1,5–2 м больше роднит их с обитателями саванн, нежели с жителями леса. В лесном биотопе они предпочитают разреженный древесный ярус с обилием полян и богато развитым кустарниковым подлеском и травостоем.

В последние десятилетия во многих странах Европы появились полевые популяции косуль. Этому явлению способствовали высокая плотность их населения в лесах и конкуренция за участки обитания, интенсификация лесного хозяйства и всевозрастающее беспокойство со стороны человека, увеличение площадей агроценозов и наличие здесь корма в течение всего года, а также уменьшение беспокойства в полях в связи с механизацией сельскохозяйственных работ. Можно ли в связи с этим считать, что возник «полевой» экотип косуль?

Наблюдения показывают, что, проводя в открытом ландшафте практически весь год, полевая косуля все-таки имеет определенную связь с древесными насаждениями, которые служат для нее дополнительным источником корма, местом отдыха и убежищем при неблагоприятных погодных условиях (Holisova et al., 1982; Zejda, Bauerova, 1985). Многочисленна она лишь там, где крупные поля имеют сеть полезационных полос или мозаику лесов. В агрокультурном безлесном ландшафте звери отсутствуют или плотность их популяций очень низка (Hell, Herz, 1970; Pielowski, 1970; Hell, 1979; Stubbe, Passarge, 1979). В экспериментах (Graczyk, 1978) взрослые особи полевой популяции после многомесячного содержания в лесу, в котором они дали потомство, возвращаются в полевую экосистему, а взрослые особи из лесной популяции, содержащиеся в полевых условиях, уходят в лес. Детеныши «лесной» косули, рожденные в поле, тоже возвращаются в лес; здесь же остаются и детеныши «полевой», рожденные и выращенные в загороженном лесном массиве. Следовательно, полевые косули пока еще не обладают экологически обусловленными наследуемыми признаками приспособленности к специфическим условиям обитания, что обычно характеризует разные экотипы.

Приведенные выше данные, указывающие на значительную экотипическую изменчивость, не позволяют выделить у *Capreolus* четко ограниченные экотипы (лесной, полевой или степной). Само определение косуль в качестве животных лесостепного типа при отсутствии у них узкой морфоэкологической специализации указывает на возможность обитания как в открытых, так и в закрытых ландшафтах, что особенно характерно для мигрирующих популяций. Следует отметить, что термины «полевой экотип», «лесной экотип» и «степной экотип» уже прочно вошли в зоологический лексикон для обозначения популяций, обитающих преимущественно в полях, в лесу или в степи, и не стоит отказываться от них.

Тем не менее биотопы оказывают существенное влияние на образ жизни и поведение животных. Отличительные черты экологии зверей, круглогодично или сезонно живущих в закрытом биотопе: более тесная связь с убежищами (лесом, кустарником, тростниковыми зарослями); при опасности они бегут почти всегда из открытого биотопа в закрытый, а не наоборот; у них короткая дистанция бегства; затаивание взрослых особей наблюдается сравнительно редко и в основном в положении стоя; зимой животные живут небольшими группами. Косули, круглогодично обитающие в степи и на сельскохозяйственных полях, напротив, зимой образуют большие стада; закрытый биотоп служит им лишь кратковременным убежищем – при опасности они бегут на значительно большее расстояние («полевые» особи минуют при этом лесной массив); в степи, где травянистая растительность ниже их роста, звери ложатся в «островках» высокой травы или в складках оврагов без ориентировочной позы (см. «Поведение»), мгновенно исчезая из виду, затаиваются и не убегают, даже если человек или автомашина проходит в 2–10 м от них.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА БИОТОПИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ

На биотопическое размещение косуль оказывает существенное влияние весь комплекс биотических и абиотических факторов. Наиболее значимы среди них следующие.

Косули имеют очень широкий спектр кормов, но склонны к потреблению прежде всего легко усваиваемой растительной пищи, богатой питательными веществами и водой. С этим тесно связан и выбор местообитания. Их пищевым требованиям лучше всего отвечают стадии сравнительно открытого мозаичного ландшафта – небольшие островные леса среди сельскохозяйственных полей и высокотравные луга с вкраплениями кустарников. В лесных районах особенно благоприятные условия звери находят на зарастающих гарях и вырубках, где помимо богатого веточного корма хорошо развит травяной покров. Средневозрастные и перестойные леса без подлеска и травостоя, а также лесные массивы таежного типа малокормны, и животные их избегают.

Предпочтение определенных стадий приводит к неравномерному распределению косуль в угодьях: в лучших плотность населения бывает наивысшей, несмотря на жесткую конкуренцию за территорию. Поэтому между качеством биотопа, плотностью населения и продуктивностью популяций существует высокая корреляция. Наиболее оптимальны для косуль, как показывают исследования, леса площадью от 100 до 500 га, имеющие сравнительно большую длину опушечной линии (Ueckermann, 1957; Sagesser, 1966; Юргенсон, 1968; Herz, 1971; Блузма, 1975; Hell, 1979; Балеишис, Прусайте, 1980; Прусайте и др., 1983). Лиственные, и прежде всего широколиственные, леса имеют большее значение, чем хвойные (Novakova, Hanzl, 1974; Strandgaard, 1978). Смешанные леса охотнее заселяются ими по сравнению с монокультурами, особенно

хвойных пород. В разновозрастных древостоях звери выбирают молодые посадки, имеющие максимальный запас веточных кормов (Тимофеева, 1985). При оценке качества лесного биотопа кустарниковый и кустарничковый ярусы имеют принципиальное значение; наиболее ценны те леса, где доля полян и лугов превышает 20% (Ueckermann, 1952; Mottl, Janda, 1955; Vincent et al., 1979).

Для животных, обитающих в полях, наибольшее значение имеет состав культур. В межвегетационный период кормовая база здесь представлена в основном остатками урожая кукурузы, сахарной свеклы и картофеля, озимой рожью и пшеницей, люцерной и клевером. В вегетационный период выбор кормов и соответственно стадий гораздо шире – почти все выращиваемые на полях культуры и растительность на пустошах (Zejda, Homolka, 1980; Zejda, Bauerova, 1985).

Убежища необходимы для косуль не менее, чем пища, особенно в открытых степных и полевых ландшафтах. Если нет укрытий, звери не живут здесь даже при изобилии пищи. Особенно четко это видно в степных районах Монголии. В равнинной низкотравной степи они обитают лишь там, где есть островки карликового кустарника, высокой травы по понижениям или посеvy зерновых сельскохозяйственных культур. В безлесной, но высокотравной и холмистой степи животные обычны и плотность их населения сравнительно высока, поскольку здесь и высокая трава, и сама холмистая местность обеспечивают укрытие; в низкотравной же холмистой степи они встречаются преимущественно там, где есть овраги. Мигранты остаются жить в степных районах только при наличии убежищ.

В лесу укрытий достаточно, если около 10% его площади представлено густыми зарослями (Strandgaard, 1978). В период отела наличие малопросматриваемых заросших участков жизненно необходимо для самок, которые занимают их перед родами и защищают от других особей.

Существенным фактором, влияющим на биотопическое размещение косуль, следует считать беспокойство, вызванное деятельностью человека (туристы, сборщики грибов, ягод и т.п.), выпасом скота и присутствием других видов диких копытных. Плотность населения косуль в часто посещаемых людьми станциях может быть на 30% ниже по сравнению с однотипными угодьями, где воздействие человека менее заметно или отсутствует (Novakova, Hanzl, 1974; Strandgaard, 1978; Hell, 1979; Тышкевич, 2001). Места с интенсивным выпасом скота или высокой плотностью населения других видов копытных они покидают (Владышевский, 1968; Hell, 1979; Pulliainen, 1980; Данилкин, Дуламцэрэн, 1981; Pedrolí et al., 1981).

Среди абиотических факторов, как указывалось выше, наиболее важен снежный покров. К примеру, европейская косуля в северной части Брянской области, где высота снежного покрова более 50 см, отсутствует или очень редка, тогда как в южной части при средней его высоте в 29 см плотность ее населения достигает 8 особей на 1000 га (Ватолин, 1975). На увеличение снежного покрова животные реагируют уменьшением размеров участка обитания или откочевывают в малоснежные биотопы. Тем не менее при наличии естественного корма или высококачественной подкормки и в отсутствие фактора беспокойства (хищников и охотников в первую очередь) они могут пережить зиму даже при очень высоком (свыше 1–1,5 м), но плотном снежном покрове. Уплотненный снег позволяет не только относительно свободно передвигаться по нему, но и расширяет кормовую нишу зверей, способных при таких условиях доставать корм, находящийся на высоте до 3 м от земли, и обедать прежде недоступные им верхушки кустарников и небольших деревьев (рис. 28, фото 15). Фактор беспокойства в этих экстремальных условиях вызывает увеличение локомоторной актив-



Рис. 28. При высоком, но плотном снежном покрове косулям становятся доступны верхушки кустарников.

ности животных, что ведет к большим затратам энергии и значительно снижает их шансы на выживание.

В горных биотопах размещение косуль в большей степени, чем на равнине, обуславливается комплексом факторов, из которых решающую роль играют кормовая база (состав и структура растительности), состояние (высота, плотность) снежного покрова и крутизна склонов (Метельский, 1975). Поэтому смена стадий (вертикальные кочевки) здесь регулярна. В Предбайкалье найдена прямая зависимость плотности населения косуль от густоты речной сети (Леонтьев, 2009а).

Относительно объективным показателем предпочтения косулями определенных биотопов может быть плотность их населения, хотя отсутствие унифицированных и точных методов учета поголовья существенно затрудняет сравнение результатов (Зейда, Данилкин, 1992). В лиственных и смешанных лесах Западной и Центральной Европы с преобладанием лиственных пород этот показатель довольно часто достигает 130–180; в смешанных лесах с преобладанием хвойных пород – 100–150; в хвойных лесах – 20–60 особей на 1000 га (Mottl, 1954; Bobek et al., 1974; Bobek, 1977; Блузма, 1975; Reichholf, 1980; Blant et al., 1982; Reimoser, 1982; Vincent, 1982; Падайга, 1984). В лесных угодьях средняя плотность населения косуль прямо зависит от плодородия преобладающего типа почв, доли лиственных пород в составе лесонасаждений и обратно пропорциональна лесистости отдельных районов (Блузма, 1975; Падайга, 1975; Тышкевич, 2001). В полевых биотопах плотность населения разнообразна: в безлесном ландшафте Южной Словакии – 10 (Hell, 1979), в Венгрии – 30 (Szederjei, Szederjei, 1971), в Германии – 40–130 (Stubbe, 1987), на западе Польши – 70 (Kaluzinski, 1982), в

Южной Моравии – 120 особей на 1000 га (Zejda, 1985). Она тесно связана с круглогодичным наличием корма и убежищ в виде колков, оврагов, полезащитных лесонасаждений и высокотравной растительности. В открытых полях плотность минимальна (до 10), но при наличии укрытий может достигать 200 особей.

Максимальные плотности населения (400–650 особей на 1000 га) отмечаются лишь на сравнительно небольших площадях и во многих случаях сезонно (Muller, 1973; Stagl, Margl, 1977; Reichholf, 1980; и др.). При пересчете на большую территорию эти цифры заметно снижаются (Прусайте и др., 1977, 1983).

С севера на юг ареала косуль плотность увеличивается: в подтаежной зоне она не превышает 1 особи на 1000 га, в зоне смешанных и лиственных лесов достигает 30–60, а в лесостепи и зоне широколиственных лесов – 50–120 особей.

Плотность населения косуль, тем не менее, определяется не только качеством биотопов, но и существенно зависит от уровня ведения охотничьего хозяйства и общей численности зверей в стране или регионе. В сходных по качеству и емкости угодьях Западной и Центральной Европы этот показатель на 1–2 порядка выше, чем в восточноевропейских странах и России (см. ниже).

При рассмотрении вопроса об изменении среды обитания косуль в историческом плане и влиянии этого процесса на популяции становится очевидным, что в целом на большей части ареала человек постепенно и постоянно улучшал их биотопы: вырубал сплошные леса, создавая мозаику разновозрастных древостоев с островами лугов и полей, а в последние два века благодаря лесополосам в степях и изменению агроценозов возникли предпосылки для заселения открытых стадий и образования полевых популяций. По сравнению с другими дикими копытными европейская и сибирская косули оказались наиболее приспособленными к трансформированным человеком биотопам.

Однако антропогенное изменение среды обитания далеко не всегда положительным образом сказывалось и продолжает сказываться на популяциях этих животных. Полное сведение лесов и распашка целинных высокотравных степей, которые служили основными кормовыми станциями зверей, наряду с другими факторами способствовали снижению их численности в ряде регионов. Мелиорация земель, осуществляемая на огромных территориях, приводит к уменьшению площади мозаичных угодий и прямому уничтожению лучших биотопов – высокотравных лугов, поросших кустарником. В малоснежных районах потеря целинных степей и лугов, к счастью, компенсируется возможностью обитания животных в агроценозах, но в областях с высоким снежным покровом замена их на полевые угодья означает практически полную утрату лучших, а часто и единственно пригодных биотопов.

В Приамурье, например, в результате распашки лугостепных массивов уничтожено более 50% зимовочных стадий сибирской косули (Швец, 1980). Аналогичная ситуация имела место в Западной Сибири, где к тому же значительно увеличилась площадь пастбищ домашнего скота и усилился фактор беспокойства (Белов и др., 1980). Ареал европейской косули на Западном Кавказе в результате хозяйственного освоения территории в середине XX в. сократился, и его границы сдвинулись в сторону Главного Кавказского хребта на 10 км в черноморской и до 50 км – в кубанской части (Дуров, 1980). Значительные площади основных пойменных стадий копытных, исчисляемые миллионами гектаров, безвозвратно уходят под воду при заполнении водохранилищ гидростанций. Не благоприятствует им и тенденция к монокультурному выращиванию хвойных пород в лесном хозяйстве.

При высокой плотности населения косули и сами могут существенно влиять на биотопы, угнетая подрост, изменяя состав растительных ассоциаций и осветляя леса (Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981; Лямкин, Соколова, 1992). При низкой и умеренной численности вред лесному (Динесман, 1959, 1961; Зюсько, Смирнов, 2009) и сельскому хозяйствам незначителен.

ПИТАНИЕ

КОРМА

Как показали наши подсчеты, косули употребляют в пищу более 1289 видов растений (Голишова и др., 1992). Самую большую долю в их питании занимают двудольные травянистые растения (55,2%) и древесные породы: деревья, кустарники и полукустарники (24,5%). Однодольные травянистые растения они поедают хуже (15,8%). В течение года доля древесных пород в пище почти не изменяется. Двудольные травянистые растения звери в основном потребляют летом, а однодольные – зимой. Эти три категории вместе составляют более 95,5% от общего числа видов поедаемых растений (табл. 14). Другие группы растений имеют второстепенное значение.

В пище европейской косули выявлено 915 видов растений, сибирской – 599. Однако как для одного, так и для другого вида список поедаемых растений далеко не полон. В целом их пищевая стратегия сходна, что видно хотя бы по одинаковому соотношению групп растений в питании, но по составу их корм существенно различается – общими оказались всего лишь 17,4% видов растений, в основном двудольные (табл. 14). Тем не менее эти цифры в большей степени отражают разницу в видовом составе растений в Европе и в Азии, нежели видовые особенности питания животных.

В пределах регионов пища косуль состоит из 90–320 видов растений (табл. 15). В близких географических областях набор основных кормов совпадает. Яркий контраст наблюдается лишь там, где резко меняется видовой состав растений в целом.

Доля отдельных видов и групп растений в пище косуль значительно различается по сезонам года (Голишова и др., 1992), что связано с периодичностью вегетации и с неодинаковой степенью использования кормов. Весной и летом в их распоряжении

Таблица 14. Корма европейской и сибирской косуль

Корм	Число видов растений (n) и их доля (%) в питании							
	европейская косуля		сибирская косуля		общие виды		всего видов	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Древесные породы	226	24,7	131	21,9	42	18,7	315	24,5
Травянистые растения:								
двудольные	497	53,4	350	58,4	135	60,0	712	55,2
однодольные	146	16,0	97	16,2	40	17,8	203	15,8
Папоротники	17	1,9	7	1,2	1	0,4	23	1,8
Мхи	12	1,3	–	–	–	–	12	0,9
Лишайники	6	0,7	4	0,7	3	1,3	7	0,5
Грибы	11	1,2	10	1,7	4	1,8	17	1,3
Всего	915		599		255		1289	

Таблица 15. Количество видов растений в пище косуль в разных частях ареала

Регион, район	Число видов растений	Источник информации
Европейская косуля		
Швейцария	95	Voser-Huber, Nievergelt, 1975
Польша: Попильно	178	Siuda et al., 1969
Чемпинь	85	Kaluzinski, 1982c
Беловежская Пуца	97	Kossak, 1983
Чехословакия	252	Mottl, 1957
Южная Моравия	130	Holisova et al., 1984
Драганская возвышенность	113	Homolka, 1991
Румыния	129	Manolache, Babulia, 1969
Болгария	148	Петров и др., 1968
Литва	118	Прусайте и др., 1983
Белоруссия	140	Тышкевич, 2001
Беловежская Пуца	90	Саблина, 1955
Украина	320	Карпенко, 1966
Крым	145	Лавров, 1929; Даль, 1930
Восточная Грузия	120	Арабули, 1966б
СССР	628	Голишова и др., 1992
Россия		
Калининградская область	113	Романов, Ромашин, 1982
Центральное Черноземье	163	Простаков, 1989
Белгородская область	140	Тимофеева, 1985, 1986
Курская область	165	Гусев, 1984б
Сибирская косуля		
Южный Урал	93	Соколов, Данилкин, 1981
Ильменский заповедник	110	Аверин, 1949
Алтай	100	Пастернак, 1955; Собанский, 1992
Средняя Сибирь	120	Мальцев, 2004
Восточная Сибирь	130	Фетисов, 1947, 1953
Тува	60	Смирнов, 2000б
Забайкалье	140	Смирнов, 1978
Якутия	73–182	Аргунов, 2009; Аргунов, Степанова, 2011
Амурская область	129	Дарман, 1986
Приамурье	135–150	Сенчик, 2004; Арнаутовский и др., 2007
Юг Дальнего Востока	92	Бромлей, Кучеренко, 1983

разнообразный, обильный, высококачественный и легкопереваримый корм. Осенью прекращается вегетация растений, но созревают и становятся доступными для животных богатые питательными веществами семена и плоды, позволяющие накопить жировые резервы. В зимний период из-за снежного покрова существенно уменьшается ассортимент корма и постепенно истощаются его запасы. Однако в это время заметно снижаются общий уровень метаболизма и потребность в пище (Ellenberg, 1978; Холодова, 1986).

Косули «оптимально» используют сезонные корма, быстроисчезающие или имеющие высокую кормовую ценность сравнительно короткий срок. Животные поедают их в максимально большом количестве, как бы собирая урожай. Осенью желудки зве-

рей бывают заполнены некоторыми видами грибов, фруктами, ягодами и листьями брусники, черники и др., весной – первоцветами, летом – листьями наиболее излюбленных растений (Фетисов, 1953; Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981).

Пища косуль различается не только в разных частях ареала и по сезонам года, но и в зависимости от типа биотопа, занимаемого популяцией или отдельными особями (Падайга, 1965; Владышевский, Ельский, 1974). Звери, живущие в лесу, чаще используют древесные, кустарниковые и полукустарниковые виды растений: побеги листовых древесных и кустарниковых пород, верхушечные части побегов и хвою сосны, ели, пихты, вегетативные части черники, брусники, голубики, ежевики и вереска в подлеске, иногда поедают лишайники и мхи (Саблина, 1955, 1959; Новиков, Тимофеева, 1964; Ельский, 1978; Лавов, 1978; Верещагин, Русаков, 1979; Смирнов, 2000; Тышкевич, 2001). В пище животных, обитающих в лесах, окруженных полями, и у полевых популяций преобладают сельскохозяйственные растения: озимые зерновые, люцерна, клевер, соя, сахарная свекла, капуста, кукуруза и др. (Балейшис, Прусайте, 1980; Holisova et al., 1982, 1984, 1985, 1986; Kaluzinski, 1982; Дарман, 1986; Runman, 1986; Sibien et al., 1995; Данилкин, 1996а, 2006; Сенчик, 2004).

Набор кормовых растений, емкость пищеварительного тракта и строение стенок рубца свидетельствуют о потреблении косулями легко переваримой и богатой питательными веществами и водой пищи (Esser, 1958; Bubenik, 1959; Hofmann et al., 1976; Konig et al., 1976; Drescher-Kaden, Seifelnasr, 1977; Gunther, 1978; Henry, 1978a,b; Hofmann, 1978a; Perzanowski, 1978; Reichholf, 1980; Hanley, 1982). В отличие от других жвачных, они очень избирательны в питании (Саблина, 1959; Wagner, 1961; Klotzli, 1965; Lockie, 1967; Kurt, 1970; Necas, 1975; Rusterholz, Turner, 1978; Hell, 1979). При выборе подходящего корма косули руководствуются обонянием и вкусом. Лучший для них корм – молодые органы растений. Иногда звери поедают горькие (полыни) и ядовитые растения и, видимо, сравнительно малочувствительны к влиянию токсичных веществ. Замечено, что в некоторых фитоценозах предпочтение отдается «блокам видов растений», причем интенсивность потребления одного из видов в блоке сопряжена с интенсивностью потребления остальных (Kossak, 1976, 1981a; Рубис, 1982).

Благодаря выбору отдельных частей растения пища в рубце косуль оказывается более богатой питательными веществами, чем целое растение (Соколова, Данилкин, 1977), и более влажной. Очень высокая избирательность в питании приводит к заметному изменению суммарного биохимического состава травостоя в биотопах этих животных. По данным А. Бубеника (Bubenik, 1959), после пастбы европейской косули общая кормовая ценность травостоя может снижаться по протеину на 54%, по кальцию на 46,5% и по фосфору на 23,2%.

В каждом регионе России у этих копытных есть свои излюбленные виды растений. В лесостепных дубравах Белгородской области в пище европейской косули в снежный период зарегистрировано около 90 видов растений, но только 17 из них, преимущественно древесно-кустарниковые, принадлежали к основным кормам (Тимофеева, 1985). В Центральном Черноземье они выбирают снеть обыкновенную, кровохлебку лекарственную, бересклет бородавчатый, люцерну, вику, клевер, пырей, герань (Простаков, 1996а,б).

На Южном Урале летом наиболее предпочитаемый корм сибирской косули – иванчай, обнаруженный в содержимом 80% исследованных рубцов, причем в большинстве из них он составлял от 40% до 90% объема растительной массы. Здесь же звери охотно поедали порезник сибирский, клевер луговой, вейник наземный и молодые

побеги осины и ивы во все сезоны года (Соколов, Данилкин, 1981). На Среднем Урале основной зимний корм – ива, осина, черемуха, рябина и, в меньшей доле, береза (Марков и др., 2007; Большаков и др., 2009), в Ильменском заповеднике – сосна, осина и береза; весной – ивы, лютик, иван-чай и осина; летом – клевер, иван-чай, некоторые виды зонтичных, вахта, ястребинка и др.; осенью – иван-чай, горец, зонтичные и сложноцветные (Аверин, 1949).

В Курганской области во многих районах основными зимними кормами стали многолетние сельскохозяйственные культуры – люцерна, рапс, козлятник, эспарцет, а также озимые, влажные шляпки подсолнечника, выкапываемые из-под снега, необработанные поля овса и вико-горохо-овсяной смеси, стожки гороховой и гречишной соломы (фото 10–12 и 18). Летом звери также охотно поедают эти и другие сельскохозяйственные культуры. На плантациях кукурузы они выбирают созревающие или созревшие початки. В лесах осенью и ранней зимой до высокого снежного покрова основу питания составляют древесно-кустарниковые побеги и вечнозеленые кустарнички, масса которых в рубце достигает 70–90%.

В Восточной Сибири животные отдают предпочтение осине, ивам, иван-чаю, трелистке, охотно едят полыни и зимой – сосну, листья брусники, побеги березы (Фетисов, 1953; Зырянов, 1975; Антипов, 1976; Ельский, 1983; Смирнов, 2000б); в Западном Забайкалье и Якутии – астрагалы, чины, вики, клевер, люцерну, иван-чай (Смирнов, 1978; Аргунов, 2009; Аргунов, Степанова, 2011); на Дальнем Востоке – листья и побеги осины, ив, леспедецы, липы, рябины, берез, ясеня, дуба, жасмина, винограда, лещины, малины, а также прострел и сою (Сапаев, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983; Дарман, 1986; Сенчик, 2004). Повсеместно охотно потребляют сочные плоды: яблоки, груши, буковые орешки, желуди. На Алтае едят плоды рябины, калины, черемухи (Собанский, 1992).

Сигналом о неблагоприятном состоянии с кормами служит поедание сухого лесного или лугового сена и пшеничной соломы (фото 15 и 16). Там, где естественного корма достаточно, косули не берут сено ни из стогов, ни из кормушек. При высокой плотности населения и недостатке кормов звери начинают подходить к ним с выпадением снега и за зиму могут полностью уничтожить стожки сена (Прокофьев, 1992), часто погибая рядом с кормом (см. ниже).

ПОТРЕБЛЕНИЕ КОРМОВ

Европейская и сибирская косули по способу питания относятся к обкусывающим животным. Пасущиеся животные постоянно перемещаются по участку и никогда не объедают все растения вокруг себя, а срывают лишь одно или часть его и идут дальше. С многолистных растений они срывают один или несколько листочков или обкусывают соцветие, после чего растение может куститься и биомасса его в целом нередко увеличивается, что дает возможность кормиться им еще несколько раз. Такая особенность питания в сочетании с одиночным образом жизни особенно ценна с точки зрения ведения сельского и охотничьего хозяйства, поскольку эти копытные не причиняют значительного вреда сельскохозяйственным посевам. Однако повреждения подроста в лесу могут быть значительными, особенно при высокой плотности населения.

Множественно обкусывая побеги на одних и тех же древесных растениях, косули существенно угнетают подрост. Через 5–6 лет интенсивной «стрижки» поврежденные растения прекращают рост в высоту, приобретают шаровидную крону и выпадают из состава лесонасаждений или их продуктивность снижается до минимума (Ель-

ский, 1983; Дворников, 2010). В Курганской области при высокой плотности населения этих копытных подрост во многих лесах примерно через 6–10 лет деградировал на 70–100% и перестал служить основой их зимнего питания.

Зимой в поисках влажного корма косули раскапывают снег передними ногами иногда на глубину 30–80 см, доставая зимнезеленые растения или опавшие листья (фото 12 и 13). Причем они раскапывают снег даже вокруг высокостебельных травянистых растений, откусывают листья или стебель почти у самого основания и поедают его полностью, максимально используя скудные запасы корма, или же оставляют нетронутой сухую верхушку растения, съедая только подснежную влажную его часть.

Кормовая зона у европейской косули находится на уровне 0–120 см от земли, у сибирской – 0–150 см, однако при высоком плотном снеге она увеличивается до 2–3 м. Диаметр скусываемых побегов обычно 2–4 мм, реже – 5–6 мм. В критических ситуациях звери, как мы неоднократно регистрировали, начинают обгрызать утолщенные побеги кустарников (фото 15) и ветви деревьев (до 8–14 мм) и иногда гложут кору (Киселев, 1979; Простаков, 1996а). За сутки зимой они могут скусывать 600–2100 концевых древесных и кустарниковых побегов массой около 1 г каждый (Тимофеева, 1985; Тышкевич, 2001; Сенчик, 2004). За год косуля обкусывает около 750 тыс. побегов (Leibundgut, 1976).

В содержимом рубцов чаще находят от 3 до 42 видов растений. Однако число видов, представленных в пище в большом количестве (более 5% от общего содержимого рубца), обычно колеблется от 1 до 6 в течение всего года (Siuda et al., 1969; Cederlund et al., 1980; Holisova et al., 1982, 1984; Matrai et al., 1983; Простаков, 1989). В период вегетации в содержимом желудков сибирских косуль на Южном Урале находили от 10 до 26 видов растений (в среднем 16), зимой – значительно меньше (от 5 до 11 видов, в среднем 8) (Соколов, Данилкин, 1981). Однако в Западном Забайкалье звери очень полно используют набор кормов в течение всего года; из 140 видов потребляемых растений зимой зарегистрировано 93,5%, весной – 86,3, летом – 84,9, осенью – 87,7% (Смирнов, 1978).

Объемное соотношение древесно-кустарниковых и травянистых кормов по сезонам также может меняться очень значительно. В Амурской области весной оно составляло 1:99%, летом – 0:100, осенью – 65:35, зимой – 75:25% (Дарман, 1986), в Забайкалье весной и летом 0:100, осенью – 7:93, зимой – 80:20% (Смирнов, 1978).

Количество потребляемой пищи связано с питательностью кормового рациона, зависит от периода года, доступности корма, возраста, пола, физиологического состояния животных и энергозатрат. Энергетические затраты европейской косули в сутки в среднем 2000 ккал: летом – 2800, зимой – 1300 ккал (Ueckermann, 1964, 1986; Drozd, Osiecki, 1973; Briedermann, 1974; Papageorgiou et al., 1980; Prieditis, 1984; Strothman, Oslage, 1986). Сибирским косулям требуется около 3700–4000 ккал в сутки в вегетационный период и 2500–2600 ккал – в снежный. Тем не менее при пересчете на единицу массы тела средний уровень потребления кормов и энергии у сравниваемых видов животных примерно одинаков (Громов, 1988а).

У европейской косули масса содержимого рубца составляет в среднем 1,6–2,0 кг (Mottl, 1957; Siuda et al., 1969; Knorr, Briedermann, 1974; Балеишис, Прусайте, 1980; Holisova et al., 1982; Простаков, 1989; Тышкевич, 2001). Суточный рацион зимой находится в пределах 1,3–2,5 кг (0,6–1,2 кг сухого вещества), летом увеличивается до 4,6 кг (0,6–1,5 кг сухого вещества) (Mottl, 1957; Briedermann, 1974; Necas, 1975; Padaiga, 1975; Приедитис, 1980, 1985; Prieditis, Vambe, 1983; Тимофеева, 1986; Тышкевич, 2001). Расчетная суточная норма сухого корма на одну особь равна 570 г

(Ueckermann, 1986). У сибирской косули масса содержимого желудка в среднем около 2,5–2,9 кг (Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981; Аргунов, 2009; Аргунов, Степанова, 2011). Суточный рацион (в вольере) – от 2,5 кг до 3,5 кг сырой пищи (Громов, 1988а). Летом взрослые звери могут съедать до 6,2 кг зеленого корма (Собанский, 1992). Расчетная суточная потребность в сухом корме составляет около 0,8–1 кг. Годовое потребление растительной массы взрослой европейской косулей равняется в среднем 750–1000 кг (Weiner, 1975; Тышкевич, 2001), сибирской – около 1000 кг.

Максимумы потребления корма падают на раннюю весну, первую половину лета и осень, что связано у самок с периодом выкармливания телят, у самцов – с территориальным поведением (Ellenberg, 1978; Drozd, 1979; Приедитис, 1985). В периоды лактации и гона самки потребляют больше пищи, чем самцы (Lochman, 1961; Lochman, Barth, 1965; Соколов, Данилкин, 1981). Зимой, когда существенно снижается метаболизм животных, потребление корма минимально. В эксперименте сибирские косули в снежный период поедали корма в 1,4–1,6 раз меньше, чем летом (760–1300 г и 1050–2050 г сухого вещества на особь соответственно – Холодова, 1986).

Зимой, особенно в морозные дни, увеличивается потребление вечнозеленых кустарников и хвои. Экспериментально установлено, что звери поедают хвою даже при наличии обильного и богатого питательными веществами корма (Kuen, Bubenik, 1980; Prieditis, 1984; Приедитис, 1985). Скорее всего, хвоя необходима животным в качестве источника воды и витаминов (Juon, 1963; Jackson, 1974, 1980; Obrtel et al., 1985). В естественных условиях зимовка косуль проходит нормально, если хвоя составляет менее 50% их рациона. При более высоком уровне ее потребления звери ежемесячно теряют 7–8% массы (Prieditis, 1984) и гибнут.

Детеныши с первых минут после рождения и обычно до августа – октября питаются молоком, и лишь в редких случаях выкармливание длится дольше. В неволе европейские косули кормят их в течение 162–194 дней, и за это время теленок получает 128–184 л молока (Kossak, 1981b). В каждое кормление он высасывает от 30 до 80 мл (Ersmark, 1969), а за сутки – до 1200 мл (Bubenik, 1965). Растительную пищу косулята начинают пробовать через 5–10 дней после рождения (Соколов и др., 1985). С возрастом количество видов растений в их рационе быстро увеличивается: в 11–15 дней они поедают уже около 13 видов, на 40-й день жизни – 43, и на 90-й – 66 (Kossak, 1981b). С трехмесячного возраста состав растительной пищи телят почти такой же, как у взрослых животных.

ПОТРЕБЛЕНИЕ ВОДЫ

У большинства погибших от истощения зверей (фото 16) рубец обычно наполнен (Приедитис, 1980; Данилкин, Останин, 1998), а у некоторых – переполнен пищей (до 5 кг пищевой массы в рубце у одного из погибших сеголетков на подкормочной площадке в Курганской области). Очевидно, что проблемой для животных является не столько количество и качество корма, сколько содержание в нем влаги.

Суточная потребность косуль в воде при естественном корме составляет около 3000–3500 мл (Bubenik, 1959), а при кормлении сухим сеном возрастает до 4000 мл (Becker-Dillingen, 1945). Для полноценного кормового рациона им необходимо 1500 г свободной воды в день (Briedermann, 1974).

По моим исследованиям (Данилкин, 1989, 1996а, 1999), в любой сезон года доля воды в содержимом желудка косуль составляет около 80–90% (79,3–92,8%) при пита-

нии естественным кормом, тогда как ее содержание в растениях колеблется очень значительно по сезонам года и даже в течение дня.

Доля воды в растениях и на них максимальна (70–90%) в весенне-летний период после дождей, а также утром, вечером и в ночные часы – в резко континентальном климате из-за значительного суточного перепада температур на растениях образуется обильная роса. Днем в жару содержание влаги в них уменьшается в несколько раз. Именно этим обстоятельством (обилием влаги) объясняется существование утреннего и вечернего пиков активности диких копытных. Благодаря такому источнику влаги, как обильная роса, косули могут жить за десятки километров от естественных водоемов, как, например, в степях Монголии. Однако при наличии поблизости водоема животные регулярно посещают его. Лактирующие самки испытывают большую, чем обычно, потребность в воде и могут ежедневно ходить на водопой на большое расстояние. У водоемов чаще всего разнообразнее и обильнее корм, растительность гуще и выше, что в совокупности создает предпосылки для повышенной плотности населения косуль.

Зимой доля воды в естественных кормах снижается до 20–50%, но в подснежных кормах (зимнезеленые травы и озимые, вечнозеленые кустарники и полукустарники, лишайники, хвощи, рапс, упавшие на снег шляпки подсолнечника) может достигать 70–80% (табл. 54). Дефицит воды животные покрывают, используя в пищу в основном те растения и те их части, которые содержат наибольшее количество влаги. Поэтому звери и раскапывают снег (фото 12 и 13) в поисках зеленых подснежных или влажных растений и опавших листьев. Кроме того, их метаболизм в этот период жизни резко снижается и они выделяют меньше воды с мочой.

При недостатке воды косули вынуждены поедать снег, и тем больше, чем меньше воды содержится в пище. Однако снег почти лишен солей, и на его плавление требуются дополнительные, весьма существенные, энергозатраты. Поэтому в нормальных условиях и при избытке естественной влажной пищи косули и другие дикие копытные снег практически не употребляют, как и сухие корма (см. ниже).

Можно с уверенностью утверждать, что в России, с ее суровым климатом и многоснежьем, зимой диким копытным не хватает не только пищи, но и воды.

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Косули, как и другие копытные, нуждаются в минеральном питании, которое получают обычно с растительным кормом. В период беременности и лактации у самок и роста рогов у самцов потребность в минеральных веществах увеличивается в 1,5–2 раза (Becker-Dillingen, 1945; Esser, 1958; Bubenik, 1959; Briedermann, 1974; Drescher-Kaden, 1974, 1976). При их недостатке продуктивность и качество животных снижаются. Например, в Зейском районе Амурской области, которая находится в геохимической провинции с недостатком фосфора, меди, кобальта, йода и частично кальция, местная популяция обладает низкой продуктивностью, у самцов слабые рога нетипичного черного цвета, нередко с неочищенной кожей даже у взрослых особей (Морозов, 1982). В таких провинциях особенно заметна тяга зверей к естественным и искусственным солонцам.

Регулярное посещение косулями солонцов отмечали многие исследователи (Туркин, Сатунин, 1902; Даль, 1930; Насимович, 1938; Аверин, 1949; Фетисов, 1953; Арабули, 1966; Смирнов, 1978; Простаков, 1996а; и др.). Естественные солонцы известны многим поколениям косуль в округе, так же как и многим поколениям охотников, ус-



Рис. 29. Естественный сухой солонец, регулярно посещаемый косулями и маралами (Монголия, Хангай).

траивающим здесь засады. Часто размер сухих солонцов достигает нескольких десятков квадратных метров (рис. 29). Поедая почву, звери выгрызают настолько большие ямы, что порой скрываются в них. Другой способ получения минеральных веществ – водно-солевой и водно-грязевой: косули пьют воду из источников и поедают грязь на берегах.

Химический анализ естественных солонцов показывает, что они содержат натрий, серу, железо, кальций, магний, марганец, фтор и другие элементы и соединения, но в разных регионах их состав различается. Посещение солонцов, видимо, связано прежде всего с большой потребностью копытных в натрии (Елпатьевский, Паничев, 1980), что подтверждается привлекательностью искусственных натриевых солонцов (см. ниже).

Однако во многих районах косули, в отличие от оленей и лосей, выходят на солонцы лишь изредка, что, скорее всего, связано с достаточным поступлением минеральных веществ с пищей.

РАЗМНОЖЕНИЕ

ПОЛОВАЯ ЗРЕЛОСТЬ

Половая активность впервые проявляется у самцов косуль в возрасте 4–6 месяцев. В это время происходит незначительное увеличение массы семенников и диаметра семенных канальцев (рис. 30), повышение гормонального уровня (рис. 31), зафиксированы первые стадии сперматогенеза вплоть до образования сперматоцитов первого порядка и, в редких случаях, сперматозоидов. Однако уже с конца декабря сперматоцитов в канальцах придатка семенника не видно, и они появляются вновь лишь в мае – июне. Поскольку половые продукты полностью практически не созревают, этот первый активный половой период у подавляющего большинства полугодовых самцов нерепродуктивен. Тем не менее первые стадии сперматогенеза способствуют относительно раннему для копытных животных наступлению половой зрелости. Единичные сообщения об успешном покрытии детенышами своих матерей или других самок в вольерах представляются исключительными (Stieve, 1950; Wandeler, 1975; Цаплук, 1977; Sempere, 1982).

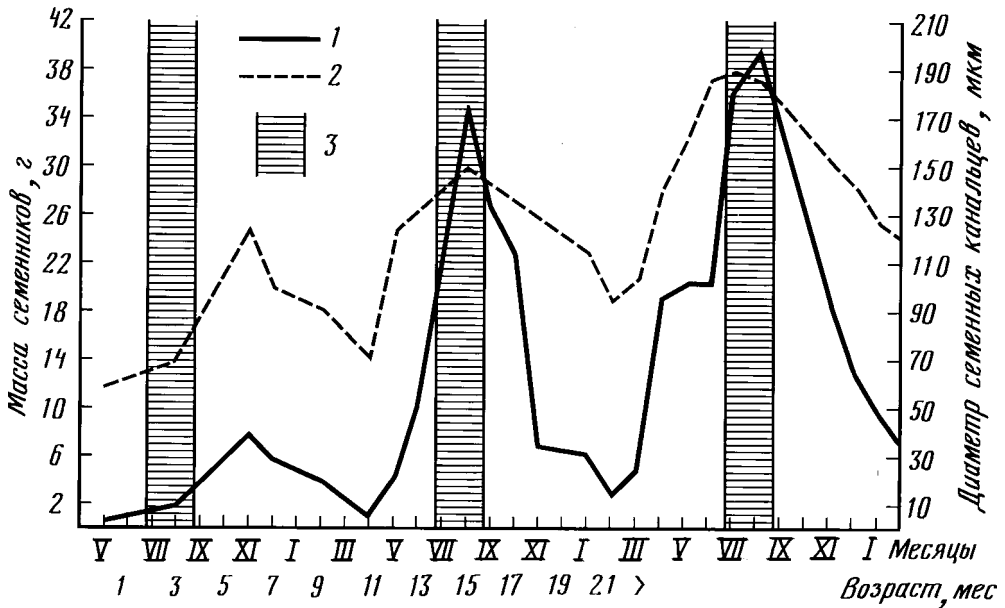


Рис. 30. Возрастные и сезонные изменения массы семенников (1) и диаметра семенных канальцев (2) у сибирской косули (по: Цаплук, 1977; с изменениями). 3 – период гона.

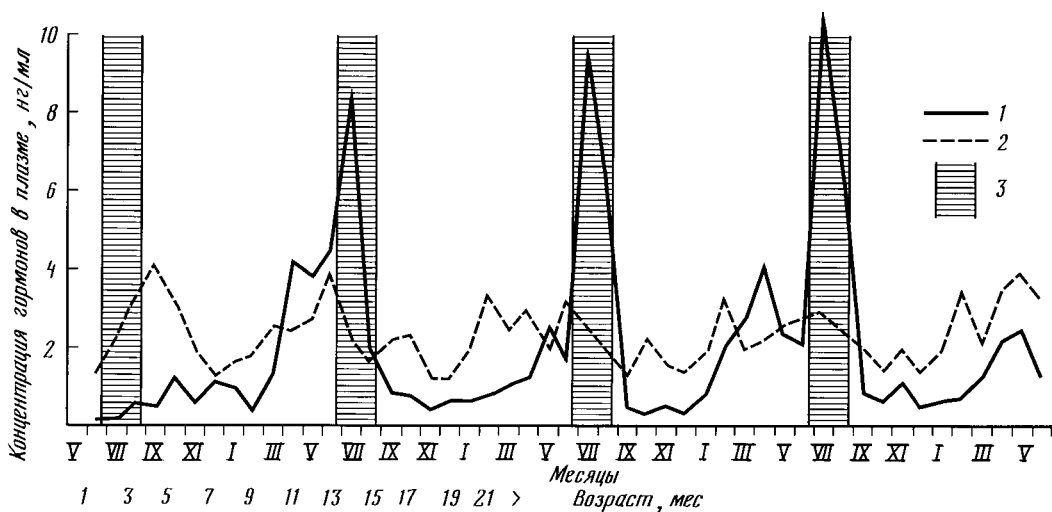


Рис. 31. Возрастные и сезонные изменения концентрации тестостерона (1) и ЛГ (2) в плазме крови у самцов европейской косули (по: Sempere, 1982; с изменениями). 3 – период гона.

Самцы становятся половозрелыми на втором году жизни. Это подтверждается как наблюдениями за их поведением, так и исследованиями гистологического строения семенников и придатков. У годовалых самцов к началу гона резко повышается уровень содержания тестостерона (рис. 31). Семенники и диаметр семенных канальцев значительно увеличиваются в размерах (рис. 30). Канальцы придатков могут наполняться сперматозоидами почти с такой же высокой плотностью расположения, как и у взрослых особей, что характеризует годовалых особей как полноценных производителей. Однако семенники их развиты все же слабее, а диаметр семенных канальцев меньше, чем у взрослых (Stieve, 1950; Оцхели, 1964; Bramley, 1970; Поле, 1973; Sempere, 1982), что указывает на более высокую половую потенцию последних.

Молодые самцы уступают взрослым в физическом развитии, и последние изгоняют их со своих участков. Не имея к периоду гона собственной территории, большинство годовалых особей в естественных условиях не могут участвовать в размножении (хотя в вольерах успешное покрытие ими самок – обычное явление) и представляют собой некий репродуктивный резерв популяции, включающийся в размножение лишь при недостатке взрослых самцов.

Половое созревание самок возможно уже на первом году жизни. В августе в яичниках самок-детенышей появляется множество мелких фолликул, что, видимо, связано с приближением эстрального цикла. К октябрю они атрезируются, но часть сохраняется, созревает, и в это время возможно оплодотворение (Цаплюк, 1977). Эмбрионы у сеголетков, желтые тела беременности и телят у годовалых особей регистрировали неоднократно (Borg, 1970; Neubert, 1970; Chapman, Chapman, 1971; Georgii, 1974; Wandeler, 1975; Цаплюк, 1977; Ellenberg, 1978; Штуббе, Данилкин, 1992; Navarre, 1993; Аргунов, 2009). Однако в размножении участвуют лишь немногие самки-детеныши в силу социальной незрелости или из-за невозможности оплодотворения самцами, у большинства которых осенью уже нет сперматозоидов. В Англии, например, в первый год жизни овулируют около 10% самок, но имплантации плода обычно не проис-

ходит. Успешность размножения во многом определяется «весовым порогом» (Hewison, 1996). За сороколетний период исследований мною зафиксированы всего 18 случаев беременности сеголетков или нормального рождения телят годовалыми самками сибирской косули в природе и в вольерах.

Большинство самок, как и самцы, становятся половозрелыми на втором году жизни и приносят первое потомство в возрасте двух лет.

СПАРИВАНИЕ

Гон у европейской косули в основном проходит в июле – августе, у сибирской – в августе – сентябре, т.е. сроки спаривания у них перекрываются (табл. 16).

Начало гона у этих копытных имеет тенденцию к временному смещению с запада на восток и с юга на север, изменяется в одних и тех же районах по годам и в зависимости от высоты местности над уровнем моря. Предположение о том, что начало гона зависит от погодных условий, до сих пор не удалось подтвердить. Тем не менее после мягкой зимы вероятны более ранние сроки гона. Элленберг (Ellenberg, 1978) нашел у европейской косули сравнительно постоянный интервал между сроками отела и течки – $67,3 \pm 1,9$ дней. У годовалых самок течка начинается несколько раньше, нежели у взрослых (Kaluzinski, 1978; Eberle, 1986).

Немногие взрослые самки, оставшиеся непокрытыми в летние месяцы, и отдельные самки-сеголетки приходят в течку позднее, вплоть до декабря. Успешное оплодотворение самок с декабря до мая практически невозможно по физиологическим причинам. Этот вывод основан на следующих данных. Масса и объем семенников, а также диаметр семенных канальцев взрослых самцов в течение года изменяются с четкой цикличностью (рис. 30): зимой показатели в среднем в 5–10 раз меньше, чем летом. Максимальных значений масса семенников достигает к июлю, т.е. к сезону размножения, минимальных – в период с декабря по март, однако рост гонад заметен уже с февраля. На Урале масса семенников взрослых особей изменялась с 3,5 г в марте до 54,3 г в июле (Соколов, Данилкин, 1981), в Казахстане – с 2,9 до 44 г (Поле, 1973). Аналогичные данные получены по европейской косуле (Stieve, 1950; Short, Mann, 1965, 1966; Bramley, 1970; Стеклёнев, 1980; Sempere, 1982).

Следует отметить, что у косуль активация гонад происходит зимой, одновременно с увеличением светового дня, тогда как у других оленьих возобновляется в начале лета, и их репродуктивный цикл совпадает с уменьшением светового дня. Активность семенников явно находится под гипоталамо-гипофизарным контролем (Short, Mann, 1965; Sempere, 1982). Самцы и самки по-разному реагируют (в эксперименте) на продолжительность светового дня: у самцов увеличение фотопериода стимулирует половую активность, у самок, напротив, задерживает эструс (Sempere et al., 1991, 1994a,b).

Циглер (Zigler, 1848) установил, что в ноябре – декабре сперматозоидов в семенниках нет и, следовательно, спаривание у косуль поздней осенью и зимой не может быть продуктивным. Позднее эту точку зрения подтвердили Бишоф, Кейбел (Bischoff, 1854; Keibel, 1899) и другие исследователи. Однако Стиве (Stieve, 1950), изучив гистоструктуру половых органов европейской косули, показал, что, несмотря на быструю редукцию семенников после гона и прекращение продуцирования семенных клеток, оплодотворение живыми сперматозоидами теоретически возможно вплоть до конца декабря благодаря сохранению их в придатках семенников. К таким же выводам пришел и А. Семпере (Sempere, 1982). Тем не менее после сентября – октября в придатках семенников сперматозоидов очень мало, преобладают незрелые

Таблица 16. Сроки гона европейской и сибирской косуль

Район	Начало	Конец	Источник информации
Европейская косуля			
Австрия	20.7	20.8	Kerschagl, 1952
Болгария	12.7	15.8	Петров и др., 1968
Германия (Бавария)	30.6	17.8 (5.11)	Ellenberg, 1978
—"	17.6	29.8	Stubbe, Stubbe, 1985
Чехословакия	Июль	Август	Hell, 1979
Дания	—"	20.8	Strandgaard, 1972
Швейцария	20.7	15.8	Sagesser, 1968
Польша	Июль	Август	Kaluzinski, 1978
Румыния	15.7	15.8	Алмэшан, 1959
Украина	—"	—"	Стекленев, 1980; Ружиленко, 2011
—"	—"	Сентябрь	Карпенко, 1966
Белоруссия	15.7	15.8	Саблина, 1955
—"	10.7	Август	Тышкевич, 2001
Латвия	15.6	Август	Калиниш, 1950
Грузия	Июль	—"	Оцхели, 1964
Россия:			
Калининградская обл.	15. 6.	15.8	Гришанов, Романов, 2007
Северо-запад	Конец июля	Октябрь	Верещагин, Русаков, 1979
Ц. Черноземье	10.7	20.9	Простаков, 1996а
Белгородская обл.	14.7	30.8	Данилкин (личные наблюдения)
Сибирская косуля			
Урал	25.7	6.9	Филонов, 1974
—"	Июль	22.9	Киселев, 1979
—"	16.8	18.9.1972	Данилкин (личные наблюдения)
—"	7.8	11.9.1973	—"
—"	4.8	9.9.1974	—"
—"	9.8	14.9.1975	—"
—"	22.7	3.9.1976	—"
Курганская обл.	Август	18.9	—"
Алтай	—"	15.9	Собанский, 1992
Средняя Сибирь	15.7–15.8	Сентябрь	Мальцев, 2004
Восточная Сибирь	10.8	20.9 (8.10)	Фетисов, 1953
Предбайкалье	7.8	23.9	Недзельский, 2007
Забайкалье	5.8	17.9	Смирнов, 1978
Якутия	Август	Сентябрь	Егоров, 1965
—"	20.8	15.9	Аргунов, 2009
Дальний Восток	—"	—"	Бромлей, Кучеренко, 1983
—"	26.6	30.10	Дарман, 1986
Казахстан	5.8	20.9	Жирнов, 1958
—"	Август	Сентябрь	Поле, 1973
—"	19–23.6	—"	Слудский и др., 1984
Киргизия	Август	—"	Айзин, 1969
Монголия	19.7	—"	Данилкин (личные наблюдения)

половые клетки, и успешное оплодотворение проблематично (Арабули, 1966; Short, Mann, 1966).

О.Э. Цаплик (1977), проследившая сезонную динамику гистоструктуры семенников и придатков сибирской косули, нашла у взрослых самцов немногочисленные сперматозоиды в мае, в июне сперматогенез находился на умеренной стадии, в июле был очень интенсивен, а в августе концентрация сперматозоидов в придатках стала особенно велика. Однако уже с августа сперматогенез идет на убыль и преобладает спермиогенез. К концу сентября сперматогенез прекращается и эпителий на отдельных участках канальцев придатка разрушается. К концу ноября все сперматогенные клетки и оставшиеся в канальцах единичные сперматозоиды дегенерируют, и к концу декабря живых сперматозоидов в половых органах самцов нет. В январе процессы резорбции в семенниках и придатках усиливаются, в феврале они продолжают в семенниках, но в придатках уже начинается смена эпителия. В марте в семенных канальцах идет митоз сперматогоний, и в апреле наблюдается образование сперматогенных клеток. У самцов европейской косули (во Франции) свободные сперматозоиды присутствуют в половых органах уже с марта (Sempere, 1982).

Итак, самцы косуль физиологически способны к размножению только в течение одного полового цикла в году – с мая (марта) по декабрь, однако успешное покрытие ими самок в самом начале и конце этого срока проблематично (рис. 32).

Указания Стиве (Stive, 1950) на два брачных периода в году у самок европейской косули (в июле – августе и в ноябре – декабре) не соответствуют действительности (Short, Mann, 1966; Aitken, 1974). О.Э. Цаплик (1977) на примере сибирских косуль тоже достаточно убедительно показала, что самки являются сезонно-полиэстральными животными с одним длительным брачным периодом. В их гонадах в январе при-

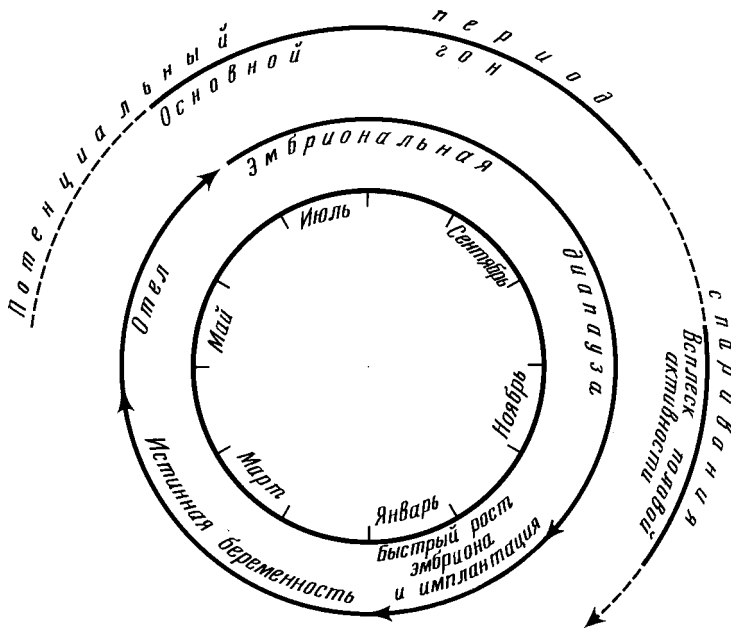


Рис. 32. Репродуктивный цикл у *Capreolus*.

сутствуют только атретические фолликулы; в феврале фолликулярная зона оживает, развиваются первичные и вторичные фолликулы, а полостные в отдельных случаях достигают в диаметре 5 мм. В марте картина гистоструктуры остается без существенных изменений, но уже с мая преобладают большие вторичные фолликулы. В августе у самок обнаруживается множество полостных фолликулов, появление и атрезия которых предшествуют созреванию овуляторных фолликулов и, возможно, благодаря выделению биостимуляторов способствуют обеспечению последних стадий их роста и созревания. В сентябре и октябре в яичниках самок, помимо формирующихся желтых тел, находятся 1–2 крупных нормальных фолликула, которые атрезируются в ноябре и уже глубоко атретичны в декабре. Желтые тела в начальных стадиях формирования, видимо, способствуют быстрому развитию полостных фолликул последующей генерации, обеспечивая условия полиэстральности.

Отметим и еще одно немаловажное обстоятельство. Яичники самок в одно и то же время могут находиться на разных функциональных стадиях (Popović et al., 1978). Отдельные фолликулы имеют по две яйцеклетки, а в последних может быть по два ядра (Цаплюк, 1977). Распределение желтых тел, формирующихся после овуляции из клеточных компонентов фолликула, в обоих яичниках возможно в следующих вариантах: 0+1, 0+2, 0+3, 0+4, 1+1, 1+2, 1+3, 2+2 (Borg, 1970; Прусайте и др., 1977; Blant, 1987). Это косвенно говорит о том, что яйцеклетки могут созревать не одновременно, вызывая иногда повторную течку. Г. Элленберг (Ellenberg, 1978) наблюдал ее у разных особей через 9, 14, 17, 27, 32 и 84 дня. Х. Страндгард (Strandgaard, 1972) также зарегистрировал повторные проявления полового поведения у двух самок через 20 и 22 дня. Неодинаковые промежутки времени между повторными течками однозначно говорят в пользу высказанного предположения.

У большинства самок беременность является результатом единичного короткого процесса гона. Следовательно, оплодотворение самок косуль в принципе реально с мая (апреля?) до декабря, но в начале этого срока (в мае – июне) покрытие большинства из них практически невозможно из-за продолжающейся беременности и последующей интенсивной лактации. В конце срока спаривания (в октябре – декабре) оплодотворение затруднено из-за прекращения процесса сперматогенеза у самцов.

Осенний всплеск половой активности у этих копытных в основном вызван проявлением полового поведения у части рано созревших сеголетков и адекватной реакцией взрослых особей. Позднее, в декабре – январе у беременных самок в половых органах при имплантации бластулы происходит перестройка, вероятно, сопровождаемая усилением деятельности желез. В результате самцы иногда приходят в половое возбуждение и даже совершают половой акт, не приводящий, однако, к оплодотворению, так как самки уже были покрыты ранее (Schumacher, 1939; Bettmann, 1961).

В целом гон в осенний период вряд ли имеет большое значение для популяций. Во всяком случае эксперименты Г. Элленберга (1978) ясно показали, что взрослые самки европейской косули, выпущенные к самцам в октябре и содержавшиеся с ними до лета, не забеременели. Наличие этого периода половой активности у *Capreolus*, скорее всего, является отголоском осенних сроков гона, имевшихся у древних форм.

БЕРЕМЕННОСТЬ

Косули – единственные из копытных, имеющие латентный период беременности, в связи с чем их репродуктивный цикл (рис. 32) заметно отличается от цикла даже близкородственных животных.

Оплодотворенная яйцеклетка на стадии морулы проникает в матку, где быстро делится, достигая стадии бластоцисты диаметром 0,1 мм. После этого наступает 4,5–4-месячный инкубационный период с минимальной митотической активностью и медленным затяжным развитием, в результате которого бластула вырастает всего лишь до 5 мм в диаметре. Во время так называемого периода предбеременности, с июля – августа по декабрь – январь, бластула лежит в матке свободно и ее жизнь поддерживается «маточным молоком» (Short, Hay, 1966; Aitken, 1974, 1981). В этот период часты случаи миграции бластоцист из одного рога матки в другой, но в конечном счете у самок с двумя зародышами в каждом роге всегда находится по одному эмбриону (Strandgaard, 1972). Появление однойцевых близнецов – большая редкость (Hamilton et al., 1960; Borg, 1970).

Задержка имплантации у косуль, в отличие от куньих (Mustelidae), вероятно, не зависит от светового периода. В экспериментах при ускоренном сокращении светового дня, а затем удлинении фотопериода (что на два месяца опережало естественную сезонную картину) у них не удалось вызвать изменения латентного периода беременности, хотя звери отчетливо реагировали на опыты преждевременной (на 2 месяца раньше) линькой (Lincoln, Guinness, 1972). Кроме того, в противоположность другим млекопитающим с эмбриональной диапаузой, у косуль в течение всего периода беременности отмечена весьма значительная активность яичников (Amoraso, Finn, 1962; Aitken et al., 1973; Цаплюк, 1977). Уровень прогестерона в ходе эмбриональной диапаузы у беременных самок сравним с таковым у небеременных, но значительно выше, чем у сеголетков, что хорошо подтверждает секреторную активность желтого тела. Однако в ходе собственно беременности прогестеронемия существенно увеличивается, тогда как у небеременных взрослых самок, вероятно из-за дегенерации желтого тела, быстро снижается, достигая очень низкого уровня, наблюдаемого у сеголетков (Hoffmann et al., 1978; Sempere, 1982, 1993).

Эмбриональная диапауза у *Capreolus*, скорее всего, вызвана эндогенными процессами (Sempere, 1993) и обусловлена недостатком каких-то веществ, вызывающих и поддерживающих процесс эмбрионального развития. С начала января они находятся в секрете, выделяемом железами матки и содержащем специфические белки, белки сыворотки крови, около 20 свободных аминокислот, глюкопротеиды, глюкозу и свободную кетозу. Внезапное удлинение бластоцисты связано с повышением концентрации эстрогена, видимо, стимулирующего секреторную активность маточных желез. Однако в этот период функциональная активность яичников не изменяется, поэтому повышенное содержание эстрогена, скорее, является следствием эмбрионального роста, чем его причиной (Aitken et al., 1973; Aitken, 1974, 1981). Выражение «задержанная имплантация» в свете этих исследований не отражает действительную ситуацию, поскольку сдерживается не образование анатомической связи между бластоцистой и маткой, а развитие самой бластоцисты.

В Центральной Европе период предбеременности у половины самок завершается к середине января, т.е. эмбриональная диапауза длится в среднем около 168 дней (Wandeler, 1975). В областях с более суровым климатом этот процесс заканчивается раньше (Hubner, 1938). У косуль, покрытых поздней осенью, период предбеременности значительно сокращается. В январе происходит плацентарное прикрепление (имплантация) эмбриона, масса которого не превышает 1–2 г (Aitken, 1974; Wandeler, 1975). В то же время есть наблюдения, что внедрение зародышевого пузыря в матку в период предбеременности может происходить за много дней до его развития (Short, Hay, 1966). Эмбрионы обнаруживаются с помощью ультрасонографа во второй половине января

(Sempere et al., 1989). Период донашивания характеризуется бурным их ростом и сопровождается повышенным выделением секрета желез рогов матки, в результате чего в промывных водах содержание углеводов (особенно фруктозы) возрастает по сравнению с латентным периодом в 15–30 раз (Aitken, 1976).

Масса эмбрионов у европейской косули в феврале достигает 90–120, в марте – 105–285, в апреле – 370–960, в мае – 1400–1890 г (Тышкевич, 2001). У сибирской косули в январе размеры эмбрионов 3–10 мм, в конце января – феврале их масса составляет 10–100, в марте – апреле – 130–700, в мае – 540–1420 г (Фетисов, 1953; Тавровский и др., 1971; Поле, 1973, 1975; Киселев, 1979; Бромлей, Кучеренко, 1983; Данилкин, 1999; Смирнов, 2000б).

Эмбрионы у впервые рожающих самок развиваются медленнее, и рожают они обычно на неделю позднее, чем взрослые (Ellenberg, 1978). В более северных областях и высокогорных районах беременность явно продолжительнее (Rieck, 1955; Sagesser, Kurt, 1966; Kurt, 1968; Strandgaard, 1972; Wandeler, 1975). Даже в одной и той же местности сроки беременности могут различаться по годам, что видно по сдвигам во времени отела. Не исключено, что длительность беременности может варьировать в зависимости от погоды. При более высоких температурах воздуха весной происходит более ранняя и быстрая вегетация растительности, соответственно имеется больше корма для матерей, и он лучшего качества. При качественном питании развитие эмбриона ускоряется, при плохом – замедляется (Sagesser, 1968). По моим наблюдениям, например, в Белгородской области весной 1987 г. в результате запоздавшего на месяц начала вегетации первые косулята появились лишь в конце июня, а массовый отел шел в июле, т.е. период беременности (при обычных сроках гона) удлинился по сравнению с предыдущими годами не менее чем на 10–15 дней.

В целом период беременности у европейской косули, судя по литературным данным, может колебаться от 264 до 318 дней, при позднеосеннем гоне эти сроки могут сокращаться до 5 мес. В среднем они составляют в разных регионах Европы 294–300 дней (Prior, 1968; Wandeler, 1975; Ellenberg, 1978; и др.). У сибирской косули в связи с более поздним началом течки срок беременности несколько короче. На Урале, по моим наблюдениям, он в среднем 287 дней (от 279 до 296 дней), на Дальнем Востоке – 284 дня (Дарман, 1986). Срок беременности европейской и сибирской косуль, содержащихся в одной и той же вольере под Москвой, также оказался неодинаковым: у первой – 306 дней, у второй – в среднем 280 дней (Громов, 1986а).

Эмбриональная диапауза в период беременности играет огромную роль; при ее отсутствии рождение потомства пришлось бы на самое неблагоприятное время – на зиму. В исключительных случаях это и происходит. В Пиренеях найдена погибшая в декабре при родах самка европейской косули (Navarre, 1993). Мною на Урале в начале января у разорванной волком старой самки сибирской косули обнаружен эмбрион массой 780 г. При более благоприятных обстоятельствах рождение этого плода пришлось бы на зимний период.

Задержка эмбрионального развития – явно вторичная адаптация, выработавшаяся в процессе эволюции. Однако до сих пор неясно, почему эта особенность размножения смогла появиться у косуль и почему ее нет у других жвачных, известных с плейцена и раннего плейстоцена и обитавших вместе с *Capreolus* в сходных климатических зонах и биотопах.

Возможность протекания беременности самок как с длительной эмбриональной диапаузой, так и без нее, а также проявление первого цикла половой активности у сеголетков (в возрасте 4–6 мес) осенью (рис. 30, 31) наводят на мысль о «подстройке»

функции размножения самок к изменившимся с осенних на летние срокам наивысшей половой потенции взрослых самцов, что, очевидно, связано с территориальностью. На мой взгляд, именно из-за явления территориальности, приуроченной к началу вегетации растительности, самцы преждевременно достигают пика гормональной и сопряженной с ней половой активности. Это приводит к энергичному преследованию самок в летний период, что, в свою очередь, стимулирует их (см. «Половое поведение») и способствует успешному оплодотворению. Однако преждевременно оплодотворенная яйцеклетка не может развиваться (по пока еще неясной причине) вплоть до начала «нормального» зимнего срока беременности, характерного для Cervidae, обуславливая возникновение эмбриональной диапаузы (Данилкин, 1990).

ОТЕЛ

Отел у европейской косули происходит в основном с середины апреля до середины июня, у сибирской – со второй половины мая до середины июля (табл. 17). Родовой период длится в каждом году примерно одинаковое время, смещаются лишь его кульминационные моменты, что обусловлено влиянием погодного фактора на срок беременности.

В Западной Европе в мае и июне появляется на свет 96% телят европейской косули (Rieck, 1955). Половина из них рождается до 1 июня, наибольшее количество родов приходится на 2 июня. Средний срок рождения смещается на все более поздние числа июня в направлении с юго-запада на северо-восток и от равнины к высокогорью (Sagesser, 1968). Массовый отел самок на юго-востоке Белоруссии – 1–10 мая, на западе – 12–20 мая, в центральных районах – 15 мая – 3 июня (Тышкевич, 2001). Среднерасчетная дата отела сибирской косули на Дальнем Востоке 29 мая (Дарман, 1986), на Урале – 9 июня ($n = 41$). Очевидно, что эти копытные рожают детей в наиболее благоприятное теплое время, когда уже развит травяной покров, обеспечивающий укрытие и обильный корм.

Примерно за месяц до отела взрослая самка отделяется от группы и из года в год занимает один и тот же небольшой по площади родовой участок (см. ниже), защищая его от других самок (Kurt, 1966; Соколов, Данилкин, 1981). Для отела самки предпочитают опушки леса и луговые поймы, где имеется густой кустарник и высокий травяной покров. В лесостепных биотопах большая часть косуль рожают на высокотравных лугах (Blankenhorn, 1975). В горах и холмистой местности наиболее привлекательны южные склоны, при высокой плотности населения возрастает конкуренция за места отелов на них (Sagesser, Kurt, 1966).

Я неоднократно регистрировал и у европейской, и у сибирской косуль случаи отелов одних и тех же самок на одном месте в течение нескольких лет. Молодые самки, став половозрелыми и заняв участок матери в случае ее гибели или эмиграции, могут рожать точно там же, где родились сами (Aylmer, 1977).

Большинство отелов приходится на светлое время суток. Самка рождает детеныша лежа (Bubenik, 1965; Espmark, 1969) или стоя (Holler, Prilkofer, 1980), при рождении нескольких телят эти две позы (рис. 33) могут чередоваться (Соколов, Данилкин, 1981; Громов, Данилкин, 1984). Начало родов характеризуется наступлением схваток, во время которых поведение самки становится беспокойным: она периодически встает, облизывает область влагалища и появившиеся части околоплодных оболочек. Во время схваток, которые следуют через 2–9 мин, косуля стремится лечь на бок, при потугах поворачивает голову назад и издает звук, напоминающий сдавленный выдох. Примерно через

Таблица 17. Сроки отела у европейской и сибирской косуль

Район	Начало	Конец	Источник информации
Европейская косуля			
Дания	25.4	19.7	Strandgaard, 1972, 1994
Норвегия	15.4	3.7	—"
Франция	17.4	11.6	—"
Швейцария	24.4	16.6	Sagesser, Kurt, 1966
Швеция	21.5	3.7	Espmark, 1969
Германия	3.5	15.6	Stubbe, Stubbe, 1985
Бавария	1.5	3.6	Ellenberg, 1978
Венгрия	14.4	17.5	Szederjei, 1971
Польша	15.5	20.6	Kaluzinski, 1982
Болгария	24.4	5.6	Драгоев, 1965
Белоруссия	Май	Июль	Сержанин, 1955
—"	26.4	Июнь	Тышкевич, 2001
Украина*	Март	Декабрь	Ружиленко, 2011
Грузия	—"	Июнь	Арабули, 1966
Россия:			
Калининградская обл.	20 марта	(Июнь)	Гришанов, Романов, 2007
Северо-запад	Апрель	—"	Верещагин, Русаков, 1979
Белгородская обл.	22.5	11.7	Данилкин (личные наблюдения)
Ц. Черноземье	20.4	Июнь	Простаков, 1996а
Сибирская косуля			
Урал	17.5	20.6	Дворников, 1984
—"	23.5	Июнь	Киселев, 1979
—"	10.5	Июль	Аверин, 1949
—"	31.5	—	Филонов, 1974
—"	16.5	23.6	Данилкин (личные наблюдения)
Курганская обл.	15.5	Июль	—"
Алтай	Июнь	—"	Собанский, 1992
Восточная Сибирь	Май	—"	Фетисов, 1953
Предбайкалье	27.5	10.6	Недзельский, 2007
Забайкалье	—"	Июнь	Смирнов, 1978
Якутия	—"	—"	Егоров, 1965
—"	21.5	23.7	Аргунов, 2009, 2012
Амурская обл.	1.5	25.7	Дарман, 1986
Дальний Восток	Апрель	Июнь	Бромлей, Кучеренко, 1983
Московская обл. (вольера)	2.6	17.6	Громов, Данилкин, 1984
Киргизия	Май	Июнь	Айзин, 1969
Казахстан	20.5	Июль	Поле, 1973
Монголия	Май	17.7	Данилкин (личные наблюдения)

*Сведения, вызывающие сомнение.

полчаса после начала схваток из влагалища появляются копытца и ножки теленка, которые вставшая самка может вылизывать. Первый детеныш рождается на свет примерно через 8–40 мин после появления из родовых путей его конечностей. Плод выходит передними ногами и головой вперед. Второй и третий телята рождаются с интервалами от 10 до 40 мин. Послед отделяется через 12–50 мин после рождения последнего детеныша. В целом нормальные роды протекают за 1,5–2 ч, реже – за 4–5 ч.



Рис. 33. Роды у косуль.

ПЛОДОВИТОСТЬ

Косули отличаются от других оленьих сравнительно высокой плодовитостью, которая обусловлена ранним созреванием и участием части самок в размножении уже на первом году жизни, а самцов – на втором, длительным периодом спаривания (с мая по декабрь), полиэстральностью и многояйцевостью самок (см. выше), ежегодным рождением 1–4 телят.

В размножении у европейской косули в нормальных условиях участвует большинство (до 96–100%) половозрелых самок даже при высокой плотности населения (Strandgaard, 1972; Прусайте, Балейшис, 1975; Прусайте и др., 1977; Frusinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982a; Sempere et al., 1989; Тышкевич, 2001). Беременными были все 218 половозрелых самок сибирской и европейской косуль, меченых или длительно наблюдававшихся мною в природе, содержавшихся в вольерах, убитых охотниками или погибших от хищников. Лишь одна 5-летняя самка оказалась яловой – скорее всего из-за мумификации плода в одном из рогов матки. Беременными оказались все 55 самок сибирской косули старше 1,5 лет, добытые в Казахстане (Поле, 1973), а в Туве из 51 осмотренной самки прохолоставшей была лишь 1 годовалая особь (Смирнов, 2000б). В Забайкалье М.А. Лавов (1971a, 1974a) среди осмотренных им 60 самок нашел трех яловых. Ю.А. Дарман (1986) обнаружил на Дальнем Востоке трех прохолоставших из 18, однако он исследовал в основном трупный материал.

В большинстве популяций на одну половозрелую самку косули приходится от 1,7 до 2,5 желтых тел и от 1,5 до 2,3 эмбрионов (табл. 18). Количество обнаруженных желтых тел и эмбрионов нередко совпадает. У отдельных самок находят до 5 (Аверин, 1949; Саблина, 1955; Сержанин, 1955; Myrberget, Milton, 1971; Верещагин, Русаков, 1979; Аргунов, 2009, 2012), а в исключительных случаях – до 6 эмбрионов (Черкасов, 1884, по изд. 1962). В процессе беременности возможна потеря яйцеклеток и резорбция части эмбрионов: у взрослых здоровых особей потери не превышают 1–4% (Chaplin et al., 1966; Short, Hay, 1966; Strandgaard, 1972; Wandeler, 1975; Слудский и др., 1984; Дарман, 1986), у больных или найденных мертвыми они гораздо существеннее – от 9 до 22% (Borg, 1970; Wandeler, 1975).

Количество желтых тел и, соответственно, эмбрионов зависит от возраста животных. Молодые самки имеют меньше желтых тел, чем взрослые (табл. 19) и чаще рожают одного теленка. У старых особей плодовитость почти не снижается, но смертность эмбрионов выше, чем у средневозрастных (Borg, 1970; Wandeler, 1975; Stubbe et al., 1982; Frusinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982; Pikula et al., 1985b). Средневозрастные самки представляют наиболее продуктивную часть популяции.

В семьях косуль чаще регистрируют 1 и 2 детенышей, реже – 3, изредка – 4 (табл. 20). 3 ноября 1995 г. в Китайском районе Курганской области мы видели крупную самку с 5 косулятами. Конечно же, исключить вероятность присоединения к этой семье чужих детей нельзя, однако самки обычно прогоняют сирот.

В разных регионах России в осенне-зимний период на одну взрослую самку приходится в среднем 1,5–1,9 косулят (табл. 20). Примерно такое же их число у самок в Белоруссии (Козло, 2001; Тышкевич, 2001) и в других европейских странах. В Казахстане в период с 20 сентября по 20 октября в семьях сибирской косули было по 1,6 детенышей (Поле, 1973).

Приводимые во многих публикациях цифры, основанные на визуальных встречах животных летом и показывающие преимущественное рождение косулями одного теленка, ошибочны и не анализируются в настоящем обзоре. Ошибка обычно происхо-

Таблица 18. Потенциальная плодовитость европейской и сибирской косуль

самок, п	Количество			Из них (%) с				Источник информации
	желтых тел на самку	самок, п	эмбрионов на самку	1	2	3	4	
Европейская косуля								
		66	1,5	53	47	–	–	Sempere et al., 1989
		573	1,7					Kurt, 1968
114	2,1	438	1,9	17	76	7	1	Wandeler, 1975
99	2,0			10	77	10	1	Blant, 1987
		47	2,3	15	47	32	6	Essen, 1966
179	2,5	362	2,2	16	50	33	1	Borg, 1970
46	2,0			9	85	6	–	Andersen, 1953
41	1,9			5	93	–	–	Strandgaard, 1972
8	2,4	24	1,9	–	63	37	–	–
32	1,8	26	1,8	15	85	–	–	Hamilton et al., 1960
		29	1,9	17	79	4	–	Chaplin et al., 1966
		38	1,9	13	82	5	–	Prior, 1968
35	1,8	14	1,8	14	86	–	–	Short, Hay, 1966
17	1,7	54	1,9	17	78	4	2	Chapmann, Chapmann, 1971
		56	1,7–2,2					Ellenberg, 1978
		149	1,8	21	72	7	–	Stubbe u.a., 1982
		71	1,6					Fruzinski, Labudzki, 1982
		138	1,9	12	68	12	1	Kaluzinski, 1982
152	2,2			13	62	22	3	Прусайте и др., 1977
			1,7					Приедитис, 1975
		25	2,0	20	68	12	–	Рандвезр, 1989
		28	2,1 (2,3)					Тышкевич, 2001
Сибирская косуля								
57	2,2	49	2,1	15	61	21	3	Данилкин, 1999
20	2,0–2,3							Устинов, Лобанов, 1983
31	1,7			29	71	–	–	Лавов, 1971а
23	2,0			13	78	9	–	Смирнов, 1990а
51	2,0			12	71	16	–	Смирнов, 2000б
		13	1,9	15	77	8	–	Дарман, 1986
25	1,8	13	1,7					Данилкин и др., 1995
		8	2,2	–	75	25	–	Тавровский и др., 1971
		25	1,9	28	56	16	–	Слудский и др., 1984
		21	2,3	25	42	33	–	–

дит из-за незнания или недоучета таких особенностей поведения, как рассредоточение и затаивание детенышей и раздельное кормление их матерями. Неточен подсчет плодовитости зверей и в другие сроки, особенно поздней зимой и ранней весной, так как значительная часть телят к этому времени уже погибает. Тем не менее такие учеты необходимы для расчетов фактического прироста популяции.

Уровень плодовитости и сохранности телят в популяциях при сравнительной стабильности факторов среды обитания изменяется в целом незначительно. К примеру, в Амурской области в мигрирующей селемджинской популяции в сентябре в разные годы на взрослую самку приходилось от 1,4 до 1,6 детеныша (в среднем – 1,5, на

Таблица 19. Количество желтых тел (и эмбрионов) у косули в разных возрастных группах

Возрастные группы, лет			Источник информации
1–2	3–5 (6)	6(7) и более	
1,9	2,2	2,5	Прусайте и др., 1977
2,4	2,5	2,5	Borg, 1970
(2,2)	(2,4)	(2,1–1,9)	–"
1,6–1,9	1,9–2,2	2,2	Georgii, 1974
1,9	2,1–2,2	2,5	Wandeler, 1975
1,6	2,1	2,1	Strandgaard, 1972
1,9–1,8	2,4–2,0	2,0	Blant, 1987
(2,0)	(2,0–2,5)	(1,8–1,6)	Kaluzinski, 1982
(1,4)	(1,7–2,0)	(2,0)	Fruzinski, Labudzki, 1982
1,2	2–2,2	1,7	Тышкевич, 2001
1,6–1,9	2,1–2,2	2,3–2,0 (1,0)*	Смирнов, 2000б

* У одной самки старше 11 лет.

Таблица 20. Количество детнышей в семьях европейской и сибирской косуль на территории России (по осенне-зимним визуальным наблюдениям)

Всего		Количество телят в семье, %				Телят на одну родившую самку	Район (источник информации)*
самок	телят	один	два	три	четыре		
38	65	39,5	50,0	10,5	–	1,7	С.-з. России (1)
144	239	43,0	49,3	6,3	1,4	1,7	Ц. Черноземье (6)
101	147	54,4	38,2	7,4	–	1,5	Башкирия (9)
51	100	50,9	43,1	3,9	2,0	1,6	Ильменский з-к (2, 11)
770	1314	38,2	53,2	8,3	0,3	1,7	Челябинская обл. (12)
945	1641	37,8	51,8	9,6	0,8	1,7	Курганская обл. (10)
184	267	58,7	37,5	3,8	–	1,4**	–"
110	198	23,6	72,7	3,6	–	1,8	Хакасия (3)
107	156	53,2	45,7	1,1	–	1,5	Тува (14)
23	44	21,7	65,2	13,1	–	1,9	Якутия (4)
36	61	36,1	58,3	5,6	–	1,7	–"– осень (13)
144	213	59,0	33,3	7,6	–	1,5	–"– осень – весна (13)
1412	2097	54,6	42,3	3,1	–	1,5	Амурская обл. (5)
68	109					1,6	Хинганский з-к (7)
27	52	22,2	63,0	14,8	–	1,9	Дальний Восток (8)

*1 – Верещагин, Русаков, 1979; 2 – Аверин, 1949; 3 – Прокофьев, 1992; 4 – Тавровский и др., 1971; 5 – Данилкин и др., 1995; 6 – Простаков, 1996а; 7 – Дарман, 1990; 8 – Бромлей, Кучеренко, 1983; 9 – Гординок, 1981, 1982; 10 – Данилкин и др., 2000; 11 – Дворников, 1982, 1984; 12 – Данилкин, 1999; 13 – Аргунов, 2009, 2012; 14 – Смирнов, 2000б.

**После многоснежной зимы 1997/98 г.

самку старше года – 1). Из 1586 отдельно мигрирующих семей в 56% было по одному теленку, в 41% – по два и в 3% семей – по три теленка (табл. 21). В курганской группировке в 1994–1997 гг. на одну родившую самку приходилось 1,6–1,9 детеныша, на

Таблица 21. Количество детенышей в семьях мигрирующей популяции сибирской косули (Амурская область, сентябрь 1987–1994 гг.) (по: Данилкин и др., 1995; с дополнением Ю. Дармана)

Год	Всего		Количество телят в семье						Телят на одну самку
	самок	телят	один		два		три		
			п	%	п	%	п	%	
1987	126	190	74	58,7	40	31,8	12	9,5	1,5
1988	76	111	44	57,9	29	38,2	3	3,9	1,5
1989	240	386	104	43,3	126	52,5	10	4,2	1,6
1990	244	366	129	52,9	108	44,2	7	2,9	1,5
1991	229	322	142	62,0	81	35,4	6	2,6	1,4
1992	249	372	129	51,8	117	47,0	3	1,2	1,5
1993	248	350	149	60,1	96	38,7	3	1,2	1,4
1994	174	237	113	64,9	59	33,9	2	1,2	1,4
Итого	1586	2334	884	55,7	656	41,4	46	2,9	1,5

Таблица 22. Количество детенышей в отдельных семьях курганской группировки сибирской косули осенью 1994–1999 гг. (по: Данилкин и др., 2000)

Год	Всего		Количество телят в семье								Телят на одну родившую самку
	самок	телят	один		два		три		4–5		
			п	%	п	%	п	%	п	%	
1994	341	559	150	44,0	165	48,4	25	7,3	1	0,3	1,6
1995	336	563	132	39,3	183	54,5	20	5,9	1	0,3	1,7
1997	268	519	75	30,0	141	52,6	46	17,2	6	2,2	1,9
1998*	184	267	108	58,7	69	37,5	7	3,8	–	–	1,4
1999	145	225	78	53,8	56	38,6	9	6,2	2	1,4	1,6

*После многоснежной зимы 1997/98 гг.

самку старше года – 1,2–1,5, и лишь после многоснежной зимы 1998 г. уровень воспроизводства снизился до 1,4 (табл. 22) и 1,1 соответственно.

В популяциях европейской и сибирской косуль находится в среднем 30–40% беременных самок (см. ниже), каждая приносит в среднем 2 телят, из них до осени доживают 1,4–1,9. Потенциальная плодовитость косуль, соответственно, близка к 200% от числа половозрелых самок, но реальный осенний прирост существенно меньше из-за смертности сеголетков.

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА

ПОЛОВОЙ И ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ

Соотношение полов у детенышей в норме близко 1:1 (табл. 23, 24), но оно может сдвигаться в ту или другую сторону адекватно изменившимся условиям среды. У европейской косули, например, при качественном питании самок в летнее время и хорошей их упитанности к началу гона в следующем году рождается в три раза больше детенышей-самок, при неблагоприятных условиях соотношение становится 3:1 в пользу детенышей-самцов. К тому же при плохих кормовых условиях в период отелов повышается смертность телят-самок, что увеличивает преобладание самцов. Молодые и старые самки чаще приносят телят мужского пола (Ellenberg, 1978).

У сибирской косули в Курганской области после суровой многоснежной зимы 1997/98 гг., вызвавшей массовую гибель зверей от истощения, зарегистрирован резкий сдвиг соотношения полов у детенышей: осенью на одного самца приходилось до 2,1 самок (табл. 24). В отдельных семьях ($n = 888$) этой группировки преобладают разнополые детеныши-двойни (30,7%) и нередко тройни (7,9%). Одиночных телят-самцов и самок в благоприятные годы в среднем примерно равное количество – 18,3% и 20,5%. Однополые детеныши-двойни (7,9% и 8,4%) и тройни (0,6% и 0,8%) в такие годы также встречаются примерно в равной пропорции (табл. 25).

С возрастом происходит сдвиг соотношения полов в пользу самок до 1:1,1–2,9 в отдельных районах, но чаще все же бывает 1:1,2–1,5 (табл. 23, 24). Это связано прежде всего с авторегуляторными процессами в популяциях и охотничьим прессом. Большинство годовалых самцов из-за преследования их взрослыми территориальными особями вынуждены эмигрировать из мест рождения, в то время как многие молодые самки остаются вблизи участка матери. Изгнанные молодые самцы чаще, чем самки, подвергаются опасности в незнакомой местности и нередко погибают, не дожив до двухлетнего возраста. В многочисленных популяциях двухлетние самцы часто не могут занять постоянную территорию и, в отличие от самок, снова вынуждены скитаться. Во многих районах промысловый пресс на самцов гораздо выше, чем на самок. Добавим к этому их меньшую природную осторожность и большую агрессивность, приводящую к дракам, травмам и гибели в территориальный период. Кроме того, в многоснежные зимы гибель самцов обычно значительно выше, чем самок.

Четких доказательств зависимости соотношения полов от плотности населения пока не найдено: даже при 40–50-кратной ее разнице соотношение полов примерно одинаково (табл. 26).

Половой и возрастной состав популяции существенно меняется на протяжении года. Доля телят сразу же после периода отела может достигать 50%. Однако из-за большой смертности их число снижается с каждым месяцем, и тем заметнее, чем в худших экологических условиях находятся животные.

Визуально регистрируемая доля сеголетков в популяциях европейской косули в Западной и Центральной Европе колеблется от 48% осенью до 18% весной (Strandgaard,

Таблица 23. Соотношение полов у европейской и сибирской косуль

Эмбрионы и детеныши		Полувзрослые и взрослые		Источник информации
n	самок на одного самца	n	самок на одного самца	
Европейская косуля				
679	0,8	–	–	Kurt, 1968
238	0,8	–	–	Wandeler, 1975
55	0,9	–	–	Prior, 1968
475	0,9	–	–	Borg, 1970
186	0,7	655	1,3	Nikolandic, 1968
487	0,9	327	1,9	Strandgaard, 1972
193	0,9	172	1,9	Ellenberg, 1978
763	1	–	1–1,6	Engl, 1982
1722	0,9	3202	1,4	Pikula et al., 1985a
–	–	–	1,5	Cotta et al., 1961
111	1,2	9737	1,7 (1,2–2,5)	Fruzinski, Labudzki, 1982
138	1,3	949	1,3 (1–1,6)	Kaluzinski, 1982
42	1	104	1,1–1,8	Pielowski, Bresinski, 1982
–	–	3415	2,5	Zeida, 1978
–	–	–	1,1–1,5	Stangl, Wenter, 1977
16	0,8	129	1,1	Арабули, 1966
–	–	–	1,3–1,4	Приедитис, 1975
179	1	–	1,8	Рандвезр, 1985, 1989
–	–	–	1,4	Козло, 2001
122	1	–	1,2	Тышкевич, 2001
–	–	–	1,4	Волох, 2004
?	1,4	–	1,7	Тимофеева, 1985
469	1	3474	1,2	Данилкин (европ. часть РФ)
–	–	–	1,3–1,4	Простаков, 1996a
–	–	1187	1,4	Побединский, 1997
Сибирская косуля				
–	–	899	1,2	Аверин, 1949
44	1,2	156	1,2	Смирнов, 1978
15	0,5	–	–	Смирнов, 2009b
891	1	3973	1,2	Данилкин (Урал)
1337	1,1	2717	1,4	Данилкин и др., 2000
277	2,1*	424	2,6*	–"
1060	1,2	3999	1,3	Данилкин и др., 1995
37	0,9	5567	1,2–1,3	Дарман, 1986, 1990
–	–	397	1,6 (5,1*)	Савченко, Мальцев, 2002
–	–	1918	1,4	–"
570	1,7	1657	1,2–1,3	Мальцев, 2004
132	1,3	265	1,7	–"
–	1,2	–	1,2	Недзельский, 2007
–	–	374	1,0	Аргунов, 2009
–	–	–	1,5	Гордюк, 1981
46	0,9	–	–	Поле, 1973

* После многоснежных зим.

Таблица 24. Соотношение полов в курганской группировке сибирской косули в разные годы (сентябрь – ноябрь)

Год	Детеныши		Особь старше года		Вся популяция	
	п	самцы:самки	п	самцы:самки	п	самцы:самки
1994	399	1:1,1	982	1:1,4	1381	1:1,3
1995	401	1:1,1	833	1:1,3	1234	1:1,2
1997	537	1:1,0	902	1:1,5	1439	1:1,3
1998*	277	1:2,1	424	1:2,6	701	1:2,4
1999	170	1:1,6	231	1:2,9	401	1:2,2

*После многоснежной зимы 1997/98 гг.

1972; Прусайте и др., 1974; Блузма, 1975; Padaiga, 1975; Fruzinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982; Pielowski, Bresinski, 1982; Рандвээр, 1985; Козло, 2001; Тышкевич, 2001; Волох, 2004; и др.). В России этот показатель практически такой же и у европейской, и у сибирской косули (табл. 27–29). В годы с суровыми многоснежными зимами и при значительном прессе хищников весной доля сеголетков в отдельных группировках снижается до 4–6% (Филонов, 1974; Зырянов, 1977; Дуров, 1990).

Общая доля годовалых особей в популяциях примерно 15–25%, но в отдельные годы их больше или меньше (до 2% – Дуров, 1990) в зависимости от экологической ситуации: годовалых самцов чаще насчитывается около 7–11%, самок чуть больше из-за меньшей смертности. Взрослых самцов в популяциях, где не ведется избирательный отстрел, 16–29%, доля самок старше года – 31–44% (табл. 27–29). В неэксплуатируемых группировках доля взрослых самцов может достигать 36% (Тышкевич, 2001).

Таблица 25. Пол телят (m, f) в отдельных семьях курганской группировки сибирской косули, % (сентябрь – ноябрь)

Год	Семей с детенышами												Всего		
	1m	1f	2m	2f	1m+ 1f	2m+ 1f	2f+ 1m	3m	3f	2m+ 2f	3m+ 1f	3f+ 1m	3f+ 2m	семей	телят
1994	22,8	23,7	7,3	8,6	31,0	3,0	3,0	–	–	0,4	–	–	–	232	372
1995	16,5	22,8	8,0	8,9	37,1	0,9	3,1	0,9	1,4	–	–	–	0,4	224	377
1997	14,1	12,9	8,6	7,4	36,8	6,1	8,6	1,2	1,2	1,2	1,2	0,6	–	163	320
1998*	16,9	38,3	3,3	18,2	20,1	–	1,3	–	1,9	–	–	–	–	154	228
1999	17,4	40,0	7,0	10,4	18,3	0,9	4,3	–	–	–	–	1,7	–	115	174

*После многоснежной зимы 1997/98 гг.

Таблица 26. Соотношение полов в группировках с разной плотностью населения

Плотность (особей на 1000 га)	Самцы:самки	Источник информации
1–100	1:1,0–1,8	Eiberle, 1962; Kurt, 1968; Лавов, 1971а;
100–200	1:1,0–2,5	Прусайте и др., 1973; Блузма, 1975;
200–300	1:1,2–2,2	Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981;
300–400	1:1,2–2,1	Fruzinski, Labudzki, 1982; Pielowski,
400–500	1:1,1–1,8	Bresinski, 1982; Дарман, 1990; Данилкин, 1999;
		Мальцев, 2004; и др.

Таблица 27. Возрастной состав (%) популяций европейской и сибирской косуль в России

Район (источник информации)	Всего, особей	Самцы			Самки старше года	Сего- летки
		взрослые	годовалые	всего		
Европейская косуля						
С.-з. России (1)	293	–	–	41,9	40,2	17,8
Липецкая обл. (6)	1187	–	–	30,5	44,2	25,3
Европ. часть РФ (2)	4832	18,7	9,9	28,6	33,2	38,2
Сибирская косуля						
Челябинская обл. (2)	4077*	19,1	8,8	27,9	31,1	41,0
–"–	384**	18,8	10,8	29,6	34,2	36,2
–"– (9)	123	–	–	–	–	42,2
Ильменский з-к (8, 10)	–	–	–	–	–	23–35
Курганская обл. (12)	4841*	14,6***	8,8	23,4	32,8	43,8
Красноярский край (14)	2227**	25,2	7,4	32,6	41,8	25,6
Хакасия (14)	397**	18,6	6,0	24,6	42,1	33,3
Предбайкалье (16)	–	20,2	8,1	28,3	37,5	34,2
Забайкалье (4)	202	28,7	6,9	35,6	41,6	22,8
–"–	–	–	–	–	–	32–34
Тува (7)	553*	–	–	27,7	36,1	36,2
–"–	1061**	–	–	38,7	42,1	19,2
Якутия (15)	592	–	–	31,7	31,4	36,9
Амурская обл. (3)	7108*	18,1	9,3	27,4	35,6	37,0
Хинганский з-к (5)	1906	16–26	–	–	–	31–42
Хабаровский край (13)	149	–	–	28,2	40,3	31,5

Источник информации: 1 – Верещагин, Русаков, 1979; 2 – А. Данилкин (личные наблюдения); 3 – Данилкин и др., 1995, с дополнением; 4 – Смирнов, 1978; 5 – Дарман, 1990; 6 – Побединский, 1997; 7 – Смирнов, 1990а, 2000б; 8 – Дворников, 1984; 9 – Киселев, 1979; 10 – Филонов, 1979; 11 – Лавов, 1978; 12 – Данилкин и др., 2000; 13 – Антонов, 1999; 14 – Мальцев, 2004; 15 – Аргунов, 2009; 16 – Недзельский, 2007.

*По учетам в августе – ноябре.

**По учетам в марте – мае.

***При трофейной охоте.

При сравнительно неизменных условиях среды половая и возрастная структура популяций косуль может длительное время быть относительно стабильной. По нашим с Ю.А. Дарманом исследованиям, в Амурской области в мигрирующей популяции в сентябре доля телят изменялась по годам от 35% до 41%; самок старше года было 31–38% (в среднем 36%, из них, по расчетам, 23% взрослых и 13% годовалых); взрослых самцов – 17–19%, годовалых самцов – 8–11% (всего – 27%). Соотношение самцов и самок среди особей старше года колебалось от 1:1,1 до 1:1,4 (в среднем – 1:1,3), у детенышей – от 1:1 до 1:1,4 (1:1,2), в целом для популяции оно составляло 1:1,3 (табл. 28).

Возрастной состав эксплуатируемых популяций, так же как и половой, может в значительной мере изменяться в зависимости от охотничьего пресса на те или иные половозрастные группы. Практика показывает, что даже при селективном отстреле, ведущемся в Западной и Центральной Европе, под выстрел часто попадают средневозрастные животные, наиболее продуктивные в популяции (Fruzinski, Labudzki, 1982; Pielowski, Bresinski, 1982). Однако здесь сравнительно высок уровень добычи сего-

Таблица 28. Половой и возрастной состав мигрирующей популяции сибирской косули в Амурской области в сентябре 1987–1994 гг. (по: Данилкин и др., 1995; с дополнением Ю. Дармана)

Год	Самцы				Самки старше года		Телята				Всего косуль
	взрос- лые	годо- валые	всего				самцы	самки	всего		
	%	%	n	%	n	%	n	n	n	%	
1987*	Нет данных		164	25,3	231	35,7	Нет данных		253	39,0	648
1988**	Нет данных		69	22,4	118	38,3	Нет данных		121	39,8	308
1989	18,7	9,3	326	28,0	365	31,4	108	140	472	40,6	1163
1990	17,5	11,4	326	28,9	398	35,2	89	110	405	35,9	1129
1991	18,8	7,6	261	26,3	357	36,0	112	122	374	37,7	992
1992	17,8	10,0	314	27,8	419	37,1	92	103	397	35,1	1130
1993	17,4	10,0	275	27,4	376	37,4	76	108	353	35,2	1004
1994	18,7	10,1	211	28,7	268	36,5	92	90	255	34,7	734
Итого	18,1	9,3	1946	27,4	2532	35,6	569	673	2630	37,0	7108

*Личное сообщение В.М. Сапаева и В.А. Воронова.

**Неполные наблюдения.

Таблица 29. Половой и возрастной состав курганской группировки сибирской косули (сентябрь – ноябрь)

Год	Учтено косуль, n	Самцы						Самки старше одного года		Сеголетки	
		взрослые		годовалые		всего		n	%	n	%
		n	%	n	%	n	%				
1994	1698	242	14,2	163	9,6	405	23,8	577	34,0	716	42,2
1995	1422	222	15,6	141	9,9	363	25,5	470	33,1	589	41,1
1997	1721	243	14,1	120	7,0	363	21,1	539	31,3	819	47,6
1998*	756	78	10,3	40	5,3	118	15,6	306	40,5	332	43,9
1999	446	36	8,1	23	5,1	59	13,2	172	38,6	215	48,2

*После массовой гибели косуль в многоснежную зиму 1997/98 гг.

летков, поэтому промысловая нагрузка на средневозрастных животных уменьшается за их счет. При интенсивной выборочной охоте на самцов их число в популяции обычно заметно снижено. В Курганской области, где они среди добытых животных составляют более 63%, доля взрослых самцов в осенней популяции – 8–16% (табл. 29).

Судя по многочисленным исследованиям, предельный возраст особей в разных популяциях равен в среднем 10 ± 2 года, но продолжительность жизни отдельных маркированных особей в природе достигает 15–17 лет, а в неволе – 19–25 лет (Strandgaard, 1972; Stubbe, Passarge, 1979). Доля животных старших возрастов прогрессивно снижается из-за высокой смертности (рис. 34), и в интенсивно эксплуатируемых популяциях старых особей немного.

Следует отметить, что сведения о половом и возрастном составе популяций косуль, основанные на данных добычи, значительно отличаются от приведенных выше и представляют интерес лишь в плане избирательности промысла.

Половой и возрастной состав популяций европейской и сибирской косуль, как показывает анализ, не имеет принципиальных различий.

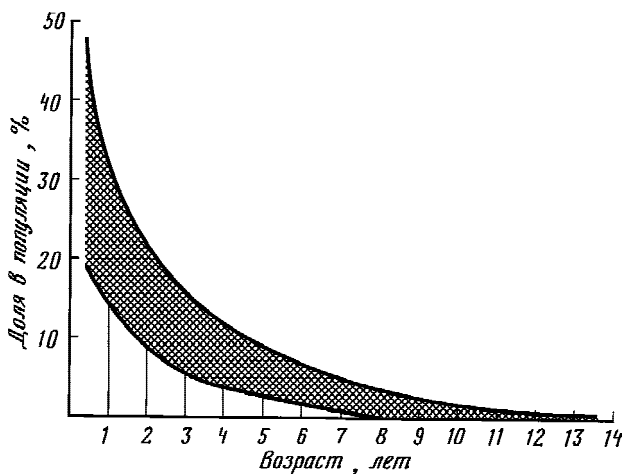


Рис. 34. Схема возрастной структуры популяций европейской и сибирской косуль. Штриховкой обозначена область варьирования средних значений для разных популяций.

СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Социальная организация популяций европейской и сибирской косуль тоже сходна, но существенно изменяется у тех и других в течение года (Данилкин, 1992б).

В летний период большинство животных ведет одиночный и семейный образ жизни, в зимний – преимущественно семейно-групповой и стадный. Среднее число особей при встречах косуль («показатель стадности») на территории России находится в пределах 1,7–3,2 в течение года с максимумами до 3,9 в зимние месяцы и минимумами до 1,1 – в летние (табл. 30, 31).

Таблица 30. Динамика количественного состава группировок европейской и сибирской косуль на территории России и сопредельных регионов в течение года

Район (источник информации)*	Кол-во групп	Кол-во косуль	Число особей в группе по месяцам, в среднем											
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Европейская косуля														
Белгородская обл. (8)	2470	5586	3,9	3,0	3,4	2,5	1,2	1,1	1,3	1,8	2,4	2,2	2,7	2,5
Ц. Черноземье (3)	1355	3279	3,7	3,1	3,6	2,0	1,6	1,7	1,8	1,7	2,0	2,6	2,6	3,4
Сибирская косуля														
Южный Урал (6)	2366	5172	2,8	2,5	3,7	3,4	1,6	1,1	1,2	1,4	1,7	1,9	2,5	2,6
Алтай (4)	–	–	2,5	2,2	2,6	–	–	1,3	1,3	1,3	1,2	1,8	2,4	3,0
Казахстан (7)	–	633	2,8	2,5	–	2,8	2,1	–	2,0	2,0	2,4	–	2,3	2,8
Забайкалье (2)	1244	2706	2,6	2,7	2,6	1,6	1,6	1,2	1,4	1,3	1,5	2,0	2,2	2,6
Амурская обл. (1)	6685	15481	2,3	2,4	2,4	2,1	1,2	1,1	1,1	1,4	2,4	2,4	2,0	2,4
Хинганский з-к (5)	12196	26216	3,3	3,1	3,0	2,0	1,6	1,3	1,2	1,3	1,6	2,0	2,5	2,9

*1 – Данилкин и др., 1995; 2 – Смирнов, 1978; 3 – Простаков, 1996а; 4 – Шутов, 1989; 5 – Дарман, 1990; 6 – Соколов, Данилкин, 1981; 7 – Слудский и др., 1984; 8 – Данилкин, 1992б.

Таблица 31. Среднее (показатель стадности) и максимальное число косуль в группах на территории России и сопредельных регионов

Район	Кол-во групп	Кол-во косуль	Особей в группе		Источник информации
			в среднем	максим.	
Европейская косуля					
Калининградская обл.	–	2103	1,7	35	Гришанов, Романов, 2007
С.-з. России	123	398	3,2	15	Верещагин, Русаков, 1979
Белгородская обл.	2470	5586	2,3	25	Данилкин, 1992б
Черноземье	1355	3279	2,4	24	Простаков, 1996а
Юг Украины	667	2838	4,2*	19	Волох, 2004
Белоруссия	–	–	2,6	–	Козло, 2001
Сибирская косуля					
Южный Урал	2366	5172	2,2	28	Соколов, Данилкин, 1981
Башкирский з-к	–	355	2,1–2,3	20	Гординок, 2002
Алтай	285	726	2,5	–	Дорофеев и др., 1990
–"–	–	–	2,0	–	Шутов, 1989
Казахстан	–	633	2,4	7	Слудский и др., 1984
Красноярский край	198	50	2,8	–	Мальцев, 2004
З-к “Столбы”	52	138	2,7	8	Зырянов, 1975
Тува	2878	7400	2,6	16	Смирнов, 2000б
Забайкалье	1244	2706	2,2	12	Смирнов, 1978
–"–	–	–	2,3	13	Орлова, 1968
Якутия	349	608	1,7	–	Аргунов, 2009
Амурская обл.	6685	15481	2,3	18	Данилкин и др., 1995
Хинганский з-к	12196	26216	2,1	31	Дарман, 1990

*Вероятно, только зимние наблюдения.

Летом на одиночных особей приходится 60–90% всех встреч, а группы из четырех и более животных практически отсутствуют. Пары наиболее часто представлены самкой с детенышем, двумя детенышами, взрослым самцом и самкой во время гона; нередко пары образуют годовалые особи, и иногда взрослый самец имеет спутника – молодого самца. Группы из трех особей преимущественно семейные: мать и два теленка. В начале осени семейные группы из двух и трех членов составляют почти половину всех встреченных зверей. Зимой наибольший удельный вес в популяции имеют смешанные группы, состоящие из четырех и более особей (рис. 35). Среди одиночных животных в течение всего года преобладают взрослые и годовалые самцы. Одиночные взрослые самки встречаются преимущественно весной перед родами и летом, когда они держатся отдельно от затаивающихся телят. В другое время их доля (годовалых, прохолоставших, потерявших телят) среди одиночных зверей обычно не превышает 10%.

Группа формируется ранней осенью из одной или двух семей (нередко родственных и живущих по соседству) и присоединившихся к ним годовалых самок. Позднее в их состав могут входить другие особи, в частности полувзрослые и взрослые самцы. Однако последние часто живут отдельно не только летом, но и всю зиму. Во время осенних миграций и зимой в одном стаде могут находиться от нескольких до нескольких десятков взрослых территориальных и в летний период агрессивных друг к другу

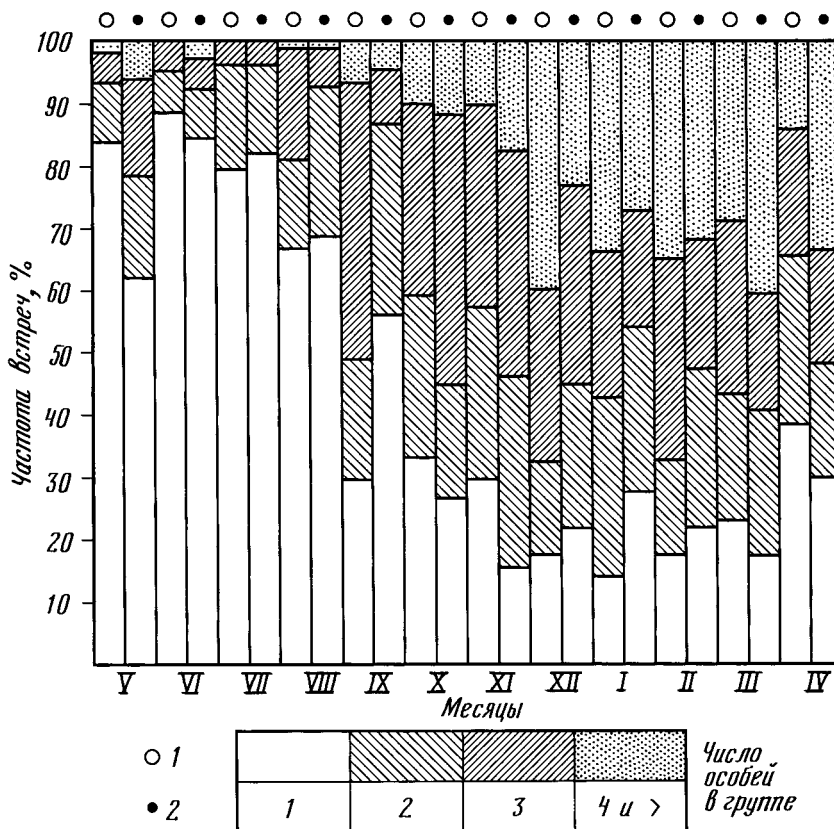


Рис. 35. Динамика количественного состава группировок лесостепных популяций европейской (1) и сибирской (2) косуль в течение года.

1 – по 2470 встречам 5586 особей в Белгородской области (1982–1986 гг.); 2 – по 2366 встречам 5172 особей на Южном Урале (1971–1978 гг.).

самцов. Иногда в январе – апреле наблюдаются группы, состоящие исключительно из взрослых самцов.

Большие группы чаще всего формируются на местах кормежки в момент опасности: обеспокоенные чем-либо животные стараются сблизиться со спокойно стоящими или лежащими. Вид бегущей особи провоцирует следование за ней других, и образовавшаяся группа может сохраняться в таком составе нескольких часов, дней или, реже, недель.

Состав небольших групп наиболее стабилен. Члены семьи обычно держатся вместе на протяжении всей зимы. В больших группах постоянно происходит смена особей. При опасности стадо легко разбивается на мелкие субъединицы (чаще семьи) и формируется затем уже в другом составе. Рассеянные при внезапном испуге члены одной семьи могут оказаться в разных группах, но через несколько дней они вновь находят друг друга, встречаясь на местах кормежки. Иногда отставшие животные по следам разыскивают свою группу (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, Минаев, 1988).

Оставшись без матери, сеголетки пытаются примкнуть к другим группам или отдельным особям, однако взрослые и полувзрослые животные обычно агрессивны к ним. Поэтому осиротевшие телята всю зиму вынуждены держаться обособленно или в «детских» группах, лишь изредка при опасности присоединяясь к другим группам. Отдельно или парами всю зиму могут жить и полувзрослые животные. Одиночные взрослые самцы особенно легко входят в состав различных группировок и так же легко покидают их. Например, один из самцов, помеченный радиопередатчиком в Белгородской области, только в марте 1984 г. встречался в 9 разных группах, а за зимний период его регистрировали в 17 группах, причем в один из дней – в 5.

Такая структура оседлой популяции (одиночки – семьи – группы – стада) характерна для всего зимнего периода. К концу марта (в апреле) заметно увеличивается число одиночных особей, однако окончательный распад групп происходит на месяц позднее. Семьи сохраняются дольше всего; в наших исследованиях последняя дата их встреч у сибирской косули 28 мая, у европейской – 19 мая. Распаду семьи способствует ослабление синхронизации ритма активности, что может быть вызвано различиями в энергетических потребностях беременной самки и ее детенышей.

Социальная организация популяции косуль, и количественный состав группировок в частности, во многом зависят от характеристик среды, среди которых основное значение имеют обилие и распределение пищевых ресурсов и укрытий. Динамика количественного состава группировок в оседлых популяциях европейской и сибирской косуль, обитающих в сходных биотопах, одинакова (рис. 35). Некоторые различия заметны лишь весной и осенью, что связано с более поздними сроками начала вегетации, более ранним и резким наступлением холодов и становлением снежного покрова в Азии.

В открытых биотопах животных в группировках обычно значительно больше (нередко до сотни особей), чем в лесу, где лишь иногда можно встретить вместе 10–15 косуль. Среднее число особей в группах в одной и той же местности увеличивается при повышении плотности населения, увеличении высоты снежного покрова и уменьшении площадей кормовых участков (Graczyk, Bereszynski, 1978; Zejda, 1978; Reichholf, 1980; Соколов, Данилкин, 1981; Bresinski, 1982; Дарман, 1986, 1990; Maublanc et al., 1987).

В особенно многоснежные зимы, как это ни парадоксально, происходит не увеличение, а уменьшение стадности. В Курганской области среднее число особей в группе в марте 1994–1998 гг. (664 встречи, 2626 особей) было минимальным (2,6 и 3,1) при максимальной (56 и 59 см в среднем) высоте снежного покрова в 1996 и 1998 гг. и изменялось от 3,3 до 16,0 в другие сравнительно малоснежные (30–35 см) зимы.

Необычайно высокая изменчивость зимнего показателя стадности в курганской популяции, помимо высоты снежного покрова, связана с его плотностью, ограничивающей доступ к корму. Наивысший показатель (в среднем 16 особей в группе) зарегистрирован при рыхлом снеге, когда животным были доступны почти все подснежные корма на полях. Косули сосредоточивались на нескошенных плантациях подсолнечника и полях рапса, образуя компактные стада до 57–136 особей с относительно синхронным ритмом активности. Стада уходили с полей в лес лишь при опасности. Напротив, при плотном снежном покрове на полях (зима 1996/97 гг.) зверям стали недоступны подснежные корма, и они были вынуждены жить поодиночке, семьями или мелкими группами в лесу, где при насте высотная кормовая зона существенно увеличивается. Эту особенность экологии необходимо учитывать при организации подкормки, которая нужна животным даже в годы с невысоким, но плотным снежным покровом.

В литературе довольно часто указывается на образование крупных мигрирующих стад сибирской косули, насчитывающих десятки и сотни особей. Постепенно у зоологов и охотоведов сложилось неверное впечатление об особенной социальной организации мигрирующих популяций. Скопления зверей, действительно, возникают в местах их зимней концентрации, но лишь в экстремальных условиях и на короткое время. Обычно же количественный состав группировок и социальная структура мигрирующих популяций такие же, как и у оседлых популяций (Смирнов, 1992, 2000б; Данилкин и др., 1995). Например, в Амурской области в летние месяцы 66–85% встреченных косуль одиночные, зимой примерно столько же живут в мелких, преимущественно семейных, группах, и даже в периоды миграций показатель стадности не превышал 2,4 особи (табл. 32). В Туве в мигрирующих группах осенью тоже было в среднем 2,4, весной – 3,3 зверя (Смирнов, 2000б). В Красноярском крае даже во время массового хода в группах насчитывали в среднем 3–5 особей, одиночных зверей – 27%, пар – 15%, троек – 17%, максимальный размер группы – 25 особей, и лишь в усольско-канской группировке, концентрировавшейся на ограниченной территории лесостепи, доля групп из 5 и более экземпляров достигала 60–73% (Мальцев, 2004).

Не находит подтверждения и тезис об особой структуре мигрирующих популяций косуль непосредственно во время сезонных перемещений. Их основу также составляют семейные группы (мать с одним, двумя, реже – с тремя телятами) и одиночные особи – преимущественно взрослые (36,1%) и годовалые (22%) самцы и годовалые самки. Годовалые самцы предпочитают мигрировать в группе со взрослыми самцами (18,5%) или с такими же молодыми самцами (12,8%) и самками (13,8%) – обычно это родственные пары. Небольшие группы образованы из одной-двух семей и присоединившихся к ним других животных. Нередко при осенней миграции формируются группы, состоящие в основном из взрослых самцов (15%), что действительно отлично от структуры оседлых популяций, в которых единичные «самцовые» группы начинают образовываться

Таблица 32. Динамика количественного состава группировок мигрирующей популяции сибирской косули в течение года (Амурская область, 1987–1993 гг.)*

Месяц	Кол-во групп	Кол-во косуль	Особей в группе, %											Среднее число особей в группе	
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11–18		
Май	151	185	66,5	23,8	9,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,2
Июнь	24	26	84,6	15,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,1
Июль	28	31	80,6	19,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,1
Август	17	23	56,5	17,4	26,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,4
Сентябрь	2990	7127	13,2	25,6	28,8	13,6	6,4	4,0	2,4	2,1	1,4	0,4	2,1	–	2,4
Октябрь	197	464	13,4	29,3	24,6	11,2	7,5	6,5	3,0	–	–	2,2	2,3	–	2,4
Ноябрь	491	963	18,5	42,4	23,7	8,7	4,7	1,2	–	0,8	–	–	–	–	2,0
Декабрь	375	881	11,4	32,7	26,9	12,7	5,7	6,8	0,8	0,9	1,0	1,1	–	–	2,4
Январь	32	75	6,7	40,0	36,0	10,7	6,6	–	–	–	–	–	–	–	2,3
Февраль	618	1487	9,7	36,0	22,0	14,3	6,4	4,8	3,3	2,2	0,6	–	0,7	–	2,4
Март	1517	3699	9,3	33,5	27,6	11,9	6,4	3,7	2,8	1,1	0,5	1,1	1,9	–	2,4
Апрель	245	520	18,7	29,2	25,4	10,8	9,6	1,2	1,3	1,5	–	–	2,3	–	2,1
Всего	6685	15481	13,3	30,2	26,9	12,5	6,3	3,9	2,4	1,6	0,9	0,6	1,5	–	2,3

* По: Данилкин и др., 1995; с изменениями.

Таблица 33. Социальная структура популяции сибирской косули во время осенней миграции (Амурская обл., сентябрь – октябрь 1988–1993 гг., n = 6304)*

Пол и возраст	n, %	Одиночные животные	Состав группы								Всего косуль
			взрослые самцы	годовалые самцы	самки старше года	телята	самцы и самки без телят	семьи	группы семей	смешанные группы	
Взрослые самцы	n 405 % 36,1	168	115	72	3	47	135	87	91	1123	
Годовальные самцы	n 123 % 22,0	104	72	81	3	37	53	30	58	561	
Самки старше года	n 245 % 10,9	72	86	105	950	34	250	80	419	2241	
Телята	n 12 % 0,5	4	3	–	53	–	1457	337	513	2379	
										100	

*По: Данилкин и др., 1995; с изменениями.

с января по апрель. Телята кочуют вместе с матерью, но потеряв ее, передвигаются самостоятельно (0,5%), объединившись с другими телятами (2,2%), в компании со взрослыми и годовалыми самцами (0,3%), а иногда присоединяются к семейным и смешанным группам (табл. 33). Весной большинство сеголетков, так же как и осенью, перемещаются в составе семейных групп, однако значительная часть их (около 25–30%) видимо оставшихся без матерей, погибших при промысле, передвигается самостоятельно в конце миграции (в конце мая), когда большинство взрослых самцов и самок уже находятся на своих летних участках обитания (Данилкин и др., 1995).

Итак, семья у косуль служит ядром большинства группировок и, в конечном счете, составляет основу всей социальной организации популяций. Взрослые самки-матери к тому же обычно являются лидерами (вожаками) групп. В лесостепной уральской популяции сибирской косули они лидировали в 86% случаев, взрослые самцы – в 9,5, полувзрослые самцы – в 1,5 и телята – в 3% (Соколов, Данилкин, 1981). Примерно такую же картину мы зарегистрировали и в лесостепной популяции европейской косули в Белгородской области (рис. 36). Лидерами мигрирующих осенних групп, как правило, также бывают взрослые самки (81,6%), реже взрослые (9,9%)

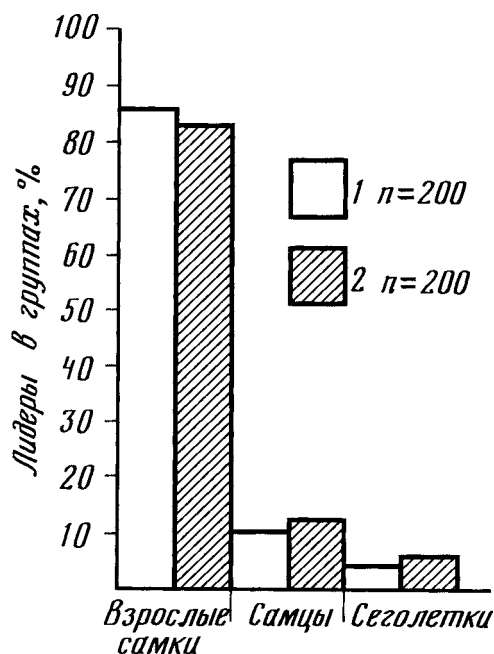


Рис. 36. Лидеры в группах сибирской (1) и европейской (2) косуль.

и полувзрослые (6,5%) самцы и очень редко (2%) телята (Данилкин и др., 1995). Весной доля лидирующих взрослых самцов может возрастать (Смирнов, 2000б).

Приведенная выше характеристика социальной организации популяций косуль будет далеко не полной без учета взаимоотношений особей в пространстве.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПЕРЕМЕЩЕНИЯ

Пространственная структура популяций косуль, как и вся их социальная организация, существенно изменяется в течение года, но относительно сходна на протяжении двух больших периодов: летнего (репродуктивного и территориального), когда животные, ведущие преимущественно одиночный образ жизни, диффузно распределены по площади; и зимнего (атерриториального), когда происходит концентрация преимущественно объединенных в группы зверей на кормных участках, а распространение их по площади имеет агрегированный характер. Кроме того, летом территориальное поведение животных различно в зависимости от пола и возраста.

Участки обитания и территориальность

Территория у взрослых самцов летом. Весной, сразу же после таяния снега, взрослые самцы европейской (рис. 37) и сибирской (Соколов, Данилкин, 1981) косуль из года в год занимают в основном одни и те же территории, которые они охраняют от других самцов и маркируют ольфакторно-оптическими метками. Маркировка территорий начинается еще до очистки рогов. Право на владение территорией каждый год приходится отстаивать в борьбе с другими особями, особенно молодыми. Заняв однажды территорию, большинство зверей остаются на ней в течение всей жизни (Meуer, 1968; Bramley, 1970; Strandgaard, 1972; Loudon, 1978; Смирнов, 1978; Данилкин, Минаев, 1988; Данилкин, 1992б, 1999; Johansson, Liberg, 1992).

Размеры территорий самцов, как правило, обратно пропорциональны плотности населения косуль и находятся в пределах от 2 до 200 га (табл. 34). В лучших летних биотопах выше плотность населения и соответственно меньше размеры территорий.

Границами территорий обычно служат заметные ориентиры: опушки леса, дороги, просеки, тропинки, склоны оврагов, ручьи и реки. Их конфигурация при неизменной плотности населения почти не меняется. При высокой плотности некоторые молодые самцы могут захватить и удержать за собой часть участка старого самца или

Таблица 34. Размеры территорий взрослых самцов при разной плотности населения косуль

Особей на 1000 га	Размеры территорий, га		Источник информации
	европейская косуля	сибирская косуля	
10–20	126–204	100–170	Hennig, 1962; Mottl, 1957, 1962; Kurt, 1968;
30–100	38–157	35–120	Prior, 1968; Bramley, 1970, 1972; Strandgaard,
100–200	6–100	18–37	1972; Bobek, 1977; Ellenberg, 1978; Janeau et
200–300	12–39		al., 1981; Sempere, 1982; Fruzinski et al., 1983;
300–400	7–20		Cederlund, 1983; Bideau et al., 1983; Соколов,
400–500	5–10		Данилкин, 1981; Соколов и др., 1982, 1986;
600	2–9		Дарман, 1986; Данилкин, Минаев, 1988

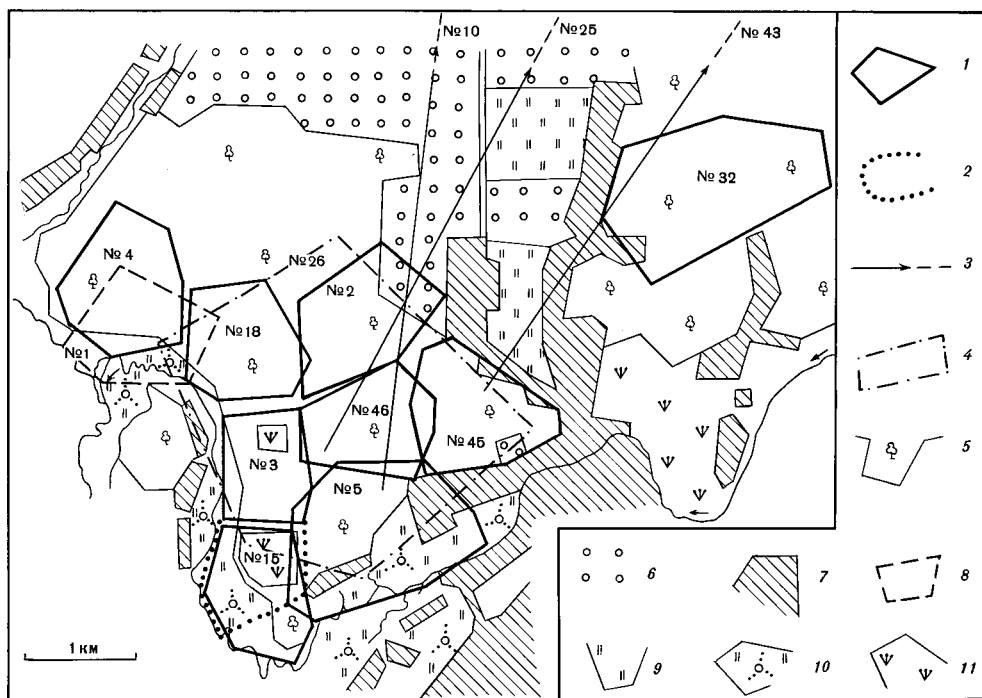


Рис. 37. Территориальность у самцов европейской косули (15 апреля – сентябрь; по данным радиопрослеживания и визуальным наблюдениям в заповеднике «Лес на Ворскле» Белгородской области в 1982–1986 гг.).

1 – территории взрослых самцов; 2 – изменение границ территории самца N 3; 3 – эмиграция годовалых особей; 4 – участок обитания двухлетнего самца N 26; 5 – лес; 6 – фруктовые сады; 7 – строения поселков; 8 – участок обитания годовалого самца N 1; 9 – пустошь; 10 – луг с кустарником; 11 – поля.

совсем изгнать его. Территорию самца, погибшего зимой, занимает весной молодой самец. При гибели хозяина летом часть его владений могут занять соседние самцы (Данилкин, Минаев, 1988).

При умеренной плотности населения территории соседних самцов практически не перекрываются (рис. 37) или перекрываются очень незначительно (Kurt, 1968b; Prior, 1968; Bramley, 1972; Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, Минаев, 1988; Charpman et al., 1993). Границы поддерживаются в основном взаимным избеганием заходов на чужой участок. Однако большинство самцов совершают кратковременные «рейды» по чужим участкам (Соколов, Данилкин, 1981) и возвращаются на свои в тот же или на следующий день. При высокой плотности населения и, особенно, в вольерах, где жизненное пространство ограничено, участки взрослых самцов могут частично накладываться один на другой за счет совместного использования кормовых площадей (Соколов и др., 1982; Sempere, 1982; Maublanc et al., 1987). Частичное их наложение наряду со значительными сокращениями площади позволяет популяции образовывать высокую плотность населения даже при ярко выраженной территориальности самцов.

Размеры суточных участков взрослых самцов зависят от общей площади их территорий и поведения животных. В Белгородской области у радиомеченых особей они

равнялись в среднем 49 га (от 4 до 97 га) и составляли около 40% от средней площади (122 га) летних участков. Ежедневно каждый зверь охраняет (осваивает) лишь часть своей территории. До 70% точек радиопеленгации приходится на центральную зону. Следовательно, для многих самцов она представляет наибольшую ценность. Однако при маленьких территориях каждый день осваивается практически вся площадь (Данилкин, Минаев, 1988; Данилкин, 1992б).

Во время гона территориальная организация популяции существенно не изменяется (Bramley, 1972; Соколов, Данилкин, 1981; Sempere, 1982). В начале гона самцы обычно спариваются с самками, обитающими на их участках. Очевидно, что при такой пространственной структуре преимущество в размножении получают особи, на территориях которых имеется больше участков обитания самок. В конце гона учащаются рейды самцов за пределы своей территории в поисках самок в течке, но территориальность еще сохраняется, хотя с каждым днем заметно уменьшается, особенно в мигрирующих популяциях.

Участки обитания у одно-двухлетних самцов. Летом взрослые самцы изгоняют со своих территорий молодых самцов, и те вынуждены эмигрировать с материнского участка (рис. 37). Однако осенью большинство их возвращается на это место, и снова покидает его следующей весной (Соколов, Данилкин, 1981; Дарман, 1986; Данилкин, Минаев, 1988). Площади летних участков обитания эмигрантов превышают 1000–2000 га, что несравненно больше, чем у взрослых животных в этот период.

В популяциях с очень высокой плотностью и в больших вольерах не все трехлетние самцы могут стать территориальными, тогда как в разреженных некоторые годовалые ведут себя как территориальные (Ellenberg, 1978). В плотно заселенных биотопах на место изгнанных молодых косуль из соседних угодий приходят другие, и взрослым самцам приходится вновь и вновь защищать свою территорию. К тому же далеко не все одно-двухлетние самцы покидают район, где они родились и выросли. Часть их широко кочует летом по участкам нескольких соседних самцов, а некоторые из них становятся «спутниками» территориальных самцов, сопровождая их повсюду по меньшей мере до периода гона (Соколов, Данилкин, 1981; Дарман, 1986). В редких случаях хозяин территории не проявляет к молодому зверю явной агрессивности, позволяя находиться на его участке.

В целом молодые самцы косуль, в отличие от взрослых, показывают более разнообразный спектр пространственного поведения (рис. 38):

- эмигрируют из района рождения;
- занимают свободные участки за пределами территориальной зоны;
- кочуют по территориям нескольких самцов;
- занимают маленький участок в пределах «буферной зоны» между территориями соседних самцов;
- обитают на территории одного из самцов-«пацифистов», не проявляющих к ним явного агрессивного поведения;
- становятся «спутниками» территориального самца, всюду следуя за ним.

Одно-двухлетние самцы представляют собой явный экологический резерв, позволяющий быстро заполнять образовавшиеся в результате смертности взрослых особей «бреши» в территориальной структуре, что в конечном счете способствует размножению и выживанию популяции.

Участки обитания у взрослых самок. Пространственное распределение у самок в летний период имеет другой характер, нежели у самцов (рис. 38). В конце весны беременная самка отделяется от группы и примерно за 3–4 недели до отела занимает

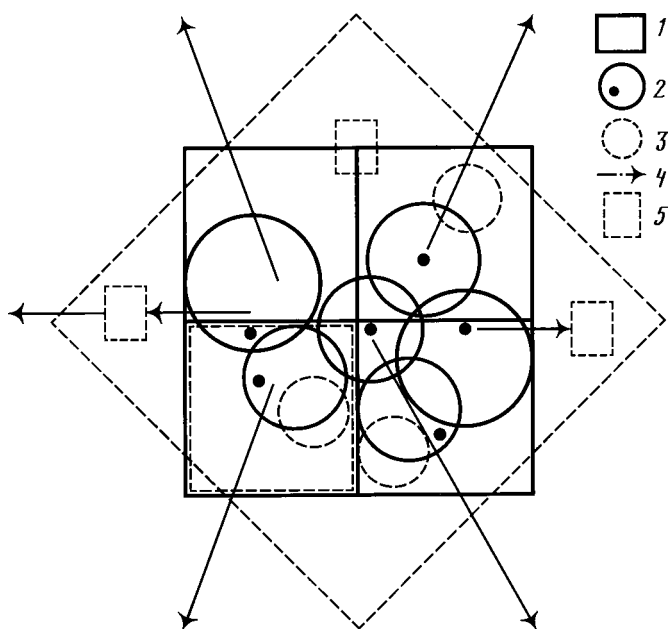


Рис. 38. Схема пространственной структуры популяции косуль в репродуктивный период. 1 – территории взрослых самцов; 2 – участки обитания половозрелых самок с родовым участком; 3 – участки обитания годовалых самок; 4 – эмиграция годовалых особей; 5 – различные варианты участков обитания одно-двухлетних самцов (пояснения см. в тексте).

один и тот же на протяжении нескольких лет родовой участок размером в несколько гектаров, который защищает от других самок. Быстрыми агрессивными наскоками, а иногда и при помощи ударов передними конечностями, она вынуждает других самок и своих телят из прошлогоднего помета покинуть его.

В биотопе далеко не все участки пригодны в качестве родовых. Как показывают мои наблюдения, они должны соответствовать следующим требованиям: располагаться в защищенном месте («просматриваемость» родовых участков оказывается значительно меньше, чем окружающей их местности), поблизости от источника высококачественного корма и неподалеку от воды. Таким условиям чаще всего отвечают опушки леса, высокотравные луга и, особенно, долины ручьев и рек, поросшие густым кустарником. Плотность населения беременных самок в этих биотопах максимальна. В некоторых случаях они защищают каждую отдельно стоящую группу кустов на лугу, в то время как неподалеку в сплошном лесном массиве родовых участков может и не быть. Близость жилища человека не влияет существенно на выбор родового участка, и там, где косули не подвергаются чрезмерному преследованию, некоторые самки рожают в 100–200 м от строений. Однако фактор беспокойства может привести к эмиграции беременных самок со своего участка даже непосредственно перед родами (Соколов и др., 1986).

Таким образом, в отдельных биотопах даже при сравнительно невысокой плотности населения (40–50 особей на 1000 га) наблюдается дефицит родовых участков.

Спустя одну-две недели после отела участки обитания самок начинают заметно расширяться и с увеличением возраста детенышей все более накладываются один на

другой. Большинство матерей остаются поблизости от места родов вплоть до осени, т.е. до конца сезона размножения. Концентрация их в определенных биотопах приводит к тому, что в период гона на территориях одних самцов находятся несколько самок, на территориях же других они могут вообще отсутствовать. Однако в белгородской популяции некоторые самки в конце июня – в июле покидали свои родовые участки и вместе с телятами переходили на другие за несколько сотен метров, попадая таким образом на территорию другого самца, который покрывал их (Данилкин, 1992б). Эти обстоятельства (расширение и смена участков у части самок) позволяют участвовать в размножении и тем самцам, на чьих территориях летом нет родовых участков.

Площади суточных участков обитания лактирующих самок в наших исследованиях (Данилкин, Минаев, 1988) в Белгородской области были в среднем 24,1 га (от 7 до 34 га, $n = 16$), сезонных (с конца апреля по август включительно) – 73 га (от 39 до 107 га, $n = 7$), что близко к данным Седерлунда (Cederlund, 1983) для косуль в Швеции (суточные участки 12,3 га, сезонные – 94,6 га). Размер суточных участков обитания детенышей летом в несколько раз меньше, чем у матери: в июне и июле он минимален – 1–8 га, в августе – от 3 до 14 га. С середины сентября площадь участков матерей и их телят становится одинаковой, что говорит о синхронизации активности и пространственного поведения семьи.

Как и у самцов, размеры сезонных участков обитания самок, очевидно, определяются качеством биотопа: чем он лучше, тем выше плотность их населения и тем меньше пространство, занимаемое каждой. В пределах ареала оно колеблется от 1–7 га в период отела и до 180 га к концу летнего сезона; в популяциях с высокой плотностью населения – в среднем от 7 до 60 га (Mottl, 1957, 1962; Kurt, 1968b, 1970; Nikolandic, 1968; Bramley, 1972; Strandgaard, 1972; Ellenberg, 1978; Janeau et al., 1981; Cederlund, 1983; Fruzinski et al., 1983; Chapman et al., 1993).

Участки обитания у одно-двухлетних самок. В популяциях с умеренной плотностью большинство молодых животных занимают свободные площади, прилегающие к материнским или перекрывающие их. После гибели или при искусственном удалении взрослой самки (Bramley, 1972) на ее участке сразу же обосновывается молодая самка, обычно ее дочь, которая может телиться там же, где и мать (Aylmer, 1977).

При высокой плотности населения значительная часть молодых самок в конце весны покидает родительский участок (Bramley, 1972; Strandgaard, 1972; Loudon, 1978; Данилкин, Минаев, 1988). Пока что известны два фактора, способствующие их миграции: агрессивность к ним беременных самок непосредственно перед родами и спустя некоторое время после отела (Kurt, 1963) и агрессивность территориальных самцов, направленная конкретно не на молодую самку, а на ее брата, если пара прошлогодних детенышей держится вместе после распада семьи (Данилкин, Минаев, 1988). Это обстоятельство способствует тому, что новые участки заселяются не только молодыми самцами-эмигрантами, но и молодыми самками, а в общем этот процесс способствует расселению вида.

В целом молодые самки демонстрируют меньшую вариабельность пространственного поведения, нежели самцы-одногодки (рис. 38):

- эмигрируют из места рождения;
- занимают участки поблизости от участка обитания матери;
- в редких случаях широко кочуют по территориям нескольких взрослых самцов в паре с годовалым самцом, скорее всего, братом.

Сложные семьи. Большинство взрослых зверей занимают из года в год одни и те же участки обитания. Зоны выращивания детенышей находятся в тесном соседстве и

накладываются одна на другую прежде всего у близкородственных особей – матерей и их прошлогодних телят-самок, обосновавшихся на участках, граничащих с материнским. Эти зоны чаще всего находятся в пределах территории одного и того же самца, который менее агрессивен к своим повзрослевшим детям, нежели к другим. Гон проходит обычно на территории самца, спаривающегося с одними и теми же самками, причем нередко – с дочерьми.

Таким образом, в репродуктивный период основу пространственной структуры популяций косуль составляют участки обитания «сложной семьи» (состоящей из нескольких близкородственных самок и их детенышей), «привязанные» к территориям определенных самцов (Kurt, 1968, 1970; Strandgaard, 1972; Ellenberg, 1978; Stubbe, Passarge, 1979; Cederlund, 1983; Vincent et al., 1983; Maublanc et al., 1987; Данилкин, Минаев, 1988). Зимой эти самцы могут входить в состав семейной группы, сложной семьи или объединения, в которое входит их семья. Однако последнее не является правилом, и многие из них вне репродуктивного периода живут отдельно.

Следовательно, несмотря на кажущийся одиночный образ жизни косуль, в репродуктивный период популяция в основном состоит из совокупности сложных семей. Члены семей хорошо знают друг друга, что сокращает количество взаимных столкновений, облегчает спаривание, объединение в группы в зимний период и способствует лучшему сохранению нового поколения.

В общем виде картина летней пространственной структуры популяции схематично изображена на рисунке 38.

Внутрипопуляционная структура в зимний период. В зимний период (октябрь – апрель) внутрипопуляционная пространственная структура существенно отличается от летней. Она различна в разных регионах и отражает общую пространственную стратегию популяций, в основном определяемую неблагоприятными экологическими факторами, в первую очередь – высотой снежного покрова. Есть популяции сезонно мигрирующие, есть оседлые и те, в которых имеются как оседлые, так и сезонно мигрирующие особи, причем число тех и других зависит от высоты снежного покрова. Картина внутрипопуляционной структуры усложняется и тем, что ранней осенью и весной одни животные уже изменяют свое территориальное поведение, другие еще нет, и в этот момент происходит как бы наложение одного на другой двух периодов – территориального и атерриториального.

Участки обитания отдельных особей и разных групп в зимний период широко перекрываются (рис. 39), меняется их конфигурация и размеры. В пределах сезонного участка отчетливо выделяются одна или несколько кормовых зон, на которых звери проводят большую часть суток. В популяции европейской косули в Белгородской области размеры участков меченых особей с октября до апреля составили в среднем 508 га (от 124 до 1002 га, $n = 24$) и были примерно одинаковыми у животных разного пола и возраста. Это максимальные для европейской косули площади участков обитания в зимний период. Относительно близкие к ним значения дают Седерлунд (Cederlund, 1982, 1983) для шведской популяции и Зейда, Бауерова (Zejda, Bauerova, 1985) для полевой популяции в Чехословакии (от 40 до 812 га, в среднем 200 га). Во всех других районах Западной и Центральной Европы они меньше в 3–10 раз (Mottl, 1962; Kurt, 1970; Ellenberg, 1978; Videau et al., 1983b; Vincent et al., 1983; и др.).

Эти отличия, скорее всего, объяснимы условиями обитания исследуемых популяций: чем хуже экологическая ситуация, тем шире животные вынуждены перемещаться в поисках корма, что особенно характерно для мигрирующих и полевых (Zejda, Nomolka, 1980) популяций. Соответственно гораздо большими становятся и суточ-

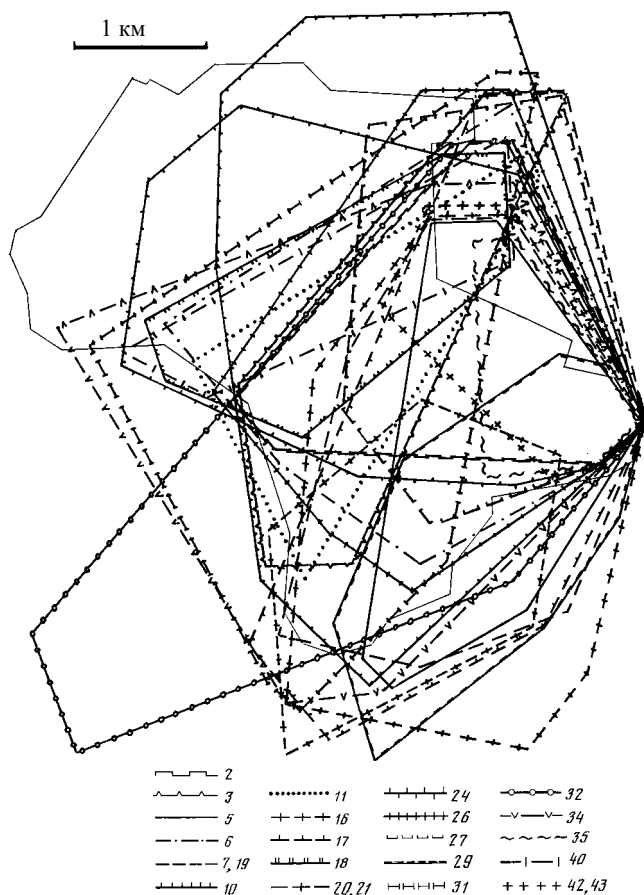


Рис. 39. Пространственная структура популяции европейской косули в зимний период (октябрь – март 1982–1986 гг., заповедник «Лес на Ворскле» Белгородской области). 2–43 – участки обитания животных, снабженных радиопередатчиками и другими метками.

ные участки обитания. В популяции европейской косули в Белгородской области, например (Данилкин, Минаев, 1988), при высоте снежного покрова до 25 см они были в среднем 103 га (от 30 до 243 га, $n = 24$). Однако увеличение кормовой площади при снижении запасов корма продолжается до известных пределов. С резким повышением уровня снежного покрова суточные участки зверей заметно уменьшались, и при его высоте от 50 до 150 см некоторые особи и группы в отсутствие фактора беспокойства в течение одной-двух недель оставались на площади 2–7 га. Значительное уменьшение участков обитания в особенно суровые и многоснежные зимы наблюдалось и в других популяциях европейской косули (Cederlund, 1983; Maublanc et al., 1987), что, видимо, связано с экономией энергетических затрат на передвижение.

У сибирской косули на Южном Урале, по моим наблюдениям, зимние участки обитания отдельных заметных групп или меченых особей составляли около 500–700 га в среднем ($n = 18$). Размеры суточных участков ($n = 34$) колебались от 5 до 320 га в зависимости от высоты снега и в среднем были около 123 га. Длина суточного хода –

2,9 км (от 1,2 км до 7,3 км). На юге Красноярского края размеры зимних участков обитания групп примерно такие же – 500 га при суточных участках в 40 га. Длина суточного хода зверей здесь – 1,9–3,8 км (Зырянов, 1975), в Якутии – 2,3 км (от 0,7 до 2,6 км), а размер участка – 100–300 га (Аргунов, 2009).

Весной участки обитания животных нередко больше, чем зимой или осенью. У зверей резко увеличивается метаболическая активность, вызывающая большее потребление пищи. С уменьшением и сходом снежного покрова они начинают широко передвигаться в поисках появившейся зеленой растительности и перемещаются к своим летним участкам. У самцов в период занятия территорий возрастает локомоторная активность. Увеличение размеров участка обитания в осенние месяцы (по сравнению с летним периодом) объясняется снижением территориальности при большой свободе передвижения в бесснежный (или малоснежный) период. Крайнее выражение таких перемещений – сезонные осенние и весенние миграции.

Годовые и индивидуальные участки обитания. Годовой участок обитания у косуль складывается из их участков в летний и зимний периоды и путей перехода от одних к другим, если они различны. В оседлых популяциях у особей, живущих в благоприятных биотопах, сезонные участки обитания совпадают; при худших условиях участок обитания в зимний период обычно шире летнего или иной. В мигрирующих популяциях, как уже отмечалось, они полностью различаются почти у всех особей. В схематичном виде структура годовых участков обитания с учетом изложенных обстоятельств отражена на рисунке 40.

Размеры годовых участков в пределах ареала различны. На Южном Урале у четырех меченых сибирских косуль они составили в среднем 520 га (от 332 до 828 га). Близкими к ним по площади оказались годовые участки обитания европейских косуль в Белгородской области (без учета участков годовалых самцов-эмигрантов) – 471 га (от 189 до 845 га, $n = 26$), у взрослых самок – 459 га (от 237 до 701 га, $n = 11$), у полувзрослых самок – 598 га (от 257 до 825 га, $n = 5$), у взрослых самцов они были меньше, чем у самок, – 385 га (от 189 до 845 га, $n = 9$), у двухлетнего самца – 733 га. Телята в возрасте до одного года имели примерно такой же участок, как и их матери. У всех самцов-эмигрантов в возрасте от одного года до двух лет, возвратившихся осенью на место первой зимовки (на родительский участок), его площадь превышала 2000 га (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, Минаев, 1988).

Индивидуальные (многолетние) участки взрослых особей этой популяции широко перекрывались (рис. 41) и по размерам были близки к годовым, хотя и больше их – в среднем 583 га (от 304 до 1132 га, $n = 10$). У обоих полов они оказались примерно одинаковы: у самцов – 595 га (от 304 до 1132 га, $n = 5$), у самок – 590 га (от 342 до 716 га, $n = 5$). Сходные данные получены для полевой популяции косуль в Чехословакии

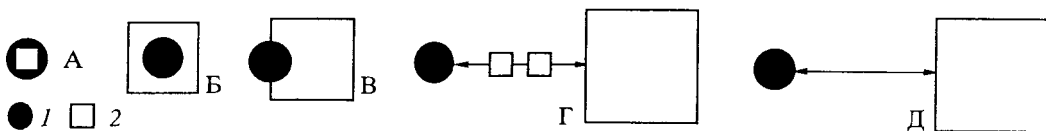


Рис. 40. Схема структуры годового участка обитания у оседлых (А–В) и мигрирующих (Г, Д) косуль.

Участки обитания: 1 – летний, 2 – зимний.

(Zejda, Bauerova, 1985), где площади перекрывающихся индивидуальных участков равнялись в среднем 546 га (от 440 до 755 га), у самцов – 447 га (от 148 до 574 га), у самок – 592 га (от 160 до 755 га). Несколько меньшего размера они были в Швеции (Cederlund, 1982, 1983). В Польше у полевой популяции индивидуальные участки составили у самцов 168 га, у самок – 219 га, годовые, соответственно, – 151 и 141 га (Pielowski, 1984). У лесной популяции эти показатели не превышали 52 га у самцов и 77 га у самок (Fruzinski et al., 1983). В других районах Европы размеры годовых и индивидуальных участков, как правило, находятся в пределах 20–100 га (Mottl, Bramley, 1972; 1962; Strandgaard, 1972; Vincent et al., 1979, 1983; Janeau et al., 1981; Bideau et al., 1983; Konig, 1987; Dworschak et al., 1991), причем они могут быть примерно одинаковыми у самцов и самок или же большими или меньшими у одного из полов.

Из приведенных в этом разделе данных видно, что у полевых косуль и популяций, находящихся на севере и востоке ареала в худших экологических условиях, годовые и индивидуальные участки обитания особей больше (при меньшей плотности населения!), чем в популяциях, занимающих более благоприятные биотопы. К тому же у первых индивидуальные участки весьма значительно накладываются (зимой) один на другой.

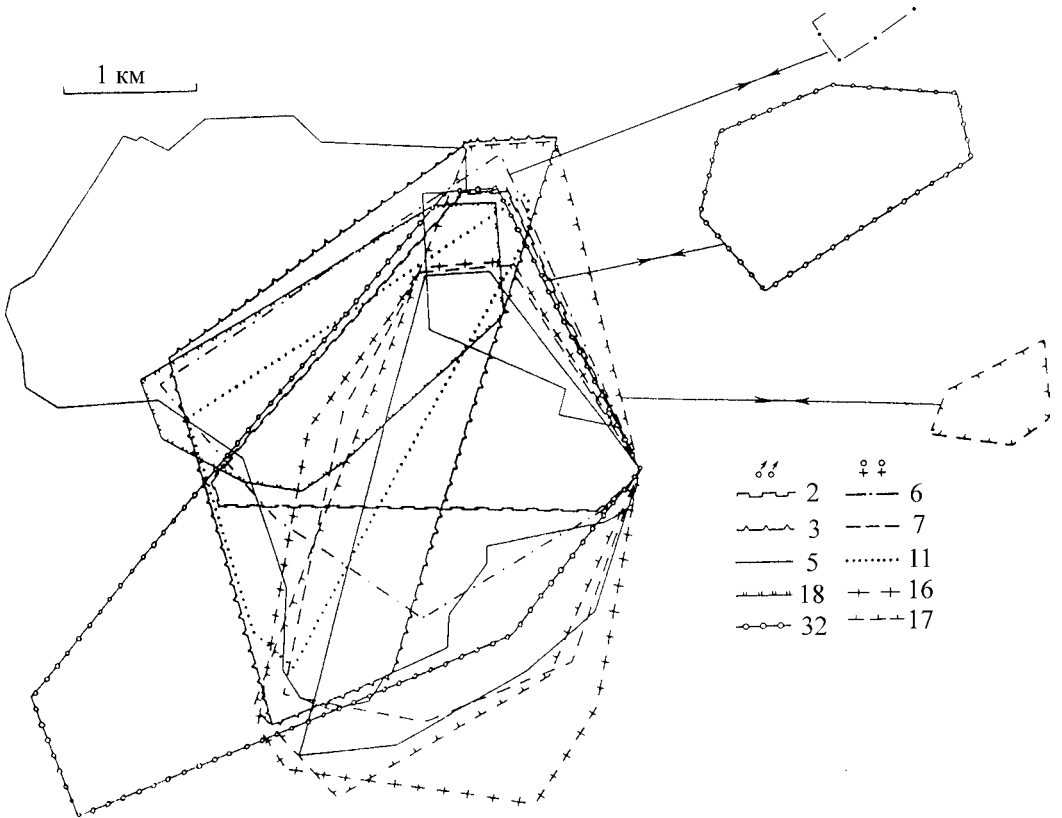


Рис. 41. Многолетние участки обитания радиомеченых взрослых европейских косуль в заповеднике «Лес на Ворскле» Белгородской области (1982–1986 гг.).

Сезонные миграции

Косули – очень пластичные в экологическом отношении животные. Они, как показано выше, весьма «привязаны» к своему участку обитания, но на неблагоприятные факторы среды реагируют временным перемещением в другие районы. Особенно отчетливо эта особенность проявляется у сибирской косули, обитающей во многих регионах в таких условиях, в которых лишь при своевременных миграциях ее популяции могут выжить. И только такие популяции, у которых в процессе эволюции выработалось сезонное миграционное поведение, обеспечивают относительное процветание вида в областях, где отрицательные факторы среды, казалось бы, превышают его экологические возможности. Миграции, тем не менее, присущи и европейской косуле.

Европейская косуля. Массовое мечение косуль в Европе показало, что большинство зверей регистрируются повторно в пределах 1–3 км от места мечения, и лишь отдельные особи уходят за 10–50 км (Rieck, 1956; Strandgaard, 1972; Blankenhorn, 1975; Ellenberg, 1978; Sempere, 1979; Stubbe, Passarge, 1979; Pielowski, Bresinski, 1982; Fruzinski et al., 1983; Reimoser, Zandl, 1987). Эти и другие исследования указывают на ярко выраженную оседлость европейской косули.

С другой стороны, очевидно, что в оседлых популяциях есть животные, совершающие дальние перемещения, которые на севере и востоке ее ареала, а также в горах могут носить характер регулярных сезонных миграций. Отмечены сезонные вертикальные кочевки в восточной части Грузии (Арабули, 1963а), Кавказском заповеднике (Чернявская, 1956) и в предальпийских областях Швейцарии (Robin, 1975); осенние перемещения в центрально-черноземных областях России (Простаков, Обтемперанский, 1986); спорадические летние передвижки животных в Молдавии, связанные с усыханием водоемов (Успенский, Лозан, 1965).

Значительные перемещения животных зафиксированы на севере Европы, где природные условия не вполне благоприятны для вида: в Норвегии – на 90 км (Mytberget, 1965), в Швеции – на 205 км (Strandgaard, 1972), а в Финляндии отдельные особи удалялись на 700 км от границ основного ареала. Мигранты (одиночные самцы и самки с телятами) придерживаются здесь морских побережий, речных долин и берегов озер, где высота снега меньше и есть корм в виде стогов сена (Pulliainen, 1980). В Швеции одна из меченых самок вернулась вместе со своим теленком на прошлогодний зимний участок, находившийся примерно в 40 км от летнего участка, и в мае снова мигрировала отсюда, а другая косуля совершала миграции за 6 км от летнего участка (Cederlund, 1982). В Норвегии на расстояние более 10 (до 46) км сезонно перемещались около трети радиомеченых самок (Mysterud, 1999). Мигрирующие звери зарегистрированы и в других оседлых популяциях в Западной и Центральной Европе, однако они составляют здесь, вероятно, не более 1–2% (Strandgaard, 1972; Ellenberg, 1978).

В России миграционный путь этих копытных проходит недалеко от Санкт-Петербурга (рис. 42). «Почти ежегодно с завидным постоянством в мае – июне косуля движется здесь с запада на восток, переплывая Нарву небольшими группами (по 2–3 особи) в одном и том же ее участке протяженностью около 15 км, расположенном между деревнями Кукин Берег и Пустой Конец. В несколько меньших масштабах такие миграции прослеживаются в верхнем течении Нарвы между побережьем Финского залива и Ивангородом, а также на р. Луге и в районе Сабск-Ивановское» (Верещагин, Рукасов, 1979). Из Прибалтийских республик звери постоянно подкочевывают в пригра-

ничные районы Псковской области. В октябре – ноябре часть животных откочевывает в западном и юго-западном направлениях (Русаков, 1978).

С помощью радиопрослеживания нами достоверно выявлены регулярные сезонные миграции части особей в заповеднике «Лес на Ворскле» Белгородской области на расстояние, превышающее 10 км (Соколов, Данилкин и др., 1986; Данилкин, Минаев, 1988). Осенне-зимние перекочевки здесь весьма растянуты по срокам в зависимости от высоты снежного покрова, весенние – гораздо более заметны. Первыми в конце марта – начале апреля в разгар таяния снега начинают целенаправленно перемещаться к своим территориям взрослые самцы. Один из них, форсировав в период половодья реку шириной 200 м, прошел расстояние около 13 км за 5 дней. Взрослые самки начинают передвигаться к местам отела позднее самцов, уже после полного таяния снега и массового появления первоцветов. Одна из взрослых самок, снабженная радиопередатчиком, ежегодно покидала заповедник в апреле: в 1984 г. – 13-го, в 1985 – 16-го, в 1986 – 10-го числа, преодолевая расстояния в 10–12 км за один день. Осенью в октябре – ноябре она вместе с детенышами возвращалась в заповедник на один и тот же участок. Весна в 1987 г. запоздала в этом районе примерно на месяц, соответственно на месяц сдвинулись сроки миграции.

В этом заповеднике совершенно четко проявляется зависимость перемещения козюль от высоты снежного покрова (рис. 49). При высоте снега менее 20–30 см большая часть зверей не покидала летние участки. При снежном покрове от 30 до 40 см на них оставались зимовать лишь отдельные животные, да и то только на малоснежных зонах или при больших запасах веточного корма. При высоте рыхлого снега более 40 см

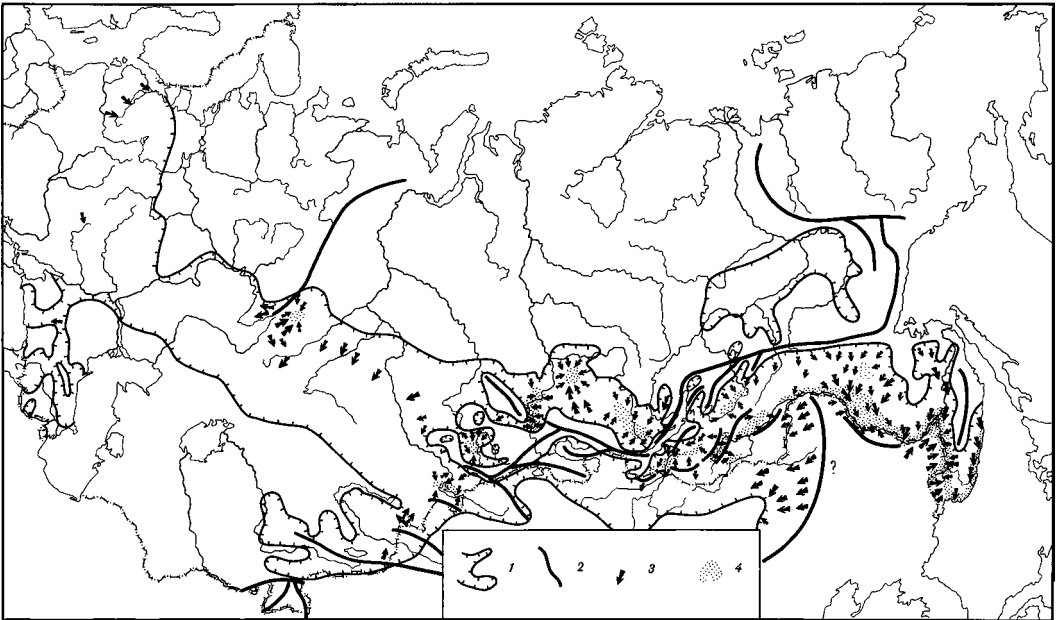


Рис. 42. Схема основных путей сезонных миграций популяций козюль. 1 – граница ареала; 2 – основные горные системы (осевые части); 3 – основные направления осенне-зимних перемещений; 4 – зоны зимней концентрации животных.

буквально все косули оставляли свои летние участки и перемещались на окраину заповедника или за его пределы, концентрируясь в малоснежных местах по долине реки или во фруктовых садах. Сюда же стекались звери со всех окрестных лесов, что приводило к увеличению их населения в районе наблюдений минимум в 3–4 раза. В этих же стациях они обитали и в особенно многоснежную зиму 1986/87 гг., когда высота снежного покрова достигала 1,5 м. Большая часть популяции все-таки выжила благодаря кабаньим тропам, по которым шло перемещение, и относительно быстро установившемуся плотному насту на открытых местах (при спокойной ходьбе пальцы у копытных широко раздвигаются, что увеличивает площадь опоры). Во фруктовых садах и ивняках им стали доступны практически все ветви на высоте до 2,5–3 м, что резко улучшило кормовую базу. При преследовании звери пытались передвигаться прыжками, глубоко проваливались в снег и легко становились жертвами браконьеров и собак. На лыжах не составляло особого труда через 10–15 мин преследования догнать их.

У европейской косули нет таких массовых сезонных миграций, как у сибирской, хотя сообщения о них имеются. На Украине в середине XVI в. во время сезонных перекочевок их убивали тысячами. В 30–40-х годах XVIII в. зимой в лесостепи животные образовывали стада до 100–300 голов, что также может косвенно говорить о возможности миграций (Кириков, 1959, 1966). На Ставропольской возвышенности в начале века отмечались перемещения зверей из Темного леса в долину р. Кубани (Динник, 1910). Однако все эти факты вполне могли относиться к сибирской косуле, скорее всего, обитавшей в этих районах ранее (см. «Распространение»).

Сибирская косуля. В Предуралье, по сообщению охотинспекций, в 70-е годы XX в. с западной части хребта животные мигрировали небольшими группами на запад, доходя до Волги.

На Урале миграции этих копытных (рис. 42) в XIX в. наблюдал и описал Л.П. Сабанеев. Осенью «...они в огромном количестве, большими или меньшими стадами, до 20–50 голов, переходят через Урал и сосредоточиваются исключительно в Каслинском Урале, где остаются до наступления весны, когда начинается обратное переселение... Сюда стекаются козули с севера, запада и юга из дач Полевского, Сысертского, Нязе-Петровского, Златоустовского заводов; здесь как бы сборный пункт и центр их распределения; дальше на юг и запад они малочисленнее и встречаются исключительно в летнее время... Приходящие с запада в одних и тех же местах переходят Карабайскую гору, а приходящие с Каштымского, Златоустовского и Миасского Урала – р. Вязовку. Большинство козлов собирается около Татоша, Ташкуля и Семикуля, Козлиной, Карабайской и Вишенных гор... Один охотник встретил раз осенью в 1850 году стадо в 500 голов, шедшее из Златоуста через Кыштымскую дачу, как стадо баранов...» (Сабанеев, 1872, 1875).

О причинах, вызывающих миграции косуль на Урале, Л.П. Сабанеев (1875) пишет следующее: «В Каслинской даче не бывает снегов, притом леса ее редки, вершины увалов более или менее обнажены, а нередко и эти снега уносятся в лога северо-западными ветрами. Совсем другое видим мы к северу, югу, и особенно на западном склоне Урала, снега там глубже, и в Уфалейских, особенно Нязе-Петровских дачах нередко достигают полутора-двух аршин. При таких условиях козулям становится затруднительным как добывание пищи, так и само передвижение».

Позднее, с уменьшением численности, характер миграций зверей на Урале стал иным. Ю.В. Аверин сообщает: «Регулярный уход козульт осенью из Миасского и Златоустовского Урала в Каслинский и возвращение их весной, как писал Сабанеев, сейчас места не имеет. Современные кочевки не носят характера массовых регулярных

передвижек. . . По словам старых промышленников, только раз на их памяти была массовая перекочевка козули с севера на юг. Ход животных начался поздней осенью 1911 г. и продолжался с перерывами до зимы. Встречались стада по 50 голов. Козуль всюду было так много, что некоторые охотники добыли за зиму 1911/12 г. до 300 козуль каждый. Дневная добыча в 2–3 штуки считалась небольшой; обычно убивалось больше – до 9 штук. Обратного хода весной не наблюдалось» (Аверин, 1949).

К середине XX в. на Урале весьма значительно изменилась экологическая обстановка. На путях миграций зверей были построены железные дороги, заводы и города. Основная масса козуль с хребтов стала кочевать на восток и северо-восток в Ильменские горы, откуда часть их уходила дальше в восточном и юго-восточном направлении в лесостепь, доходя до Казахстана. Осенью и зимой звери перемещались группами из 2–6 особей, весной в обратном направлении шли группы от 5–6 до 30–120 животных. В продолжительную многоснежную зиму 1941 г. наблюдалась массовая гибель зверей от истощения и воспаления легких, в основном молодых и беременных самок (Ушков, 1954).

Во второй половине XX в., когда депрессия населения вида на Урале достигла апогея, а также из-за сильной урбанизации районов, по которым проходили пути миграций, массовые перемещения зверей на востоке хребта практически прекратились (Соколов, Данилкин, 1981; Дворников, 2010). Однако с увеличением поголовья в конце прошлого – начале нынешнего столетий они вновь стали очевидными. С восточных склонов осенью козули, по моим наблюдениям, небольшими группами и в одиночку уходили в лесостепи Свердловской и Челябинской областей. Из Курганской области в осенний и раннезимний периоды, судя по направленности следов животных, значительная их часть перемещалась в соседние области, в том числе в Тюменскую и на юг в Казахстан. В декабре 2006 г. зарегистрирована массовая («стадами из нескольких сотен особей») миграция зверей из Тюменской в Северо-Казахстанскую область в район г. Петропавловска. «Обратных перемещений козуль к исходным местам обитания не наблюдалось» (Ахметов, 2012).

О массовых миграциях козуль из России в Казахстан известно и из других источников. По сообщению Ф.Т. Герасимова (Куражсковский, 1952), в Кустанайской области в 1951 г. одиночками и стадами до 50 голов они шли с севера со стороны бора Аман-Карагай (возможно, из Троицко-Челябинского района) в сторону Аман-Тельды. Животные были сильно истощены. Большую часть их истребили люди и собаки, но часть уцелела и осталась жить в песках близ Тургая. В Северный Казахстан мигрировали звери из Тюменской, Курганской и Омской областей. В Павлодарскую область они заходили из Новосибирской области и, вероятно, из Алтайского края (Слудский и др., 1984). В Новосибирской области откочевки на юг отмечены Ю.С. Царевым (1969).

В Заилийском и Таласском Алатау обычны вертикальные миграции. Косули, живущие в пойме р. Или, оседлы. В Терской Алатау с верховьев р. Каркары звери уходят осенью в долины рек Большой Кокпак и Баянкол. В Джунгарском Алатау они кочуют в западном и северо-западном направлениях в предгорья и равнинные тугаи долины р. Лепсы, в пески Каракум, Таш-Каракум, Аралкум и Алакольскую котловину, с горного массива Текели – в пойму р. Тентек и в пески Сарыкум (Белоусов, 1978; Грачев, Смирнова, 1980; Слудский и др., 1984). С северных склонов хребта Тарбагатай животные мигрируют на север в Зайсанскую котловину. Западная часть Зайсанской котловины и пески Кызылкум служат зимовкой особей, обитающих на Калбинском, Нарымском и в западной части Курчумского хребтов (Поле, 1974). В восточную часть Зайсанской котловины (пески Айгыркум) кочуют звери с восточных склонов Курчум-

ского хребта и горных массивов, расположенных близ оз. Маркаколь. Сюда же и в юго-восточную часть Калбинского Алтая осенью уходит небольшая часть популяции Западного Алтая, а около 60–70% отсюда мигрирует в Алтайский край (Бекенов и др., 1992; Байдавлетов, 2012).

На Алтае зимой косули скапливаются в предгорьях в Майминском, Онгудайском, Алтайском, Солонешенском и Чарышском районах (Савинов, 1967). Часть их уходит в более южные районы (Лавров, 1929), куда, возможно, мигрируют звери из Восточно-Казахстанской области с Убинского и Ивановского хребтов (Слудский и др., 1984). С верховьев Катунь, где высота снежного покрова более 1 м, они кочуют в долину р. Бухтармы. Оставшихся на зиму особей добывают соболевщики или росомахи (Насимович, 1955). В конце позапрошлого века были известны миграции животных через Иртыш в районе между Бухтарминским и Александровским редутами (Никольский, 1883).

В настоящее время на Алтае существуют три основных потока мигрантов, устремляющихся в начале зимы в Горный Алтай. Основной из них – с северо-запада из предгорий и равнинных участков на юго-восток в горные районы по долинам рек Ануй и Песчаная через Ануйский, Чергинский и Семинский хребты, где часть животных остается на зимовку. Наиболее мобильные стада пересекают Чуйский тракт в районе сел Калмак и Черга, переплывают через Катунь выше устья Семы и задерживаются на ее правом берегу. Фронт этого миграционного потока достигает 50 км, протяженность – от 70 до 200 км. Второй, менее многочисленный поток мигрантов из западных предгорий направляется по долине р. Чарыш в ее верховья, останавливаясь в районе сел Усть-Кумир и Талица, а в многоснежные годы звери доходят до села Усть-Кан и распространяются восточнее. Длина миграционных путей около 120 км. Некоторые стада из предгорий бассейна р. Чарыш в начале зимы уходят на север, на равнину в сравнительно малоснежные сельскохозяйственные угодья. Из юго-восточной части края часть косуль мигрирует на запад и юго-запад на территорию Казахстана. Сроки миграции на этих направлениях зависят от начала обильных снегопадов и растянуты с конца октября до середины января. Третий миграционный поток отчетливо выражен на юго-западе Алтая. В конце октября – начале ноября животные кочуют из многоснежных районов Восточного Казахстана и с хребтов Коксуйского, Холзуна и других через верховья р. Кокса до ее притока – р. Карагай, распределяясь на зимовку в ее нижнем течении, а также в бассейн р. Белой и в верховья Чарыша. При сильных снегопадах происходит их откочевка в восточном направлении вниз по долине р. Кокса (Собанский, 1987, 1992, 2005).

Из-за резкого уменьшения численности зверей в 60-е годы XX в. практически исчезли два других миграционных потока: с севера на юг по долине Катунь в восточную часть Шебалинского района и с востока из бассейнов р. Лебедь, верхних притоков Бии, из Чуйского и Турачакского районов вдоль р. Сара-Кокши на запад в малоснежные районы по правобережью Катунь. В 80-е годы с увеличением поголовья намечалось восстановление этих миграционных путей.

Мигранты на Алтае движутся чаще в светлое время суток небольшими группами в 3–5 особей. Число животных, приходящих в горные районы, в отдельные годы существенно колеблется (на 70–100%) в зависимости от высоты снежного покрова. В малоснежные зимы большая часть косуль зимует в летних стациях (Собанский, 1987, 1992).

В Горном Алтае наряду с мигрирующими группировками обитают и оседлые. Большинство районов здесь отличается малоснежьем, и животным нет надобности покидать их. Наблюдается лишь незначительная передвижка в более благоприятные места: летом большая часть косуль поднимается в верхний пояс горных лесов, в сен-

тябре спускается в предгорные районы (Дмитриев и др., 1937; Дмитриев, 1938). Расстояния перемещений невелики: 8–20 км при диапазоне вертикальных миграций 500–1500 м. Сроки переходов определяются скоростью накопления снега (Собанский, 1992).

Отчетливо выражены миграции в Центральной Сибири. Здесь выделяются две крупные географические популяции: одна ограничена с запада Кузнецким Алатау и Абаканским хребтом, с юга – Западным Саяном, с востока – западными отрогами Восточного Саяна; другая находится восточнее Енисейского края и с юга и юго-востока ограничена Восточным Саяном и его отрогами. На севере границы популяций определяются зоной темнохвойной тайги (рис. 42). Особи первой географической популяции осенью мигрируют с Кузнецкого Алатау и Абаканского хребта на восток, с Западного Саяна – на север в хакасские степи. С западных склонов Восточного Саяна звери направляются к Енисею. Они движутся широким фронтом поодиночке и стадами до 60 и более особей по нескольким миграционным путям, перемещаясь в среднем на 50–60 км. Осенняя кочевка начинается в горных районах в начале-середине сентября, в равнинных – в конце сентября – начале октября, а заканчивается, в зависимости от динамики снежного покрова, в ноябре – феврале. Весенняя миграция в обратном направлении идет с начала апреля до конца первой декады мая. Осенью первыми уходят самки с молодыми, а затем взрослые самцы; весной самцы начинают перемещаться на 1,5–2 недели раньше. Протяженность миграций из Приангарья на юг достигает 200–250 км. На своем пути звери преодолевают такие крупные реки, как Ангара, Тасеева, Бирюса, Чуна и др. Популяция из долин рек Тасеева и Бирюсы со второй декады октября мигрирует на юг на расстояние от 40 до 100 км по трем направлениям. Южнее нет четко выраженных путей кочевков: с гор Восточного Саяна звери постепенно, по мере увеличения снежного покрова передвигаются в малоснежные предгорные и лесостепные угодья в район Канска. Отдельные стада остаются в местах летнего обитания – там, где им доступны зимние корма (Дулькейт, 1959; Лапсин, Соколов, 1971; Субботин, 1973; Дорофеев, Шибанов, 1975; Лавов, 1975; Мельников, 1978; Ельский, 1983; Лаптенко, Вербицкий, 1994; Савченко, Мальцев, 2002; Мальцев, 2004; Савченко, 2009; Смирнов, Минаков, 2009; Михеев, Никулина, 2010; Силаков, 2012). В подтаежной зоне Красноярского края косули зимуют лишь в малоснежье, в многоснежные зимы они уходят в лесостепную и степную зоны (Мальцев, 2004).

С образованием водохранилища Красноярской ГЭС традиционные пути миграций нарушились, что привело к сокращению численности местной популяции. Ниже плотины на протяжении 100 км Енисей не замерзает, становясь существенной преградой: переправы чаще всего оканчиваются гибелью зверей (Зырянов, 1975; Перовский, 2003). До образования Красноярского моря около тысячи косуль ежегодно переходили Енисей по льду ниже Сарагаша. Позднее путь миграции сдвинулся южнее на 70–100 км в район Ербы, где на западный берег Енисея переправляются всего 150–200 особей. Большая часть популяции остается на восточном берегу в менее благоприятных для зимовки местах. Переправе на другой берег мешает значительная ширина скользкого льда. Раньше лед, образовавшийся после шуги, не был таким гладким и не препятствовал передвижению (Лапсин, Соколов, 1971; Прокофьев, 1992; Савченко, Мальцев, 2002). В последнее десятилетие XX в. массовые осенние переправы косуль через Енисей на юге Минусинской котловины зарегистрированы в устьях рек Коя, Оя, ниже с. Сизая и возле с. Саянск (Лаптенко, Вербицкий, 1994). В конце XIX в. основной путь миграций через Енисей был между Усть-Ербой, Батенями и Лешкой Абаканской волости (Яблонский, 1892).

Отрицательное воздействие на миграционные пути косуль в Хакасии оказала также сеть новых железных и автомобильных дорог, но особенно пагубными для популяций стали распашка целинных земель – основных зимних кормовых стадий животных и браконьерство (Байкалов, Семенов, 1971; Мальцев, 2004). Миграции здесь из-за комплекса отрицательных факторов и снижения численности стали затухать.

Наиболее тщательное исследование миграций косуль в горных районах Саян проведено М.Н. Смирновым (1992, 1994, 2000б). В сентябре – октябре после продолжительного ненастья со снегопадами животные покидают лесолуговые высокогорные районы и уходят в малоснежные лесостепные лиственничники, преодолевая с остановками расстояние до 100–200 км. Весной, в апреле – мае, они возвращаются тем же путем назад. Продолжительность осенней миграции примерно 64 дня, весенняя короче – около 26 дней. Самки с детенышами покидают осенние участки раньше самцов. Весной самцы начинают мигрировать в обратном направлении раньше самок по еще глубокому (до 50 см) снегу. Передвигаются звери в основном в светлое время суток. Весной похолодания и снегопады замедляют или временно приостанавливают перемещения (некоторые группы возвращаются на расстояние до 40 км), осенью, напротив, ускоряют их. Перед глубокоснежными (до 100–150 см) перевалами весной скапливаются сотни косуль. Крупные самцы все же пробивают в снегу траншею, по которой движутся остальные звери. По характеру миграции эта горная саянская популяция во многом отличается от мигрирующей дальневосточной популяции, изученной нами (см. ниже).

Крупная географическая мигрирующая популяция довольно четко определяется в Иркутской области: с севера район ее распространения ограничен таежной зоной, с запада и юга – восточными склонами Восточного Саяна, с востока – Приморским и Предбайкальским хребтами. С горных хребтов и из северной тайги звери уходят осенью в разреженные леса и малоснежные пади в Приангарье, в Ордынские степи и другие степные и лесостепные районы (Троицкий, 1930; Подаревский, 1936; Фетисов, 1953). Свои впечатления о перемещениях животных в этом районе А.С. Фетисов описывает так: «Козули из многочисленных мест Саянских гор идут сюда как одиночно, так и группами в 3–5 и более голов. Внезапно выпавший глубокий снег заставляет их передвигаться более быстро. В Черемховском районе Иркутской области после выпавшего такого снега 7, 8 и 9 ноября 1943 г. мне пришлось наблюдать ход козуль на расстоянии по меньшей мере в 8–10 км шириной. Снеговой покров был буквально испещрен следами этого копытного. Миграция проходила кратковременно, интенсивно. Глубина снегового покрова в местах наблюдения достигала 35–40 см. В горах, южнее места наблюдений он был, конечно, еще более глубоким. «Ходовая» козуля мало останавливается во время миграции на одном месте. Внезапно выпавший снег буквально гонит ее к малоснежным местам. Основной причиной таких миграций является, несомненно, боязнь козули глубокого снега, покрывающего кормовую ветошь, не позволяющего козуле свободно передвигаться и лучше спастись от почти постоянно преследующих ее волков и других хищных зверей» (Фетисов, 1953).

В Забайкалье горный рельеф местности с обширными высокогорными гольцами и глубокоснежным, значительные открытые степные пространства отчетливо расчленяют регион на пригодные и непригодные для козули биотопы. Горные леса и здесь являются временными станциями козули. Ежегодно осенью животные вынуждены из-за многоснежья спускаться с горных хребтов в предгорья и лесостепь, где высота снега не превышает 30–40 см. С хребта Хамар-Дабан в Прибайкалье звери с выпадением снега мигрируют на юг (Лавов, 1978), восток и юго-восток; с северных склонов Джи-

динского хребта – на север; с южных – на юг в Монголию; с Малханского, Заганского и Кударинского хребтов – на их северные и южные предгорья; с хребта Улан-Бургасы – в верхне-среднее течение р. Оны, левобережную часть Курбинской котловины в лесостепи, прилегающие к долине р. Уды; с хребтов Цаган-Дабан и Цаган-Хуртей – в долины рек Худун, Кижинга, Илька (Смирнов, 1978).

В этом регионе известны миграции косуль от Байкала вверх по р. Баргузин (Доппельмаир, 1926). С Черского, Яблоневого и других близлежащих хребтов животные уходят в долины рек Джиды, Чикоя, Ингоды, Нерчи, Онона, Шилки, Ульдурги, Уды и Кижинги. Во время миграций эти и другие крупные реки не служат им заметным препятствием (Кузнецов, 1929; Фетисов, 1953; Скалон, 1960).

В многоснежные годы в южную часть Забайкалья могут перемещаться звери с северо-западных отрогов Большого Хингана. По описанию Н. Кирилова (1902), «зимой и в начале весны 1894/95 гг. в Дучарской волости избито до 2000 козуль, бежавших к нам с Маньчжурской стороны Аргуни».

Расстояния, на которые мигрируют косули в Западном Забайкалье, невелики: 20–60 км (Смирнов, 1978). А.А. Насимович (1955) считает, что на Витимском плоскогорье они имеют протяженность от 100 до 200 км. Первые перемещения стад в районы зимовок начинаются в сентябре. Группы мигрантов обычно состоят из 2–7, редко из 40–50 особей (Лавов, 1978). Весенняя миграция менее выражена и более растянута по срокам: начало ее отмечено в апреле, конец – в начале июня.

Расчлененность рельефа и постоянные из года в год пути перемещений зверей в Забайкалье приводят к образованию локальных группировок. Они, тем не менее, не совсем изолированы одна от другой, и между ними возможен обмен особями (Смирнов, 1970, 1978).

Сезонные миграции косуль отмечены на севере и востоке Монголии (Банников, 1954; Данилкин, Дуламцэрэн, 1981; Соколов и др., 1982). Из Китая с хребта Большой Хинган они уходят на территорию Монголии в равнинные степи за десятки и сотни километров от летних участков обитания, туда, где снега меньше. Наиболее заметными и протяженными были перемещения в особенно многоснежные зимы 1977 и 1978 гг., когда мигрирующие звери достигли районов Тамсаг-Булака и Матада – типичных мест обитания тысячных стад дзерена.

В Якутии регулярных сезонных миграций обычно не бывает, что объясняется довольно сходными климатическими и кормовыми условиями, совпадением летних и зимних стадий (Егоров, 1965) и невысокой численностью зверей. Однако в 2004 и 2006 гг. зарегистрированы осенне-зимние перемещения косуль с Лено-Амгинского междуречья на левобережье Лены, где было меньше снега, к левым притокам р. Амги, в правобережную часть нижнего течения р. Алдан и предгорья Верхоянского хребта. Протяженность миграционных маршрутов достигала 50–200 км (Ревин, Лабутин, 2007; Аргунов, 2009). В ноябре 2009 г., напротив, около 75% населения косуль сконцентрировалось на Лено-Амгинском междуречье, а на Лено-Вилуйском междуречье оно уменьшилось (Кривошапкин, Аргунов, 2011).

В XIX в. миграции косуль на Дальнем Востоке были столь интенсивны, что, по описанию Н.М. Пржевальского (1870) и П.И. Ветлицина (1902), во время массового хода охотник мог добыть до сотни особей. Из «Приложения к отчету военного губернатора Амурской области за 1888 г.» известно, что многоснежной зимой этого года был «неслыханный ход козы с северных плоскостей по направлению Маньчжурии», во время которого охотники добыли около 150000 голов. В «Охотничьей газете» за тот же год (№ 16, с. 184) сообщалось, что в декабре вследствие глубоких снегов наблюда-

лось массовое передвижение косуль с севера на юг. В течение месяца только возле Благовещенска было убито их около 10000. Массовые миграции отмечались также в разных районах Дальнего Востока в 1912, 1917, 1920, 1927, 1932, 1942, 1950, 1956, 1959 и 1972 гг. Отдельные стада во время таких миграций насчитывали от 200 до 1000 особей (Баранчев, 1962; Раков, 1965; Кучеренко, Швец, 1977).

На Дальнем Востоке четко видна разница между летней и зимней областями распространения косуль, т.е. ежегодно происходит сезонная пульсация ареала на 400–500 км (Раков, 1965; Швец, 1967; Кучеренко, 1976; Бромлей, Кучеренко, 1983), вызванная протяженными миграциями. Районы зимовок приурочены в основном к долинам Амура и его притоков.

Н.В. Раков (1965) пришел к заключению, что сезонные перемещения (осенние – с конца октября до декабря, весенние – с конца марта до июня) на Дальнем Востоке звери совершают в пределах локальных районов. Соседним крупным группировкам свойствен очень слабый обмен населением. На территории Амуро-Уссурийского края, вероятно, существуют четыре географические популяции: зейско-буреинская, нижнеамурская, приханкайская и приморская, каждая из которых образована более мелкими группировками, имеющими свои постоянные миграционные пути и районы зимовок. Популяции подразделяются на два типа: зимующие за пределами летних областей обитания (преимущественно кочующие) и зимующие в пределах области летнего обитания (преимущественно оседлые). При неблагоприятном снежном режиме северные популяции быстрее и полнее смещаются с места зимовок, вызывая «массовые ходы» животных в поисках благоприятных малоснежных кормовых биотопов. Н.В. Раков считал также, что «массовый ход» является лишь концентрированным выражением обычной осенне-зимней миграции, развивающейся в обстановке недостаточной урожайности кормов и высокой снежности. В случае дружных и повсеместных снегопадов, особенно сырых, ускореннодвигающиеся к местам зимовок животные скапливаются в большом количестве в локальных районах. Перенаселение, в свою очередь, служит толчком к смещению местной популяции. Поэтому именно в районах зимовок, где существует больше возможностей для возникновения перенаселения, и отмечаются массовые кочевки, проходящие по не совсем обычным направлениям, что нередко заканчивается гибелью почти всех особей из какой-либо локальной группировки, надолго исчезающей затем из районов летнего обитания. Это случалось неоднократно с удской, верхнезейской, урканской, амгунь-горийской, хунгарийской, коппинской, ботчинской и нельминской группировками.

На территории Верхнего Приамурья выделены два основных миграционных потока: северный и южный. Северный поток включал четыре миграционных пути: первый шел от верховьев рек Ига и Альдикон двумя ветвями на Зейско-Буреинскую равнину и Амуро-Зейское плато; второй – из котловины оз. Огорон и бассейна р. Дип через долину р. Гарь, где пополнялся особями из бассейна р. Нора, до правобережья р. Селемджи и затем к долине р. Зея, которую звери преодолевали вблизи сел Ураловка и Практич. Часть животных, переправившись через Селемджу, уходила на Зейско-Буреинскую равнину. По третьему миграционному пути животные из Верхнезейской котловины через Зейское ущелье направлялись в бассейн р. Уркан, по четвертому – от хребтов Тукурингра и Янкан, которые они преодолевали в сентябре еще до снега, до бассейнов рек Уркан и Ольдой. Южный миграционный поток с правобережья Амура имел два основных направления к зимовке: между реками Буриной и Осежиной и по долине р. Ульмин, причем мигранты с правого берега Амура появлялись на левобережье ранее особей северной популяции. Осенью в этом регионе первыми перемеща-

лись группы взрослых самцов, состоящие из 10–15 особей, а позднее шли смешанные стада, насчитывающие до 100 особей (Дымин, 1975б). В настоящее время этот миграционный поток практически угас из-за пограничных сооружений по р. Амур.

С образованием Зейского водохранилища традиционные пути кочевков оказались перекрытыми широкими заливами. Значительная часть правобережной популяции (около 10 тыс. особей) утонула, и ее численность резко уменьшилась. Переходы зверей через Зейское ущелье прекратились. Позднее наметились новые миграционные пути через Огоронскую низменность и понижения хребта Тукурингра западнее пос. Золотая гора (Щетинин, 1975; Бромлей, 1984; Ильяшенко, 1984; Сенчик, 2004).

В 60–70-е годы XX в. из-за распашки целинных земель площадь лучших зимних биотопов косуль на Зейско-Буреинской и Усурийско-Ханкайской равнинах существенно сократилась, что наряду с другими факторами отрицательно сказалось на их численности. Некогда грандиозные миграции стали не столь заметными и в некоторых районах прекратились совсем, чему способствовали также многоснежные зимы, приведшие к массовой гибели зверей (Швец, 1975; Кучеренко, Швец, 1977). С увеличением поголовья косуль в 80-е годы их миграции на Дальнем Востоке снова стали ярко выраженными, особенно в Амурской области.

Исследование мигрирующей популяции

Радиопрослеживание косуль, проведенное нами в Мазановском районе Амурской области в 1989–1992 гг., позволило впервые получить новые и очень точные данные о характере миграций местной популяции и причинах, их вызывающих (Соколов и др., 1991; Danilkin et al., 1992; Данилкин и др., 1993, 1994, 1995; Danilkin, 1996). Сезонные участки обитания и пути миграции 17 контрольных и 7 экспериментальных (хоминг-эксперимент) особей, оснащенных радиопередатчиками, в обобщенном виде приведены на рисунке 43. Образец сезонного перемещения одной из них – взрослой самки № 1, за которой непрерывно наблюдали более 2,5 лет, представлен на рисунке 44. Некоторые экологические параметры миграции животных в норме и эксперименте даны в таблице 35.

Очевидно (рис. 43), что косули, обитающие летом в бассейне р. Селемджи на небольших (от нескольких десятков до нескольких сотен гектаров) участках, ежегодно осенью мигрируют в юго-западном направлении к своим зимним малоснежным и с большим запасом корма участкам обитания на левобережье р. Зеи. Ширина полосы миграции популяции составляет около 100 км, длина миграционного пути особей – 103–195 км. Размеры зимних участков обитания колеблются от 900 до 14400 га. Весенняя миграция происходит в конце марта – начале апреля, но некоторые особи начинают перемещаться к летним стациям уже в декабре – январе, задерживаясь по пути на каком-либо кормном участке до марта. На свои летние территории звери возвращаются в апреле – мае (табл. 35).

Пути миграции косуль из года в год одни и те же. Весной они движутся в обратном направлении по тому же маршруту, что и осенью (рис. 43, 44), однако могут быть отклонения в сторону до 30 км. Видимо, животные способны ориентироваться в пространстве и могут «осознанно» перемещаться в пределах некоего «коридора» миграции шириной в несколько десятков километров. Средняя скорость их перемещения осенью – 6,1 км (максимальная – 26 км) в сутки, весной – в среднем 3,8 км (табл. 35). Соответственно расчетная продолжительность осенней миграции находится в пределах 10–40 дней (преимущественно 17–27 дней), весенней – от 21 до 100 (30–47) дней.

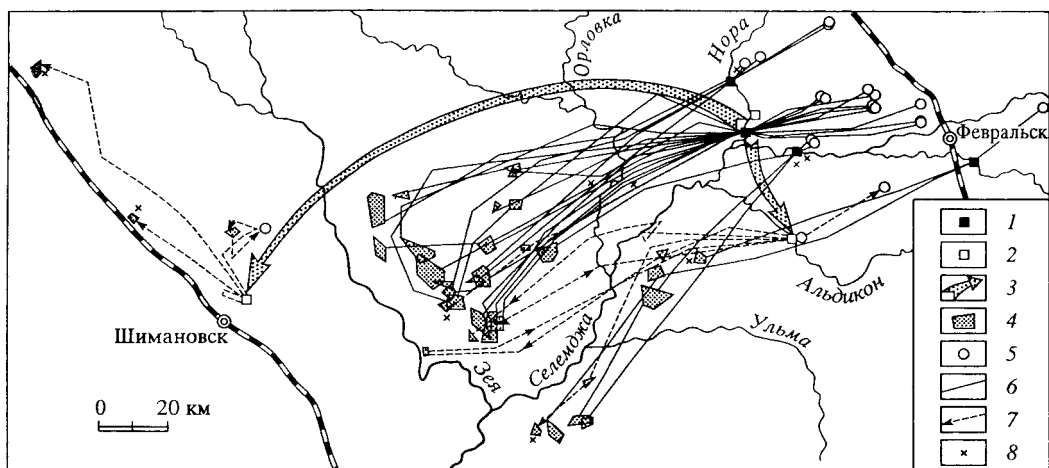


Рис. 43. Пути сезонных миграций и участки обитания косуль, оснащенных радиопередатчиками, в норме и хоминг-эксперименте (Амурская область, 1989–1993 гг.).

1 – пункты отлова и мечения; 2 – пункты выпуска экспериментальных животных; 3 – направление перевозки косуль для эксперимента; 4 – зимние участки обитания; 5 – летние участки обитания; 6 – обычные пути сезонных миграций особей популяции; 7 – пути миграции экспериментальных животных; 8 – места гибели косуль.

Таблица 35. Характеристика миграции радиомеченых сибирских косуль

Показатель	В норме (n=22)*		Самка №1			В эксперименте (n=7)	
	М	lim	1989/90	1990/91	1991/92	М	lim
Дата отлова, мечения		11–28.09	22.09				17–21.09
Дата начала движения		11–28.09		11.09	15.09		23.09–3.10
Дата регистрации на зимнем участке		29.09–3.11	3.10	29.09	17.10		9–30.10
Длина пути осенней миграции, км	140	103–195	144	154	136	93	39–127
Средняя скорость, км/сут	6,1	3,2–26,0	9,8	7,9	3,7	3,7	1,6–5,4
Площадь зимнего участка обитания, тыс. га	4,5	0,9–14,4	75	18	13		
Дата регистрации движения в обратном направлении		14.12–13.04	26.01	29.03	–		
Дата регистрации на летнем участке		7.04–25.05	5.05	19.04			28.04–31.05
Длина пути весенней миграции, км	137	108–178	137	132	–	85	23–128
Средняя скорость, км/сут	3,8	1,1–8,3	1,4	6,3	–	1,5	0,4–2,1

* Обобщенные данные за период наблюдений с 1989 по 1993 гг.

Начало осенних перемещений косуль обычно связывают с выпадением снега и недостатком корма. Однако, как показали наши исследования, большая часть селемджинской популяции ежегодно мигрирует в сентябре при плюсовой температуре и изо-

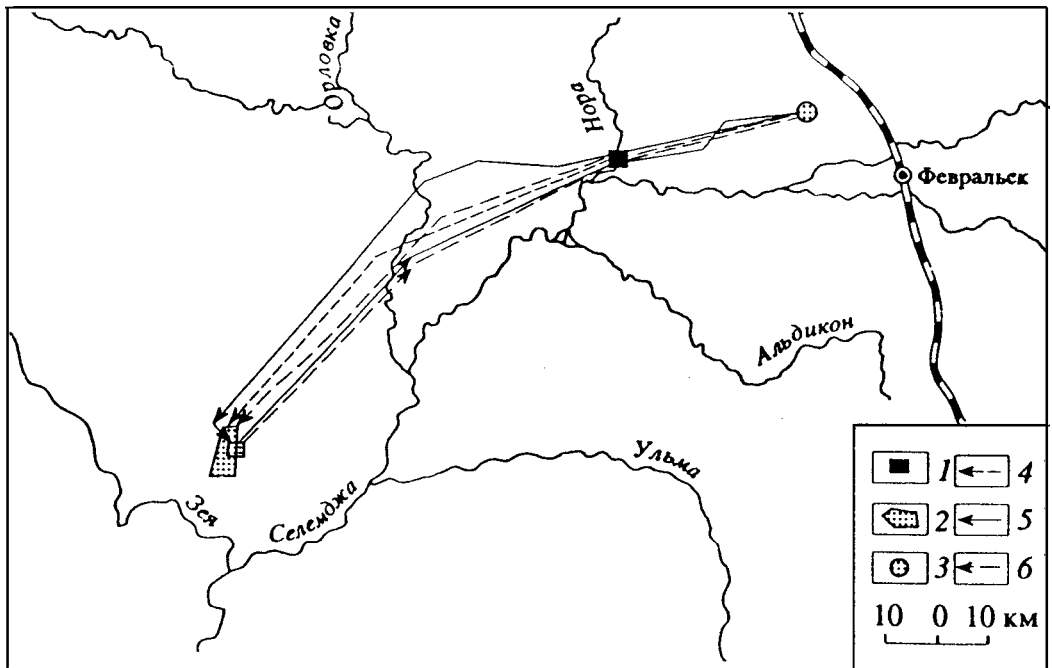


Рис. 44. Пути сезонных миграций одной из радиомеченых косуль в 1989–1991 гг. 1 – пункт отлова и мечения; 2 – зимний участок обитания; 3 – летний участок обитания; 4 – 6 – пути миграции косули в 1989/90, 1990/91 гг. и в сентябре – октябре 1991 г. соответственно.

билии корма задолго (за 1–1,5 месяца) до установления снежного покрова (рис. 45). Незначительная часть популяции перемещается по снегу в октябре – декабре, а единичные особи и небольшие группы остаются зимовать на южных склонах предгорий на северной границе ареала.

Сигналом для осенней миграции, скорее всего, служат первые заморозки. Судя по радиопеленгациям, большинство животных покидает летние участки обитания после второго заморозка (или серии их). Почти одновременное перемещение приводит к образованию «волн» миграции (рис. 45). Однако, по сообщению Ю.А. Дармана, в 1994 г. при необычно теплой сентябрьской погоде миграция зарегистрирована 12 сентября, а единственный слабый заморозок, совпавший с началом массового перемещения животных, отмечен лишь 14 сентября. Другой очевидный сигнал – выпадение снега и повышение уровня снежного покрова. В горах снежный покров образуется раньше, и именно поэтому горные группировки начинают мигрировать значительно раньше равнинных. Существуют, скорее всего, и другие, пока неясные, механизмы «запуска» миграций, в том числе и весенних. Поскольку некоторые особи начинают перемещаться к летним станциям уже в декабре – январе, вряд ли основной причиной обратных миграций является температура и продолжительность светового дня. Однако эти же факторы в сочетании с уменьшением снежного покрова, увеличением доступности пищи, усилением процессов внутренней секреции (как у мигрирующих птиц) и территориальной мотивацией могут служить толчком для массовой весенней миграции. В то же время нельзя забывать, что в мигрирующих популяциях есть оседлые особи и группировки, на которых пусковые сигналы не действуют.

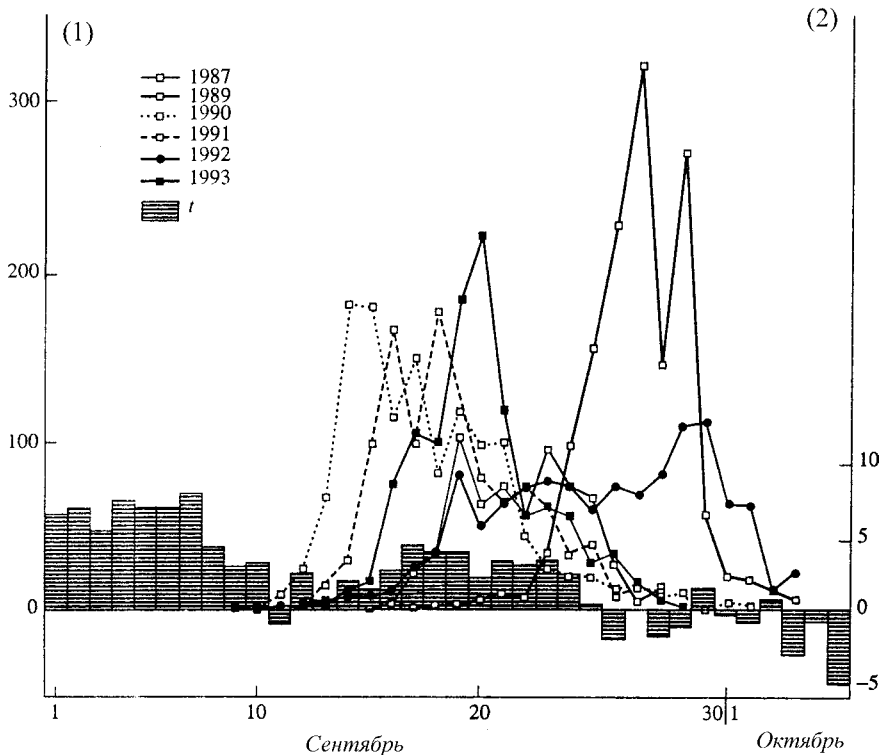


Рис. 45. Миграционная активность популяции сибирской косули в Амурской области в сентябре – октябре 1989–1993 гг. в зависимости от температуры (t).

(1) – количество косуль, мигрирующих на двухкилометровом участке за день; (2) – шкала температуры по Цельсию (средние многолетние данные). Общее число косуль, мигрировавших осенью: 1987 г. – 648; 1989 г. – 1399; 1990 г. – 1267; 1991 г. – 1059; 1992 г. – 1187 и 1993 г. – 1118.

Интенсивность осенней миграции в разные годы неодинакова и во многом зависит от погодных факторов. Косули передвигаются в любое время суток, но преимущественно утром и вечером (рис. 46). Ночью перемещаются в среднем 39% особей (от дневного потока мигрантов). Максимальное количество животных, прошедших днем на двухкилометровом участке, – 318, а за 16 дней осенью 1989 г. зарегистрировано 1399 особей.

У исследованной нами популяции сибирской косули, в отличие, например, от саянской, где взрослые самки с телятами мигрируют раньше самцов (Смирнов, 2000б), нет четко выраженной определенной половой или возрастной группы особей, которые были бы инициаторами осенней миграции или завершали бы ее. Вначале среди мигрантов незначительно выше доля самок, среди которых преобладают особи без телят (полузрелые или оставшиеся без потомства). Доля телят примерно одинакова в разные фазы миграции, и только в первые дни их несколько меньше, чем в среднем в популяции. Изменение числа полузрелых самцов носит случайный характер. Ежедневный половой и возрастной состав мигрантов примерно соответствует половому и возрастному составу популяции в целом (рис. 47).

Отметим, что на переправах через реки (фото 20) матери нередко теряют своих детенышей, несмотря на звуковой контакт. Отставшие телята громко пищат и пытаются присоединиться к другим косулям, но те прогоняют их. Мать обычно ожидает

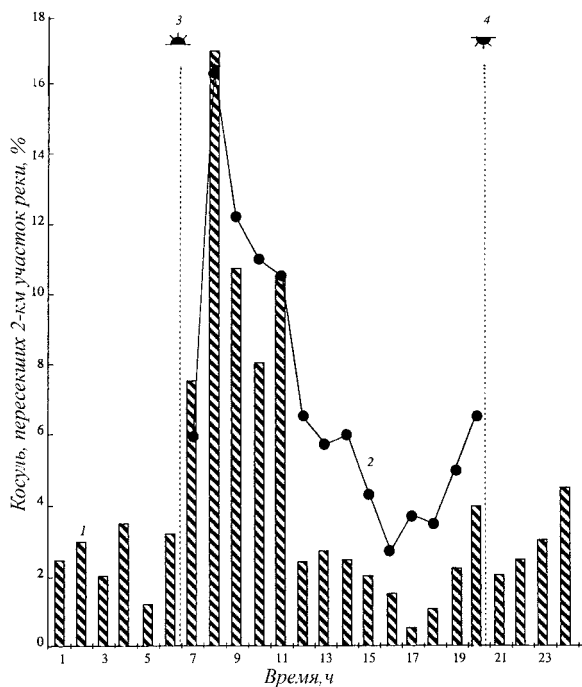


Рис. 46. Суточная активность мигрирующих косуль в сентябре 1987–1993 гг. в Амурской области. 1 – активность косуль ($n = 1187$) в течение 9 суток; 2 – дневная активность ($n = 6885$); 3 – восход солнца; 4 – заход солнца.

пешной охоте хищников.

Агрессивное поведение между взрослыми самцами на путях осенней миграции зарегистрировано всего лишь трижды, и в 11 случаях они демонстрировали угрозы по отношению к годовалым особям, нередко вынуждая тех первыми переплывать реку. Маркировочное поведение самцов во время осенней миграции мы наблюдали лишь дважды за весь период наблюдений. Половое поведение отмечалось 11 раз (наиболее позднее – 25 сентября), причем в двух случаях (15 и 16 сентября) взрослый и годовалый самцы пытались покрывать самок-сеголетков. Концентрация животных на путях миграции явно способствует более полному оплодотворению самок, что в конечном счете повышает репродуктивный потенциал популяции. Замечено также, что лактация у позднородивших самок продолжается и во время миграции.

Как мигрирующие косули ориентируются в пространстве? Эксперимент по их хомингу (рис. 43) показал следующее (Данилкин и др., 1993):

- склонность к миграции у косуль, по-видимому, является врожденной, что подтверждается стремлением к перемещению сеголетков, не имеющих предварительного опыта кочевок;

- мигрирующие особи, выпущенные в новый район, после непродолжительного периода адаптации продолжают движение (эту особенность поведения следует учитывать при искусственном расселении косуль);

телят на противоположном берегу, отзывается на их писк и иногда возвращается за ними сразу же или через несколько часов (именно поэтому часто можно видеть самок, плывущих против основного потока мигрантов). Как мы установили с помощью радиослежения, поиск теленка может продолжаться несколько дней. Детеныши могут самостоятельно переплыть реку и, не найдя мать на берегу, возвращаются назад. В некоторых случаях потерявшие матерей телята объединялись на берегу в группы до 3–5 особей и затем вместе снова переправлялись через реку.

Такие оставшие от матерей и непрерывно пищущие телята, а также хромые и уродливые особи, следующие в конце «волны миграции», представляют легкую добычу для волков. Они ежегодно появлялись в пункте наблюдений к концу массовой миграции и на наших глазах пытались ловить косуль на берегу и при заходе в воду. Специфические предсмертные крики жертв свидетельствовали об ус-

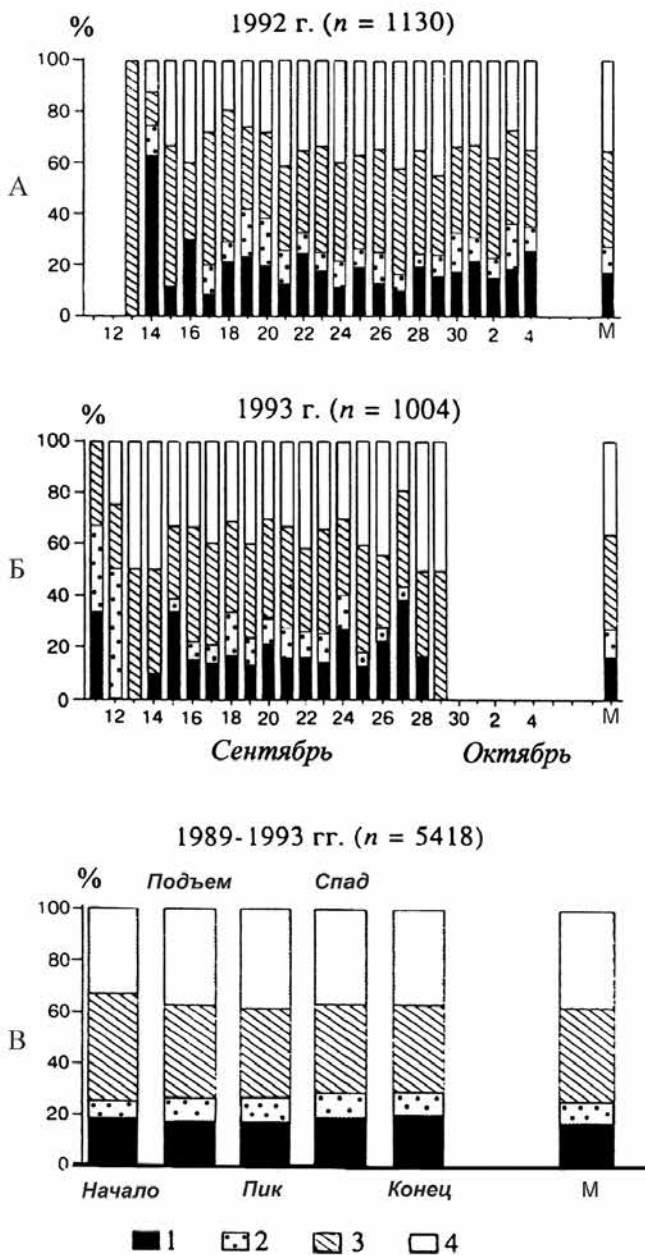


Рис. 47. Половая и возрастная структура селемджинской популяции косуль в период осенней миграции.

А и Б – ежедневное и среднее (М) для популяции соотношение мигрирующих животных по полу и возрасту в 1992 и 1993 гг. соответственно; В – доля половозрастных групп косуль в разные фазы миграции в 1989–1993 гг.

1 – взрослые самцы; 2 – годовалые самцы; 3 – взрослые и полувзрослые самки; 4 – сеголетки.

– мигрирующие сибирские косули имеют «внутренний компас», позволяющий им относительно верно выбирать направление движения (в отличие от европейских косуль оседлой популяции, которые после выпуска в новое место расходятся в разные стороны – Sempere et al., 1986);

– животные способны к экстаполяции как в выборе направления движения, так и в определении протяженности маршрута;

– косули с большой точностью запоминают однажды пройденный маршрут и в дальнейшем мигрируют по нему (телята, пройдя маршрут вместе с матерью, запоминают его и затем, став половозрелыми, «обучают» свое потомство);

– детеныши, отставшие от матерей во время миграций, могут перемещаться самостоятельно, ориентируясь, видимо, по «информационному полю» мигрирующей популяции (тропам, запаху следов);

– железные дороги и другие инженерные сооружения могут служить для зверей серьезными преградами на пути миграции;

– врожденная память о расстоянии и направлении традиционных миграций составляет, видимо, часть процесса навигации.

Эволюция миграционного процесса и естественное расселение

Очевидно, что осенние миграции выработались в процессе эволюции как адаптация к глубокоснежью, позволяющая косулям своевременно избегать воздействия этого мощного фактора среды. Тем не менее результаты наших исследований во многом не согласуются с традиционными представлениями об их перемещениях, укладывающихся в следующую схему: высокий снежный покров – отсутствие корма – миграции (при этом обычно описывается или подразумевается сравнительно хаотическое перемещение бедствующих животных).

По нашим наблюдениям:

– большинство зверей начинает перемещаться ранней осенью задолго (за 1–1,5 месяца) до установления снежного покрова;

– они мигрируют при избытке корма;

– ежегодно каждое животное передвигается по одному и тому же маршруту с летнего участка обитания на зимний и обратно;

– пути миграций популяций имеют четкую направленность: осенью косули сходятся со всех сторон к определенному географическому центру, а весной расходятся во все стороны от центра (рис. 42).

В основе формирования и развития миграционного процесса у косуль, видимо, лежат не только экологические факторы (высокий снежный покров и недоступность корма), но и этологические причины (Данилкин, 1994). На мой взгляд, эволюцию миграционного процесса и механизм расселения этих копытных можно представить следующим образом. В тех районах, где условия обитания зимой благоприятны, популяции оседлы. С увеличением численности и плотности населения начинается жесткая конкуренция за территории, приводящая в период размножения к массовой эмиграции молодых особей – ежегодно весной значительная часть животных в возрасте одного года, преимущественно самцы (до 73% в популяциях с высокой плотностью населения – Liberg et al., 1994), покидают материнские участки обитания. Причиной выселения являются социальные факторы, в первую очередь – агрессивность взрослых особей, изгоняющих полувзрослых зверей со своих территорий. Эмигрантами становятся обычно наиболее развитые молодые животные (Wahlstrom, Liberg, 1995),

рано начинающие проявлять территориальное поведение. Их перемещения чаще не превышают нескольких километров, но иногда они уходят за десятки километров от места рождения (Bramley, 1970; Strandgaard, 1972; Myrberget, 1973; Ellenberg, 1978; Соколов, Данилкин, 1981; Fruzinski et al., 1983; Reimoser, Zandl, 1986, 1987; Данилкин, Минаев, 1988). На севере Швеции, например, все 30 радиомеченых молодых особей эмигрировали из района рождения в среднем на расстояние 110 км, максимально – до 280 км (Liberg et al., 1994; Liberg, Wahlstrom, 1994).

Пик эмиграции молодых особей в Западной Европе приходится на конец апреля – начало мая, на востоке Европы и в Азии – на июнь. Осенью, когда агрессивность взрослых самцов заметно снижается, многие годовалые особи возвращаются на материнский участок (Данилкин, Минаев, 1988). Как мы установили экспериментально, свой путь косули запоминают (Данилкин и др., 1993).

Следующим летом ситуация повторяется. При высокой плотности популяции двухлетние животные, не нашедшие свободных участков поблизости от материнских, снова вынуждены эмигрировать в еще не заселенные или малонаселенные районы. Здесь молодые самцы захватывают территории, а молодые самки приносят первое потомство. Ранней осенью большинство из них возвращается по уже известному пути на материнский участок к прошлогоднему месту зимовки (Данилкин, Минаев, 1988), а часть остается на новых участках обитания, основывая при благоприятных условиях ядро локальной группировки. Постепенно увеличивающийся снежный покров вынуждает часть из оставшихся в новых районах зверей также мигрировать к месту прошлогодней зимовки. Поздномигрирующие особи находятся в «зоне риска»; при обильных снегопадах они оказываются отрезанными от малоснежных зимовочных стаций и погибают от недостатка корма, так же как и животные, оставшиеся на зимовку в глубокоснежных стациях. Высокий снежный покров в данном случае способствует элиминации генофонда именно поздномигрирующих и оседлых особей.

Этими обстоятельствами, видимо, и объясняется неодновременность осенне-зимней миграции косуль (с сентября по декабрь), существование немногочисленных оседлых групп в мигрирующих популяциях и определенная направленность осенних перемещений – как правило, из многоснежных районов в малоснежные, с севера на юг и перпендикулярно горным хребтам, на которые снег ложится раньше, образуя более глубокий покров.

Со временем склонность к сезонным миграциям генетически закрепляется и проявляется уже у сеголетков, не имеющих опыта перемещений (Данилкин и др., 1993). Информация о времени и путях миграции передается потомству путем «обучения», и с каждым годом все большая часть популяции совершает сезонные перемещения с летних участков на зимние и обратно.

В схематичном виде (рис. 48) эволюцию миграционного процесса и расселения у косуль в многочисленной популяции можно представить следующим образом: эмиграция годовалых особей перед началом сезона размножения – возвращение на материнский участок обитания осенью – эмиграция двухлетних особей весной и летом – размножение на новых участках – оседлость (и, нередко, гибель) или осенняя миграция на материнский участок вместе с потомством – весенняя миграция к своим летним участкам обитания – запоминание пути (и времени) кочевков сеголетками – сезонные миграции.

По представленной гипотезе миграция косуль должна идти весной из определенного географического центра, отличающегося благоприятными экологическими условиями, во все стороны, а осенью и зимой, напротив, животные со всех многоснеж-

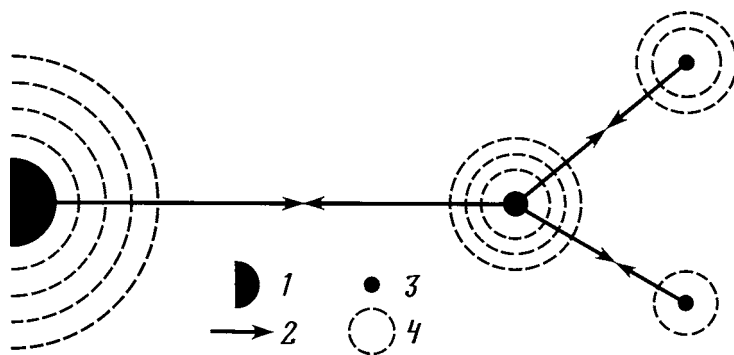


Рис. 48. Схема расселения и развития миграционного процесса у косуль.
 1 – многочисленная популяция, находящаяся в благоприятных условиях;
 2 – эмиграция молодых особей и сезонные миграции по тому же маршруту; 3 – локальная группировка мигрантов; 4 – расселение молодых особей.

ных районов должны перемещаться к центру, из которого происходило расселение. При этом особи, имеющие летние участки обитания в географических центрах, должны быть оседлыми. В историческом плане «центрами» расселения могли быть межледниковые пространства, малоснежные степи и предгорья. И такие центры, из которых тысячелетиями шло и до сих пор идет расселение косуль и куда стекаются мигранты зимой, существуют (рис. 42) реально (Данилкин, 1992б, 1994).

Таким образом, развитие сезонных миграций у косуль является естественным эколого-этологическим процессом, происходящим при высокой плотности популяции, «выталкивающей» лишних молодых особей на периферию области обитания, отличающуюся во многих районах Урала, Сибири и Дальнего Востока неблагоприятными условиями. Экологические факторы (высокий снежный покров и недостаток корма) лишь способствуют отбору генофонда сезонно мигрирующих зверей и как бы подталкивают отставших особей к целенаправленному перемещению по известным им путям на зимний материнский участок. Напротив, в малоснежных областях происходит отбор оседлых животных. Однако и здесь в многоснежные годы очевидны сезонные миграции у части особей популяции (Данилкин, Минаев, 1988).

Сезонные миграции, включая сезонную эмиграцию молодых особей, несомненно, являются основным способом расселения косуль. Заходы отдельных особей, групп и стад регистрируются за сотни километров от основного ареала. Отмечено много случаев, когда мигранты задерживались в новых районах, приносили потомство и, если позволяли условия, оставались здесь жить навсегда. Возникшие на новом месте очаги обитания, в свою очередь, становятся источником «материала» для расселения. По мере нарастания плотности населения и учащения социальных конфликтов все интенсивнее идет процесс выселения молодых особей за пределы родительского участка: в итоге они становятся обладателями собственных участков обитания на еще свободных территориях поблизости от родительских владений. Таким образом происходит заполнение территорий. Тем не менее дальние перемещения молодых особей, как показано выше, не редкость, и образовавшиеся семьи также могут служить ядром новой локальной группировки.

Естественному расселению может в какой-то мере способствовать фактор беспокойства. Нами достоверно, с помощью радиопередатчиков, зарегистрированы два случая, когда по этой причине беременные самки европейской косули непосредственно перед родами покинули свои участки и эмигрировали, заняв затем новые участки обитания: одна из них прошла 23 км, а другая – более 10 км (Данилкин, Минаев, 1988). Поскольку фактор беспокойства нередок, можно полагать, что такие перемещения происходят довольно часто.

Благодаря эффекту эмиграции и сезонным миграциям косули способны расселяться с относительно большой скоростью. В Швеции менее чем за 100 лет границы ареала продвинулись на север примерно на 1000 км; в Восточной Европе за 30 лет с середины XX в. как европейская, так и сибирская косуля расселились естественным путем почти на 500 км, т.е. ежегодная скорость движения границ основного ареала составляет в среднем 10–15 км.

В заключение хотелось бы обратить внимание на следующее. Сопоставляя пространственную структуру и социальную организацию популяций европейской и сибирской косуль, мы убеждаемся в их практически полной идентичности. Разница проявляется лишь в большей миграционной способности многих популяций сибирской формы, что связано с более неблагоприятными условиями существования. Миграционный стереотип поведения проявляется тем ярче, чем больше высота снежного покрова (рис. 49). Снежный покров, затрудняющий или делающий невозможным передвижение животных и кормодобывание, является основной причиной зимних миграций. Им же в основном и определяются сроки миграций: в горах и в северных районах, где снег выпадает раньше, перекочевка начинается при первых заморозках. Направления перемещения зверей в основном перпендикулярны горным хребтам, а на равнинной местности они идут чаще в южном направлении к малоснежным зонам. Пути миграций постоянны из года в год, но при изменении экологической ситуации (распашка зимних пастбищ, образование водохранилищ) могут меняться. При снижении численности миграции «затухают», при высокой численности, напротив, ярко вы-

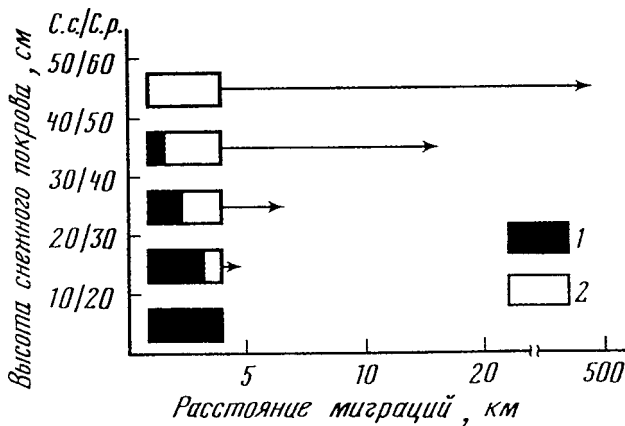


Рис. 49. Схема пространственной стратегии популяций косуль в зависимости от высоты снежного покрова.

1 – популяция оседлая; 2 – популяция мигрирует. С. с. – европейская косуля; С. р. – сибирская косуля.

ражены. Миграционное поведение несомненно благоприятствует сохранению популяций. Вероятно, оно может передаваться последующим поколениям путем «обучения» и закрепляться в памяти потомков. Это проявляется при переселении особей из таких популяций в другие многоснежные районы, из которых они также стремятся мигрировать (Юргенсон, 1969). Однако оседлость многих популяций в малоснежных районах не дает оснований считать миграционное поведение отличительной чертой *Capreolus*.

Эмиграция молодых косуль, происходящая весной и летом, как и у других животных (Шилов, 1972, 1977; Шовен, 1972; Баскин, 1976), обусловлена социальным фактором и сильнее выражена при высокой плотности населения. Выселение годовалых особей непосредственно перед появлением нового поколения весьма благоприятно для вида, так как повышает шансы выживания детенышей благодаря снижению пищевой конкуренции. Посредством эмиграции популяция регулирует численность и быстро расселяется, что способствует процветанию вида. Вытеснение молодых особей, в основном самцов, имеет и другой, не менее важный, биологический смысл – вызывает разобщение членов семьи и ограничивает возможность близкородственного скрещивания по линиям сын–мать, брат–сестра и, в меньшей степени, по линии отец–дочь.

ПОВЕДЕНИЕ

ДЕТСКОЕ И МАТЕРИНСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Специальные исследования (Bubenik, 1965; Dathe, 1966; Kurt, 1968b; Espmark, 1969; Соколов, Данилкин, 1981; Громов, Данилкин, 1984; Соколов и др., 1985; Данилкин, 1992в) показали следующее.

Сразу же после появления на свет теленок пытается выбраться из околоплодной оболочки и тихо пищит. Это первый коммуникативный сигнал детеныша, на который мать отвечает иногда приглушенным шипением. Мать освобождает его от пленки (рис. 50, А), ложится рядом и почти непрерывно в течение 5–20 мин вылизывает (рис. 50, Б). При рождении нескольких детенышей самка уделяет больше внимания первому. Наблюдались случаи, когда второго теленка она начинала вылизывать только через 5 мин, а третьего – спустя 1,5 ч после рождения. Околоплодные оболочки и траву в том месте, где лежали новорожденные, мать сразу же съедает, а затем съедает и послед, который выходит через 30–40 мин после рождения последнего теленка (Соколов, Данилкин, 1981; Громов, Данилкин, 1984).

Детеныш, еще не обсохший, ползет к вымени, тыкаясь носом в разные части тела матери, и, найдя его, сосет молоко в течение 2–3 мин в несколько приемов (рис. 50, В) и затем отдыхает у вымени, а мать в это время рождает второго или третьего. Насытившийся и отдохнувший косуленок на широко расставленных ногах (рис. 50, Д) отходит на несколько метров от матери и ложится в типичной позе «калачиком» (рис. 50, Е). Через несколько минут некоторые телята поднимаются и снова подходят к матери.

Второе кормление, лежа или стоя, происходит через 1–5 ч после первого по инициативе матери: она подходит к теленку, обнюхивает, лижет его и ложится рядом или стоит над ним. В последнем случае детеныш встает, ищет вымя в области груди и передних ног, в подмышечной впадине и, тыкаясь носом, постепенно передвигается к задней части тела самки. Найдя вымя, он захватывает сосок, а мать в это время вылизывает его аногенитальную область (рис. 50, Ж). Насытившись, теленок может отойти на 3–30 м и лечь в высокой траве. Некоторые следуют за матерью (рис. 50, Г), которая явно стремится увести их от места родов в разные стороны; устав, они ложатся в густую траву или в тень под деревом или кустом. Максимальное расстояние, на которое переместился детеныш от места родов в первые пять часов жизни – 170 м.

В первые часы жизни телята могут следовать за любыми объектами, близкими по размерам к матери (импринтинг), и лишь к концу первой недели жизни уверенно отличают ее от других косуль. Однако человека они воспринимают как опасный объект уже через 1–2 суток. Самка узнает своего детеныша (вероятно, по запаху) уже в конце послеродового периода, т.е. запечатление у нее, видимо, происходит в первые 2–5 ч после родов, но в эксперименте (Bubenik, 1965; Kurt, 1968) подмена телят возможна до трехнедельного возраста. По голосу и внешнему виду косуля, очевидно, не способна различить своего теленка, поэтому реагирует на писк любого из них или имитацию его.



А



Д



Б



Е



В



Ж



Г



З

Рис. 50. Детское и материнское поведение в послеродовой период.
Пояснения в тексте.

На этом послеродового период, когда мать с детенышами довольно длительное время находятся вместе, заканчивается. Последовательность развития и продолжительность поз и реакций новорожденных показаны на примере сибирской косули в таблице 36.

Стереотип оборонительного поведения семьи после появления потомства направлен на рассредоточение ее членов по участку и на ограничение контактов друг с другом (Соколов и др., 1985). Мать в течение 2,5–3 месяцев отдыхает отдельно от телят и кормит их в первые недели по очереди, а детеныши в первый месяц жизни ложатся отдельно друг от друга на расстоянии 5–200 м. После кормления косулята меняют место лежки, но все перемещения их происходят в пределах очень маленького участка.

При опасности мать подает телятам сигнал тревоги: она высоко подпрыгивает и затем убегает, громко стуча копытами. Детеныши стремглав бегут к ближайшему укрытию (высокой траве, дереву, кусту), где с разбегу ложатся и затаиваются в характерной позе, поджав ноги к туловищу, вытянув и прижав голову к земле (рис. 50, 3).

В первые 2–5 дней жизни затаившийся косуленок при приближении любого объекта не делает ни малейшей попытки к бегству, даже если до него дотронуться, но при проведении манипуляций с ним пронзительно пищит. С 3–7-дневного возраста он с писком убегает, если объект, не похожий на мать, подходит на 1–2 м. В возрасте 1–3 недель теленок не подпускает к себе ближе 10 м, затем эта дистанция увеличивается до 15–30 м, причем убегает он уже молча, но, будучи пойманным, громко пищит. На этот сигнал и на приближение человека или животных к теленку мать в первые 1–2 недели их жизни реагирует агрессивным поведением. Позднее у нее начинает доминировать оборонительная реакция, но к другим самкам косуль она остается агрессивной около двух месяцев.

Уничтожение матерью околоплодных оболочек, последа и травы на месте родов; пятнистая маскирующая окраска телят (рис. 50) и неразвитость их кожных желез, не оставляющих сильного запаха; жизнь на маленьком участке наряду с рассредоточением и ограничением контактов членов семьи, затаиванием, сигналами тревоги и активной защитой детенышей – все это позволяет косулям относительно успешно противостоять прессу многочисленных хищников, несмотря на фактически полную беззащитность потомства в первые дни жизни.

Таблица 36. Позы и реакции новорожденных (n = 7) сибирской косули (по: Соколов и др., 1985)

Позы и реакции	Начало появления реакции с момента рождения, мин	
	среднее	мин.–макс.
Поднимание головы	6,5	2–12
Распрямление ушей	11,3	10–12
Первая попытка встать	12,4	2–33
Ползание	17,8	6–34
Писк	23,5	1–51
Первое сосание (лежа)	27,3	7–102
Первое вставание	29,7	20–47
Хождение на фалангах пальцев	29,3	21–47
Хождение на прямых ногах	40,2	28–51
Первое сосание стоя	69,5	45–94
Отдых вне места родов	94,0	79–113

Затаивание при опасности наблюдается у козлят до августа – сентября. После линьки матерей и появления у них большого белого зеркала, которое служит морфологической «поддержкой» следования особей за лидером, оборонительное поведение членов семьи синхронизируется, и на опасность они реагируют совместным бегством. К этому времени телята путем подражания усваивают и демонстрируют и другие оборонительные позы и реакции: позу тревоги, «шараханье», сближение со спокойно стоящими особями и т.п., причем оборонительное поведение и, особенно, бегство у них проявляется чаще, чем у взрослых особей, имеющих жизненный опыт и способных оценить степень опасности. Поэтому иногда на короткое время они становятся лидерами групп.

Первые поведенческие реакции на различные стимулы внешней среды (осматривание, обнюхивание, прислушивание) проявляются у козлят с первого часа жизни. С трехдневного возраста они подолгу обследуют различные предметы: движение объектов вызывает у них четкую ориентировочную реакцию. При встрече с матерью или другими козлятами становится обязательным назо-назальный контакт. Со второй недели они начинают реагировать на следы жизнедеятельности: мочу, фекалии, метки самцов на земле и на деревьях, подолгу обнюхивая их. С двухнедельного возраста ориентировочно-исследовательские реакции детенышей практически не отличаются от таковых у взрослых особей.

В первые 2–3 недели самка кормит козлят преимущественно поодиночке в определенной очередности, нарушаемой лишь изредка. Если теленок не голоден и не встает с лежки при ее приближении, самка уходит, но через некоторое время снова возвращается, и так несколько раз в течение часа. Позднее мать в большинстве случаев кормит их вместе, однако периодичность кормления сохраняется.

Контакты с телятами в первые дни их жизни происходят в основном по инициативе матери. Начало кормления, вероятно, стимулируется наполнением вымени молоком. Мать прекращает пастись, ее походка становится беспокойной и переходит в прерывистый бег. Она целенаправленно идет к месту предполагаемой лежки детеныша, часто останавливаясь и пристально всматриваясь в это место, и, найдя теленка, обнюхивает и вылизывает его, после чего тот встает и начинает сосать. Через несколько дней поведение самки меняется. Она останавливается за несколько метров от лежащего козленка, вытягивает к нему шею, иногда два-три раза кивая головой; он встает и после назо-назального контакта сосет мать.

Контакты по инициативе детеныша также имеют особенности, меняющиеся со временем. В первые 10 дней жизни проголодавшийся теленок, не уходя от места лежки, настойчиво пищит, подзывая мать. Позднее он пытается самостоятельно искать ее вокруг места отдыха, издавая время от времени звуки, и реагирует на всех проходящих мимо козлей, подбегая к ним. С 1,5–2-месячного возраста козлята утоляют голод растительной пищей и подбегают к самке, лишь заведев ее.

Чужих телят самки обычно не кормят, прогоняя их после обнюхивания или убегая от них. Взрослые самцы по отношению к подбежавшему детенышу чаще демонстрируют исследовательское поведение, нежели агрессивное.

Научившись находить вымя, телята через несколько подходов обучаются принимать правильную позу при кормлении (рис. 50, Ж). Сосание в первые дни начинается сразу же при прикосновении к вымени, позже они несколько раз тыкают носом в вымя. Во время кормления детеныши пищат от нетерпения, если очень голодны, и часто меняют соски. Сосут они обычно в несколько приемов, прерываясь для отдыха, во время которого могут отходить от матери, а затем снова припадают к вымени. Число

таких подходов в первую декаду в среднем 4–5, максимально 11, но к 1,5–2 месяцам сокращается до одного. Соответственно общее время сосания уменьшается с 10–12 мин до 1 мин. В первые 10–15 дней, насытившись, теленок обычно сам прерывает кормление; позднее кормление прерывает самка: она перешагивает через него и уходит или убегает, не допуская к вымени. Количество кормлений молоком в первый месяц достигает 5–9 раз в сутки, во второй – 2–4, позднее 1–2, однако время совместной активности членов семьи увеличивается с 30–40 мин до 70 мин (Espmark, 1969).

Лактация в основном прекращается в августе – сентябре, но у позднородивших самок длится до октября – ноября. После этого телята полностью переходят на питание растительной пищей, которую начинают понемногу употреблять уже с конца первой декады жизни.

У новорожденных практически полностью отсутствуют реакции комфортного поведения. К ним обычно относят уход за волосатым покровом, почесывание, взаимные чистки и подготовку места лежки. Реакция почесывания задней ногой головы и шеи формируется на 2–3-й день, однако координация движений еще несовершенна, и не всегда эти действия теленка достигают цели. Первые попытки чистки тела вылизыванием регистрируются на 4–6-й день, в конце декады косуленок достает аногенитальную область, а в возрасте 3–4 недель уже может самостоятельно ухаживать за волосатым покровом. Эту функцию до достижения ими 2–2,5-месячного возраста в основном выполняет мать во время кормления, особенно продолжительно и тщательно в первые две недели их жизни, когда телята испытывают трудности с самостоятельным испражнением. Взаимные чистки зарегистрированы с конца первой декады; помимо гигиенической, они, скорее всего, несут и социальную нагрузку.

Место лежки косулята выбирают самостоятельно с первого дня, явно предпочитая укрытия в виде густой высокой травы и кустарников и избегая прямого солнечного света. С месячного возраста они нередко в течение нескольких дней ложатся на одно и то же место, возвращаясь сюда после кормления. Оборудование лежки (царапанье земли передними ногами и отгребание верхнего слоя почвы) наблюдают у них впервые в возрасте 2,5 месяцев. Зимой они точно так же отбрасывают снег, докапываясь до земли, а при глубоком снежном покрове делают для лежки лунку овальной формы.

Игровое поведение наблюдается у детенышей с трехдневного возраста. К концу первой недели становятся регулярными пробежки: быстрый беспричинный бег от матери или вокруг нее и внезапные остановки. Наиболее интенсивными эти формы игрового поведения становятся в период совместного кормления телят и дополняются взаимными преследованиями, иногда в этой игре принимает участие и мать. С 1,5-месячного возраста преследования часто прерываются позами угрозы, атаками и боданием. Игровое половое поведение у телят-самцов регистрируется с 1,5–2-месячного возраста. В этот период появляются также действия, напоминающие маркирование: трение головой и шеей о деревья и кусты. С 4-месячного возраста они демонстрируют в игре полный набор поз, свойственных агонистическому поведению взрослых самцов.

Периоды активности у косулят в первую декаду жизни совпадают с периодами кормления, продолжаясь около получаса; они встают только при подходе матери и сразу же ложатся после ее ухода. Однако уже со второй недели в течение нескольких минут до и после кормления телята ходят одни. С месячного возраста время каждого периода активности увеличивается до 1–1,5 ч, с двух месяцев – до 1,5–2 ч, причем половину его детеныши проводят без матери, затрачивая до 30–40% времени на пастьбу вокруг лежки.

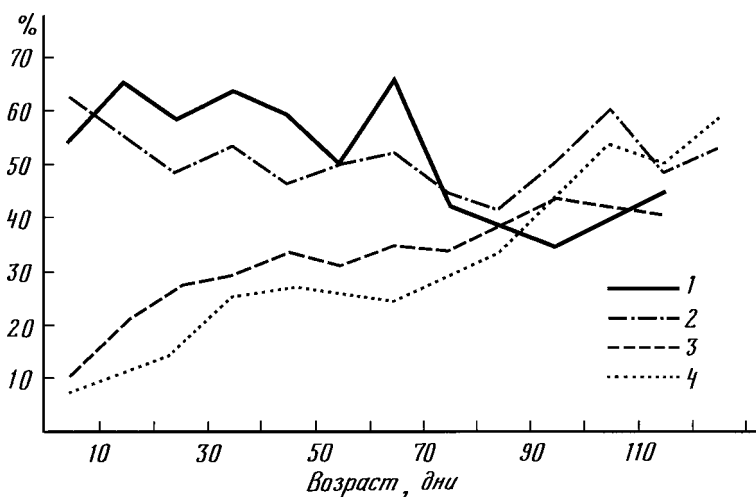


Рис. 51. Суточная активность матерей (1, 2) и детенышей (3, 4) европейской (1, 3) и сибирской (2, 4) косуль (по: Espmark, 1969; Соколов и др., 1985).

Несмотря на постепенное сокращение числа кормлений молоком, число периодов активности телят остается примерно одинаковым – 5–7 в сутки, при этом общее время активности существенно увеличивается с возрастом, тогда как у самок оно остается одинаково высоким в течение всего периода лактации. С 2,5–3-месячного возраста наблюдается синхронизация активности у членов семьи как в пространственном, так и во временном отношении (рис. 51). Они вместе пасутся, в одно и то же время ложатся и вместе спасаются бегством от опасности. К этому времени детеныши перенимают от родителей все основные формы поведения, однако территориальное и половое поведение молодых косуль еще весьма отличается от поведения половозрелых особей. И лишь с двухлетнего возраста косуль можно считать взрослыми животными.

АГРЕССИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Социальные связи самок со своим подростим потомством нарушаются за 2–4 недели до рождения нового поколения из-за возросшей агрессивности матерей, занявших родовые участки, которые они защищают перед отелом от других особей. Наиболее отчетливо агрессивное поведение выражено в первые 1–2 недели после родов; самка демонстрирует его практически к любому объекту, приблизившемуся к ее детенышу (Kurt, 1968b; Espmark, 1969; Соколов, Данилкин, 1981). Мать принимает позу угрозы: прижимает уши, низко наклоняет голову, бьет передними конечностями о землю, иногда издает шипящие звуки и внезапно устремляется к «нарушителю», вынуждая его к бегству и преследуя 50–100 м, или с шумом пробегает рядом и разворачивается, чтобы повторить атаку. Если другая самка не убегает, то противницы сходятся в позу «импонирования» с вертикально поднятыми шеями и головами, повернутыми чуть в сторону, на расстоянии в 4–5 м останавливаются, принимают позы угрозы и бросаются одна на другую, ударяясь лбами. После столкновения они расходятся и через несколько секунд снова нападают друг на друга. Победительницей почти все-

гда оказывается та особь, телята которой находятся поблизости. В этот же период самки иногда демонстрируют угрозу по отношению к взрослым самцам, хотя в другое время они боятся их и отступают или убегают при встрече. По мере подрастания косулят агрессивное поведение лактирующих самок затухает, их участки обитания начинают перекрываться, и с конца августа соседние (часто родственные) семейные группы могут объединяться, что свидетельствует о практически полном исчезновении антагонизма после сезона размножения.

Учитывая, что агрессивность самок заметно повышается в последние недели беременности и максимальна сразу же после родов, можно предположить ее гормональную обусловленность.

Социальная нетерпимость между самками, состоящими в родстве, очевидно, все же меньше, чем между неродственными. Это позволяет неэмигрировавшим полувзрослым дочерям оставаться вблизи материнского участка обитания и рожать здесь же через год, что приводит к наложению участков и образованию «сложной» семьи. Члены такой семьи нередко проявляют «семейный» антагонизм по отношению к другим животным, и особенно к чужим сеголеткам, стремящимся присоединиться к их группе. С другой стороны, «родственные» сеголетки, потерявшие мать, и полувзрослые особи бывают приняты самкой.

Система доминирования в зимнее время проявляется у самок коскуль лишь при высокой плотности населения и ограниченных пищевых ресурсах (Geiger, Kramer, 1974a,b; Espmark, 1974), и в экстремальных условиях она в целом благоприятна для потомства особей, занимающих более высокое иерархическое положение. Детеныши доминантных матерей, как установил Элленберг (Ellenberg, 1978), лучше развиваются, имеют больше шансов выжить и чаще становятся «акселератами» – будущими мигрантами.

Самцы коскуль в летний период весьма агрессивны. Они становятся такими с момента очищения рогов от кожи и занятия территорий. У европейской косули на западе ареала территориальное (агрессивное, маркировочное) поведение регистрируется на 1–2 месяца раньше, чем у сибирской. К территориальному периоду (рис. 52) у самцов полностью формируются рога и «кожный щит» на голове и передней части туловища и в 3,5–5 раз утолщаются отдельные мышцы шеи, т.е. ежегодно образуются морфологические атрибуты, необходимые для борьбы за территории и, в конечном счете, за самок (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, 1992в).

Максимум агрессивных взаимодействий наблюдается во время занятия территорий и перед гоним, причем между взрослыми и молодыми особями агрессивные контакты наиболее часты в момент очищения рогов у последних и в период спаривания, а между взрослыми – в начале территориального периода (Sempere, 1982; Дарман, 1990).

Взрослые самцы особенно нетерпимы к нетерриториальным особям, которых они преследуют визуально или по запаху следов сразу же, как только обнаружат их. При приближении хозяина те обычно покидают его территорию, и лишь изредка такие встречи заканчиваются столкновениями. Конфликты между соседними территориальными самцами, которые хорошо знают друг друга на протяжении многих лет, сравнительно редки и, несмотря на взаимные угрозы, чаще всего ограничиваются демонстрацией силы (рис. 53). Бои происходят в основном на спорных участках или во время «рейдов» по чужим владениям в тех случаях, когда нарушитель вовремя не заметил приближения хозяина и не успел скрыться. У европейской и сибирской коскуль они протекают одинаково (Северцов, 1951б; Hennig, 1962a,b; Kurt, 1966, 1968; Meyer, 1968; Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, 1992в).

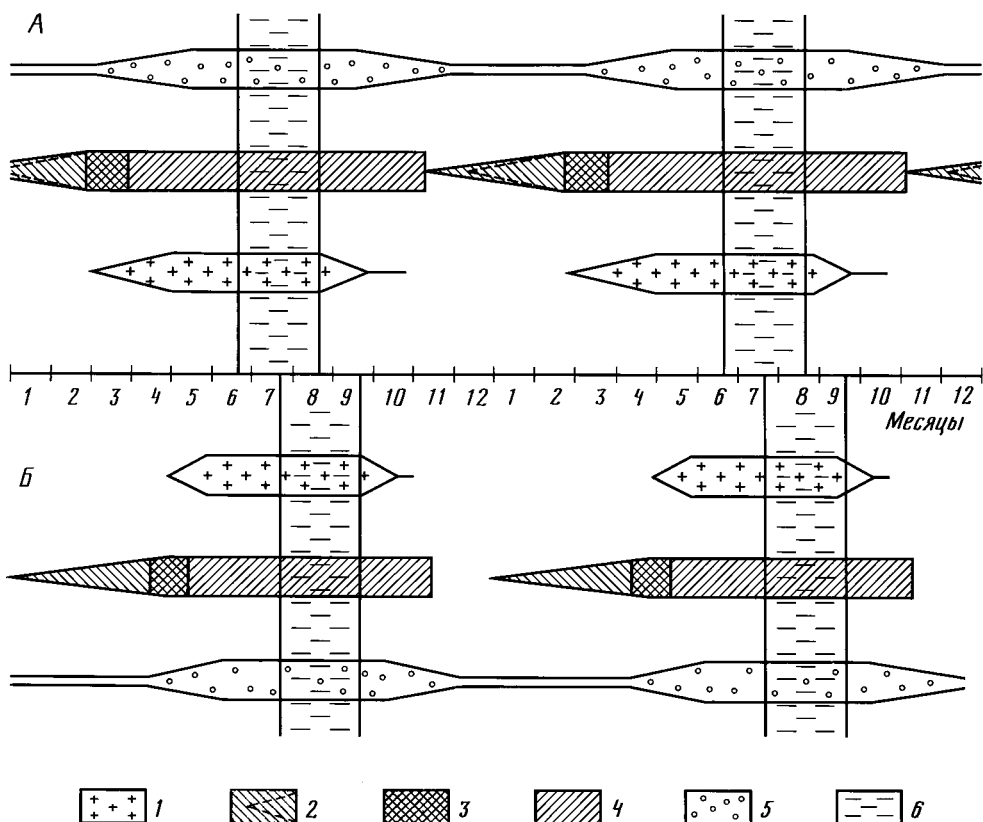


Рис. 52. Соотношение периодов территориального (1) и полового (6) поведения, развития рогов (2–4) и образования «кожного щита» (5) у самцов европейской (А) и сибирской (Б) косуль.

2 – начало роста рогов у особей в разных частях ареала; 3 – сроки очищения их от «бархата»; 4 – твердые рога и сбрасывание.

При увеличении плотности населения и соответственно с уменьшением площади территорий самцов частота встреч и конфликтов между ними, очевидно, возрастает. Судя по тому, что каждый взрослый самец имеет шрамы от ран на голове и шее (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, 1992в), можно заключить, что бои между ними имеют место чаще, чем удается фиксировать при наблюдениях.

После гона агрессивность косуль заметно снижается, вплоть до почти полного исчезновения. В естественных условиях осенью и зимой все члены группы могут кормиться рядом, не проявляя заметного антагонизма. Более того, во время осенних миграций и в конце зимы иногда наблюдается временное объединение взрослых, агрессивных летом, самцов в однополые или преимущественно однополые группы. Причем у сибирской косули агрессивность в таких группах не регистрируется даже в конце апреля, хотя все взрослые самцы уже имеют полностью развитые (но еще в бархате) рога.

При встречах с хищниками и человеком у косуль доминирует пассивно-оборонительное поведение – бегство и затаивание. Контакт с крупными копытными (лосями, оленями, ланями и кабаном) они явно избегают и обычно уходят при их приближении; к мелким млекопитающим и птицам относятся, как правило, индифферентно.

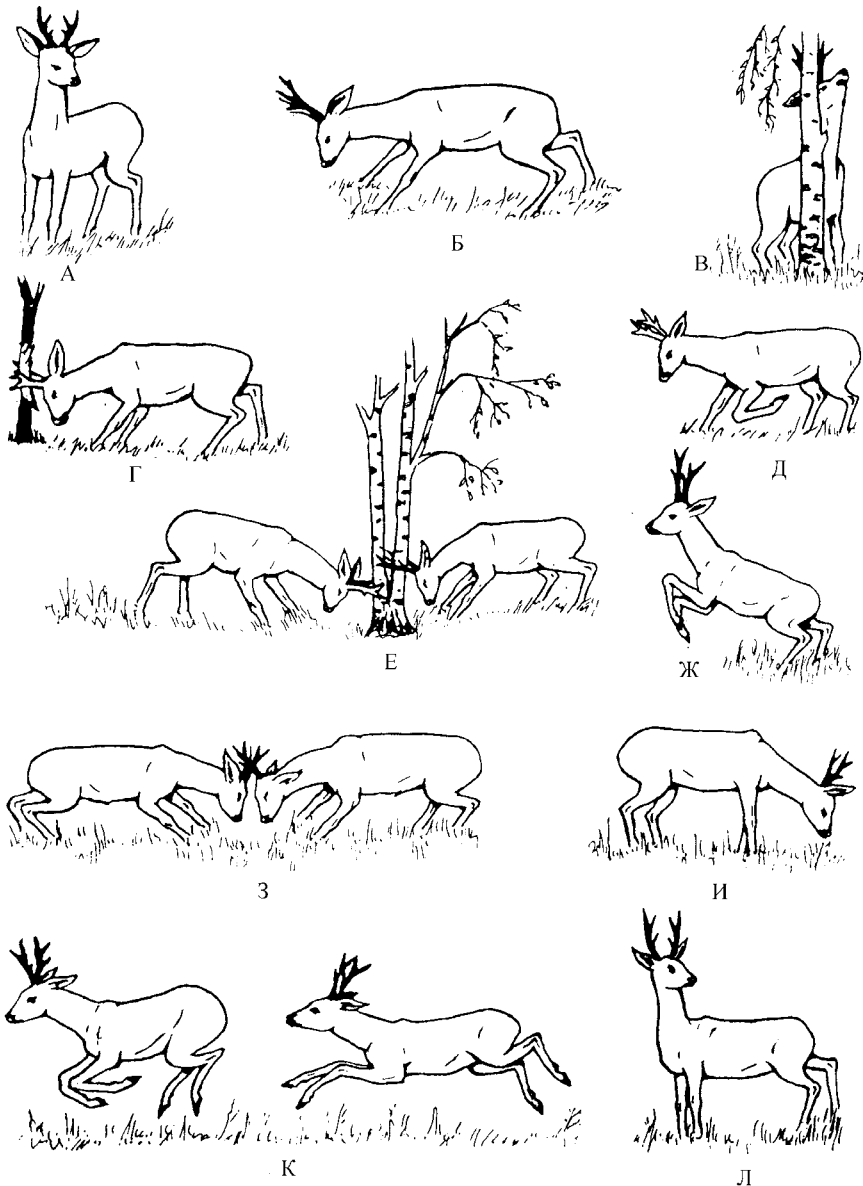


Рис. 53. Агонистическое поведение самцов косуль.

А – поза «демонстрации силы»; Б – угроза; В и Г – запаховая и оптическая маркировка деревьев; Д – скребущие землю движения передних конечностей; Е – переадресованная реакция – избивание противниками деревьев или кустов; Ж – вставание перед атакой; З – борьба; И – поза «подчинения» у побежденного; К – преследование противника; Л – поза «импониования» у победителя.

В неволе поведение косуль значительно изменяется. Детеныши, выкормленные человеком, ласковы и привязаны к своей «приемной матери», следуют за ней повсюду, воспринимают окружающую обстановку как «нормальную» и не боятся людей и домашних животных. У самок дружелюбное отношение к человеку сохраняется при неизменных условиях на всю жизнь. Самцы, напротив, со второго года жизни становятся к нему агрессивными, практически теряют чувство страха и нападают на него, демонстрируя при этом весь набор специфических поз и реакций, как при борьбе с особями своего вида.

МАРКИРОВОЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ХИМИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ

Самцы косуль с весны и до осени маркируют свои участки ольфакторными и ольфакторно-оптическими метками (Raesfeld, 1956; Hennig, 1962a,b; Turcek, 1962; Kurt, 1966, 1968; Stark, 1966; Meyer, 1968; Prior, 1968; Смирнов, 1978; Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, 1992в). Ольфакторной меткой служит секрет сильно увеличенных летом кожных желез головы и шеи, оставляемый зверем при трении о деревья, кустарники и высокостебельные травы лбом, щеками и шеей (рис. 54). Оптической меткой являются поврежденные рогами деревья и кустарники, но при этом самец случайно или «преднамеренно» касается головой и шеей ободранных участков ствола или ветвей, оставляя здесь же и ольфакторную метку. Ольфакторно-оптические метки представлены также хорошо заметными «пяточками» оцарапанной передними копытами земли, достигающими 1 м в длину и 0,5 м в ширину. На такой площадке остается запах секрета межпальцевых желез (рис. 55).

Самцы европейской косули начинают маркировку территории посредством трения о деревья уже с февраля – марта, оптические метки на растениях появляются после очистки рогов от кожи, а метки на земле – в марте – апреле. Маркировочные действия самцов сибирской косули совпадают с началом вегетации.

Взрослые животные проявляют маркировочное поведение на две–три недели раньше, чем молодые. Это дает им возможность первыми обозначить свою территорию. Немаркированный участок явно свидетельствует о его незанятости, что, очевидно, служит знаком для молодых особей, позволяя им с наименьшими затратами энергии утвердиться на нем.

Самцы маркируют всю занимаемую ими территорию, но наиболее часто некоторые участки по границам, тропы (иногда почти каждое второе стоящее вдоль нее дерево) и отдельно растущие или редкие в данном биотопе деревья (Данилкин, 1992в). Мечение периферийной зоны территории при преимущественном освоении ее центра указывает на посещение границ в основном с целью их маркировки. Взрослые самцы маркируют не только свои владения, но и территории соседних самцов во время «рейдов»; они метят те же или рядом стоящие деревья, которые незадолго до этого маркировал хозяин, но в наибольшее возбуждение приходят не от его меток на деревьях, а от «пяточков» земли, выбитых копытами, и мест урикации. Маркировочные действия на чужих территориях могут производить и одно-двухлетние самцы, иногда в присутствии хозяина. В период с весны до осени каждый из территориальных самцов оставляет от 200 до 700 ольфакторно-оптических меток на земле и маркирует тысячи деревьев (до 595 деревьев на гектар – Дарман, 1990). Многие из этих деревьев повреждаются, засыхают, но еще много лет служат объектом мечения. Интенсивность маркировки во многом зависит от сезона, времени суток, погоды и ситуации на участках обитания (Ellenberg, 1978; Соколов, Данилкин, 1981). Плотность меток в лесной



Рис. 54. Маркировка деревьев самцами косуль лбом, щекой и шеей.

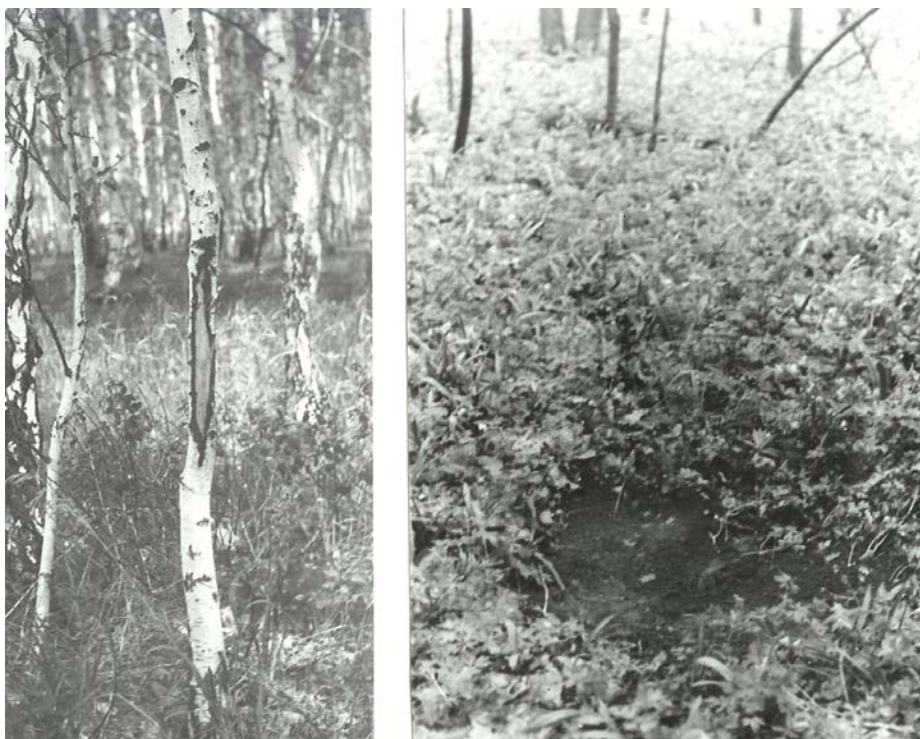


Рис. 55. Ольфакторно-оптические метки самцов косуль на дереве и земле.

чаще обычно меньше, чем в разреженных насаждениях. В степных и полевых биотопах преобладают метки на высокостебельных травянистых растениях и на земле.

Маркировочное поведение косуль, таким образом, имеет четко выраженный сезонный характер, совпадает с началом вегетации растительности, связано с агрессивными действиями, защитой территорий (рис. 52) и коррелирует с уровнем гормонов в крови (Barth u.a., 1976; Schams, Barth, 1982; Sempere, 1982). Метки явно выполняют сигнальную функцию, указывая другим особям на занятость участка, что способствует избеганию прямых столкновений. Однако, несмотря на большое число ольфакторно-оптических меток, оставляемых самцами на своих территориях, их границы нарушаются весьма часто. Тем не менее, как хорошо известно для других животных, «психологический» выигрыш маркировавшая особь все же получает. Пахучая метка не задерживает нарушителя, но, вступив на чужую территорию, он теряет уверенность, и хозяин при столкновении имеет больше шансов на победу.

У самок, в отличие от самцов, специфического маркировочного поведения не наблюдается, хотя отдельные его элементы, вероятно, могут иметь место (Kurt, 1968).

Другими сигнальными веществами, несущими информацию о присутствии в данной местности косуль и, возможно, информацию о возрасте, поле и физиологическом состоянии зверей, являются моча, кал, по-видимому, слюна, попадающая на землю и растительность при кормлении и облизывании, а также пахучие выделения половых органов, метатарзальных и межпальцевых желез и железистых комплексов в коже дистальных отделов плюсны и пясти (Соколов, Данилкин, 1981).

ЗВУКОВАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ

У косуль можно выделить шесть основных типов сигналов (Meyer, 1968; Смирнов, 1975б, 1977, 2000б; Данилкин, 1977; Stubbe, Passarge, 1979; Соколов, Данилкин, 1981; Соколов и др., 1987; Данилкин, 1992в).

Писки (или свисты) – гармонические сигналы двух разновидностей: тихие, короткие (140–200 мс) и громкие, длинные (230–590 мс), имеющие разную социальную значимость (рис. 56, А–Е).

Тихий писк, служащий сигналом взаимодействия особей на близком расстоянии, наиболее обычен при контакте матери и детеныша и в разных ситуациях является или призывным звуком, или выражением беспокойства. Чаще всего его издают новорожденные, потерявшие визуальный контакт с матерью, и проголодавшиеся телята, подзывая мать. Реже такие звуки производят самки, ищущие своих детенышей. Сходным образом пищат субдоминантные особи при контакте с доминантом (или с человеком), что выражает состояние беспокойства и дискомфорта и, может быть, подчинения. Этот звук обычен у молодых зверей и самок, реже у безрогих взрослых самцов (зимой) и у самок в самом начале течки при приближении к ним взрослых самцов. Чуть громче пищат они в начале гона при преследовании партнерами, особенно когда те ведут себя агрессивно. После садок самка уже меньше боится самца, и сигнал слышится реже или же совсем перестает звучать. На заключительной стадии ухаживания и во время садок самки сибирской косули издают тихие короткие (55 ± 3 мс) сдвоенные писки (рис. 56, Г, Д), следующие короткой серией из двух–трех звуков с интервалом 462 ± 4 мс (Соколов и др., 1987). В редких случаях короткие писки регистрируются и у самцов как европейской, так и сибирской косуль, преследующих самок по следу.

Сильно встревоженные звери издают очень громкий, пронзительный и продолжительный свист (рис. 56, Е), который можно охарактеризовать как сигнал испуга или сильного смятения. Скорее всего, он развивается на основе тихого писка. Наиболее типичен этот звук у телят в момент явной опасности. На него или его имитацию особенно бурно реагируют лактирующие самки в первые недели после родов и в редких случаях самцы, находящиеся поблизости (они устремляются к источнику звука и демонстрируют по отношению к раздражителю агрессивное поведение). У взрослых особей сигнал испуга иногда сменяется лаем.

Шипение (пыхтение или сипение) выражает сильное возбуждение животных. В зависимости от ситуации этот сигнал может изменяться (рис. 56, Ж–К). Тихий звук наиболее обычен при подходе самца к самке в течке, но становится громким при ее энергичном преследовании. Иногда при периодическом прикрывании рта он приглушается, в результате чего получается продолжительный (до 1000 мс) прерывистый сигнал, состоящий из нескольких коротких звуков (рис. 56, Ж, И). Шипят косули и при агрессивном поведении (рис. 56, К): самцы – во время борьбы друг с другом или с «условным» противником (кустом или деревом), при преследовании другого самца визуально или по следу, перед нападением на человека и при учащенном мечении территории; лактирующие самки при защите недавно родившегося теленка от хищника, человека или другой самки. Впервые этот звук регистрируется у 3–4-месячных телят при игровой борьбе.

Очень тихое шипение издают матери, подходя к своим детенышам, и доминантные особи при приближении к субдоминантам. Скорее всего, такой звук служит сигналом желаемого контакта. При усилении возбуждения тихое шипение переходит в

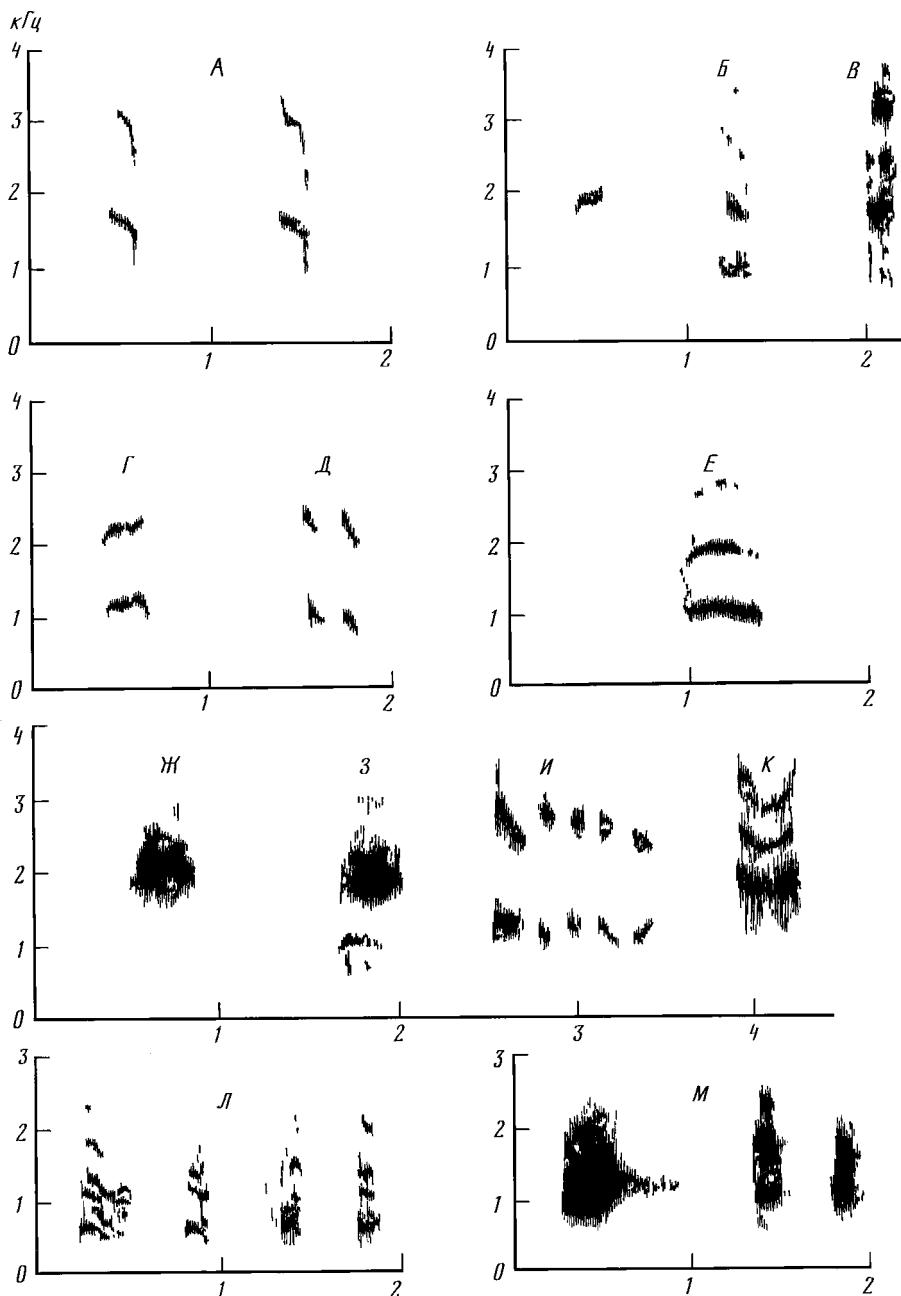


Рис. 56. Сонограммы звуков европейской (А, Е–К, М) и сибирской (Б–Д, Л) косуль (по: Соколов и др., 1987; с изменениями).

Писки: А–В – детенышей при потере контакта с матерью, Б – новорожденного, Г и Д (сдвоенный) – самки во время гона, Е – при испуге; шипение самцов: Ж – при преследовании самки, З – переходящее в писк, И – прерывистое, К – при агрессивном поведении; Л – скуление; М – лай.

громкое, а в редких случаях в сигнал другого типа – писк (рис. 56, 3) или лай. Такой переход мы регистрировали в вольерах и природе как у европейской, так и у сибирской косуль.

Лай – наиболее типичный и интенсивный негармонический сигнал, состоящий чаще всего из серий звуков (от 3 до 30, в исключительных случаях до 140), из которых первый отличается максимальной интенсивностью и длительностью. В среднем длительность отдельных звуков находится в пределах от 140 до 330 мс с интервалами от 0,3–1,4 с, максимум энергии сосредоточен в области от 1 до 2,5 кГц (рис. 56, М). Лают (бооу, бооу) в основном стоящие животные, при движении сигнал становится коротким (бо-бо-бо). Косулята этот звук не воспроизводят. Впервые он проявляется в возрасте 6–8 месяцев, что наводит на мысль о постепенном его развитии из сигнала другого типа.

Звук слышен на расстоянии до 3 км. Лают обычно потревоженные или обеспокоенные чем-то особи в сумерках или ночью, реже днем. Они реагируют так не только на подозрительный шорох и запах, но и на видимый раздражитель, например на человека, неожиданно приблизившегося к ним, или волка, проходящего невдалеке. Если раздражитель не опознан, то нередко, лая и стуча копытами (возможно, провоцируя), зверь огибает подозрительное место и заходит под ветер, чтобы с помощью обоняния установить причину беспокойства. На неопознанный раздражитель нередко лают одновременно несколько животных из группы, и им могут вторить другие особи из групп, находящихся неподалеку. Этот звук явно настораживает зверей и служит составной частью ориентировочно-исследовательского поведения. Самцы иногда лают после боя. Сибирские косули лают чаще европейских, причем самцы чаще, чем самки. Летом на Южном Урале этот звук зарегистрирован в 24,5% встреч с животными, из них в 70% случаев у самцов. Европейские косули в Белгородской и Курской областях при тех же ситуациях лаяли лишь в 7% встреч, но и здесь самцы издавали этот сигнал чаще (67,8%) самок. В зимний период, с ноября по март, как те, так и другие более «молчаливы» – звук отмечен соответственно в 4% и 1% встреч. Наиболее интенсивен лай (самцов и самок в равной мере) весной, когда большинство зверей еще ведут групповой образ жизни: у сибирской косули в 29% случаев, у европейской – в 9%. Однако большая «молчаливость» последней вызвана, видимо, не только видовыми особенностями, но и разным уровнем антропогенного пресса, гораздо более высоким на европейской части ареала: сибирские косули менее привычны к данному раздражителю и реагируют на него сильнее.

Скуление – гармонический сигнал, состоящий из серии звуков (от 3 до 20) длительностью около 150 мс с основной частотой 0,5–0,6 кГц (рис. 56, Л) и очень похожий на скуление собак. Он регистрируется у отдельных самцов сибирской косули в период гона: во время остановки после длительного преследования самки (когда зверь стоит или лежит), при потере контакта с самкой и при невозможности сближения с ней (если звери находятся в разных вольерах). Значение его неясно; видимо, звук является смешанным сигналом, отражающим дискомфорт (писк) и половое возбуждение (шипение).

Верещание (стон, рев) – гармонический сигнал (вероятно, смешанного типа) сильной интенсивности, издаваемый раненым или пойманным животным и, скорее всего, выражающий страх, боль.

Звуки *невокального* происхождения косули производят, топая ногами (животное, медленно передвигаясь, поочередно высоко поднимает передние ноги и с силой опускает их на землю), когда они обеспокоены неопознанными или явными раздражителями. Эти звуки являются составным элементом исследовательского, оборонительного

и агонистического поведения и, скорее всего, выражают нерешительность зверя перед принятием определенного решения для дальнейших действий, служат одним из средств предупреждения находящихся рядом особей об опасности и, возможно, способствуют запугиванию врага или противника. Такие удары передними ногами зарегистрированы при наступлении на врага – лисицу, собаку, человека и во время демонстрационного поведения конфликтующих взрослых самцов. Сюда же я отношу звуки, вызываемые гребущими землю движениями передних ног, приводящими к образованию «пяточков» на земле. Такого рода движения обычны при маркировке территории и раскопке снега (для добывания корма и подготовки лежек), однако сигнальное значение они имеют, видимо, только летом в качестве составной части демонстрационного поведения при конфликте самцов.

Итак, у косуль в раннем возрасте усматривается только один тип акустических сигналов – писк (тихий и громкий), вероятно, трансформируемый затем в другие звуки. Все сигналы, за исключением скуления, у самцов и самок совпадают. В целом у европейской и сибирской форм они сходны и имеют одно и то же функциональное значение, что говорит об их близком филогенетическом родстве. Однако у самцов европейской косули пока не отмечено аналогов скулению (рис. 56, Л), обнаруженному у отдельных особей сибирской косули (Соколов, Данилкин, 1981), у самок – сдвоенных писков (рис. 56, Д), у детенышей несколько различаются характеристики писков при потере контакта с матерью (рис. 56, А, В) (хотя на слух сигналы неотличимы и с возрастом становятся сходными?), и к тому же они издают звуки более высокой частоты (Соколов и др., 1987).

Тем не менее делать окончательный вывод о различиях акустических сигналов у европейской и сибирской косуль пока преждевременно, поскольку сравнительное исследование характерных звуков проведено на очень ограниченном числе особей, а различающиеся сигналы регистрируются далеко не у всех животных. Скорее всего, аналоги их будут найдены. Эти копытные имеют разную массу тела, что, вероятно, может в какой-то степени влиять на частотную характеристику и длительность звуков. Эта особенность наглядно проявляется с возрастом у сеголетков.

ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Именно для косуль слово «гон» наиболее точно отражает происходящее. Самец на большой скорости с шипящими звуками преследует самку в течке (рис. 57), стремящуюся убежать от него, и у наблюдателя складывается впечатление, что он или гонит самку или же гонится за ней (Туркин, Сатунин, 1902; Даль, 1930; Аверин, 1949; Флеров, 1952; Гептнер и др., 1961; Черкасов, 1962; Смирнов, 1975б, 1978; Соколов, Данилкин, 1981).

В первый день гона самцы ведут себя с самками, особенно молодыми, довольно агрессивно, вплоть до ударов рогами. Взрослый самец, приближаясь к самке (как и к любой особи – субдоминанту), наклоняет голову, выставляет рога вперед и нередко «шипит», что означает угрозу и вызывает оборонительное поведение; она поворачивает голову к нему, приседает, мочится, издает несколько свистящих звуков и, когда тот приближается вплотную, срывается с места и быстро убегает. Он начинает преследовать ее незамедлительно или, если самка мочилась, после обнюхивания мочи на земле и «флемена».

После непрерывной продолжительной погони самка устает и начинает бегать вокруг отдельных деревьев, кустов, высоких кочек, ям, и, наконец, останавливается и



Рис. 57. Поведение косуль во время гона.

позволяет самцу сделать садку, после чего оба ложатся отдыхать. Многократно пробега по одному месту, косули выбивают характерные кольцевидные или в виде восьмерки тропы (рис. 58). Иногда уставшая самка еще до садки самца ложится прямо на тропе, но возбужденный партнер бодает ее рогами, заставляет подняться и делает садку.

После садок поведение животных заметно изменяется. Самка уже меньше боится самца, реже стремится скрыться от него, и повторные спаривания нередко происходят сразу же при сближении зверей; после назо-назального контакта он обнюхивает и быстрым движением языка облизывает голову, бок, спину и гениталии самки и делает садку (рис. 57). У молодых самцов из-за отсутствия опыта садки не всегда бывают удачными; иногда они начинают их сбоку, спереди, но, переступая задними ногами, в конце концов принимают правильную позу. В среднем у одно-двухлетних самцов они

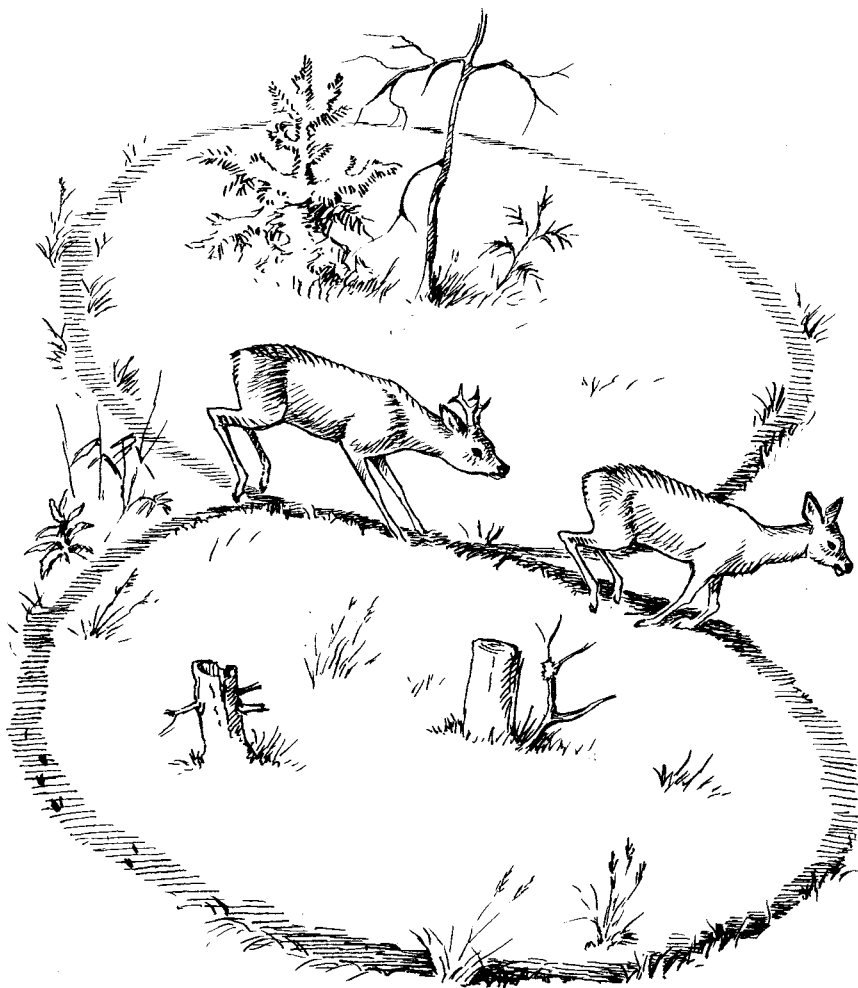


Рис. 58. Характерные тропы европейской и сибирской косуль во время гона.

длится 22 с (от 8 до 120 с), у взрослых особей – 6 с. Две-три садки могут следовать через несколько минут одна после другой, затем звери более часа отдыхают. После эйякуляции самец тяжело опускается на самку и почти всегда ложится на землю. Самка для лежек выбирает самые укромные места. Партнер нередко теряет ее и энергично отыскивает по следам.

В естественных условиях самку в течке обычно преследует один взрослый самец, очень редко два и в исключительных случаях три или четыре. Как только она останавливается, рядом с ней остается доминант, который при приближении остальных принимает позу угрозы и держит их на расстоянии более 30 м. В этой ситуации четко видна иерархия: субдоминант отгоняет третьего, тот – четвертого, самого молодого зверя, и все они кружат возле гонной пары. После садки доминант ложится, а отошедшую в этот момент самку могут покрыть второй и даже третий самец; за несколько часов число садок может достигать 27. При бегстве самки все самцы устремляются за ней, следуя друг за другом согласно занимаемому иерархическому положению. В небольших вольерах ситуация многократного покрытия самок всеми содержащимися здесь самцами представляется типичной.

При высокой численности самок вероятна и противоположная тенденция; самец может в один и тот же день поочередно покрывать двух, одновременно пришедших в охоту, самок (Holmes, 1973).

Оплодотворенная самка при приближении самца ведет себя иначе, чем в начале течки; она приседает и мочится, а самец долго, около минуты, обнюхивает мочу на земле, «флемует» и начинает кормиться или, реже, вновь начинает преследовать ее, но та при его приближении снова мочится, и он после обнюхивания мочи прекращает погоню. Через час-два или более самец снова начинает преследование этой самки и вновь наблюдается та же картина. Однако партнер еще одни или двое суток продолжает держаться рядом с самкой.

Гон у косуль обычно длится 2–5 дней. В это время самец практически перестает кормиться, теряет осторожность и не покидает самку даже при явной опасности. Неоплодотворенные самки могут приходить в охоту еще раз с промежутками от 9 до 84 дней (см. «Размножение»), что говорит об отсутствии у них четкого ритма течек.

Радиопрослеживанием установлено, что во время гона территориальная система в целом не нарушается (Соколов, Данилкин, 1981; Sempere, 1982). Этому во многом благоприятствует то обстоятельство, что участок обитания самки часто находится в пределах территории самца. Территориальность во время гона способствует уменьшению контактов и возможных столкновений между самцами. Тем не менее «гонная» пара во время быстрого бега нередко выходит за пределы территории самца, нарушая установленные границы. Соседние взрослые самцы в этом случае явно проявляют исследовательское поведение и идут по следу нарушителей, но лишь в редких случаях присоединяются к гону. Чаще же нарушение границ вызывает у них агрессивную реакцию и усиленную маркировку участка.

Есть наблюдения, что самка в течке предпочитает определенного самца и может спариваться с ним на протяжении нескольких лет. Замечено также, что в конце гона увеличивается частота «рейдов» зверей за пределы своих обычных участков, очевидно в поисках полового партнера. В этот период самцы особенно легко реагируют на звуки, сходные с писком, и часто становятся добычей охотников, имитирующих этот сигнал.

Половое поведение европейской и сибирской косуль, как показывают наши сравнительные исследования и анализ литературы, идентично.

В связи с летними сроками гона, специфическим половым поведением и наличием у самок косуль – единственных среди копытных – беременности с уникальной эмбриональной диапаузой возникает вопрос: каким образом в процессе эволюции появились эти особенности и насколько они взаимосвязаны? У *Capreolus* эволюционная стратегия была явно направлена в русло территориальности в летний период, и именно к этому моменту происходит максимальная активизация многих функций организма самцов. Гон у их непосредственных предков, скорее всего, приходился на осенние месяцы, о чем свидетельствуют осенний всплеск половой активности у косуль и осенние сроки гона у их ближайших родственников – представителей семейства Cervidae. Преждевременное в связи с территориальностью достижение самцами наивысшей половой потенции очевидно приводило к преследованию самок, обитающих на их территориях, еще до появления у них явных признаков течки. Такие случаи наблюдаются в природе и в настоящее время (Соколов, Данилкин, 1981). Преждевременное, но энергичное и продолжительное преследование самок возбужденными и агрессивными самцами (которых самки очень боятся и стремятся убежать от них), вероятно, вызывало резкую активизацию функций их организма. Преследуя самок, самцы как бы стимулируют их. Преждевременному спариванию во многом способствует также и то обстоятельство, что после продолжительного преследования самец может покрывать совершенно обесцененную самку независимо от того, хочет она этого или нет.

Постепенно в процессе эволюции сдвиг сроков спаривания с осенних на летние месяцы закрепился, обусловив и сдвиг начала течки, но и сейчас мы наблюдаем характерное продолжительное преследование самцами самок перед спариванием, необходимое для их стимуляции. Оплодотворенная преждевременно яйцеклетка, тем не менее, не может развиваться вплоть до «нормальных» зимних сроков беременности, чем и объясняется появление у косуль эмбриональной диапаузы (Данилкин, 1990).

Предлагаемая гипотеза, на мой взгляд, отражает взаимосвязь и эволюционного, и этологического, и физиологического аспектов этого уникального явления. Не исключено, что сходным образом латентный период беременности мог образоваться и у некоторых других млекопитающих.

ОРИЕНТИРОВОЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ И ОБОРОНИТЕЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

У косуль ориентировочно-исследовательское и оборонительное поведение складывается из отдельных элементов: ориентировочной позы, сигнальных прыжков, звуковых сигналов, реакции испуга, сближения с другими особями, предупреждения об опасности «набеганием», поиска и уточнения раздражителя, бегства, затаивания. В зависимости от ситуации набор этих элементов и их последовательность могут меняться (Данилкин, 1992в).

В периоды активности на ориентировочно-исследовательское поведение косули тратят от 1/4 до 1/2 времени (в зависимости от ситуации, факторов беспокойства, индивидуальных особенностей и др.). Даже в отсутствие раздражителя они периодически поднимают голову, осматриваются и принимают позу. Однако зрение у зверей слабое, и не составляет большого труда (при определенном навыке) из-под ветра подойти к пасущемуся животному на 20–50 м, оставаясь неподвижным, как только оно принимает ориентировочную позу.

Слух и зрение позволяют косулям выявить наличие раздражителя, тогда как информацию об источнике беспокойства они во многих случаях уточняют при помощи

обоняния. В таких ситуациях звери стремятся зайти к источнику беспокойства под ветер, чтобы уловить запах. Следует заметить, что обоняние – важнейший из их органов чувств. Обонятельная поверхность ноздрей у них превышает 90 см² (у человека 2,5 см²), число обонятельных клеток достигает 300 млн (у человека примерно 33 млн – Kolb, 1979). Курт (Kurt, 1965) подсчитал, что из 42 элементов социального поведения обонятельным восприятием вызывается 26, акустическим – 13 и оптическим – только 3, что вполне подтверждает предположение о прекрасном обонянии и об отношении к слабому зрению у этих животных. Дальность обнаружения ими по запаху одного и того же объекта не всегда бывает одинаковой: при ветреной погоде на открытой равнинной местности животные обнаруживают человека за 200–400 м, а в лесу – за 100–200 м. При тихой погоде это расстояние сокращается в 2–5 раз.

В группе косуль бегство одной особи вызывает немедленное бегство остальных. Примерно через 30–250 м они останавливаются, принимают ориентировочную позу, и, если опасность установлена, бегство продолжается. Если животных не преследуют, они в лесу убегают обычно не далее 300 м, в поле дистанция бегства значительно больше. В лесных и лесостепных стациях расстояние, с которого животные начинают бегство от человека или транспорта, чаще всего находится в пределах 20–150 м. Там, где велик пресс охоты, проводимой загонным способом, с подхода или с автомобиля, эта дистанция существенно больше. В популяциях, видимо, происходит своеобразный отбор особей с определенным оборонительным поведением: выживают лишь животные, знакомые с подобной опасностью и научившиеся ее избегать, а опыт старших усваивают молодые звери путем подражания при групповом образе жизни.

Наиболее реактивные особи у косуль – сеголетки. Во многих случаях именно они начинают бегство при явной или мнимой опасности. Взрослые животные обращаются в бегство почти всегда последними, но сразу же становятся лидерами. Если явной опасности нет, вожаки, которыми обычно являются самки, успокаиваются и к ним присоединяются молодые звери. Таким образом, взрослые особи на основании своего индивидуального опыта показывают модель поведения, наилучшим образом противодействуя всякому беспокойству без причины, что в конечном счете необходимо для сохранения энергии и нормальной жизнедеятельности группы.

При опасности у косуль особенно отчетливо проявляется поведение типа «руководство–следование»: члены группы бегут за лидером цепочкой (рис. 59), чему в значительной мере способствует «морфологическая поддержка» – распушенное хвостовое зеркало (Северцов, 1951), служащее следующим сзади животным ориентиром при быстром беге. Адаптивный механизм «руководства–следования» особенно важен для молодых зверей, обеспечивая необходимую связь с семейной группой и позволяя им выжить при опасности благодаря опыту взрослых.

Неспособность к активной обороне при нападении волка и других крупных хищников компенсируется у косуль широким набором поведенческих реакций: «рассыпание» членов группы, гигантские прыжки-полеты, броски в сторону, «скидки», увод старшими особями погони за собой, затаивание. При этом стресс-реакция у молодых животных гораздо более длительна, чем у взрослых (Гординок, 1996, 2002).

Избежать опасности во многом помогает знание своего участка. При медленном преследовании радиомеченых европейских косуль я установил, что звери не выходят за пределы своих сезонных участков обитания, перемещаясь в их границах по траектории, напоминающей эллипс или вытянутую восьмерку. Животные многократно проходят по одним и тем же тропам (обычно вокруг полян, полей, вдоль верхних склонов

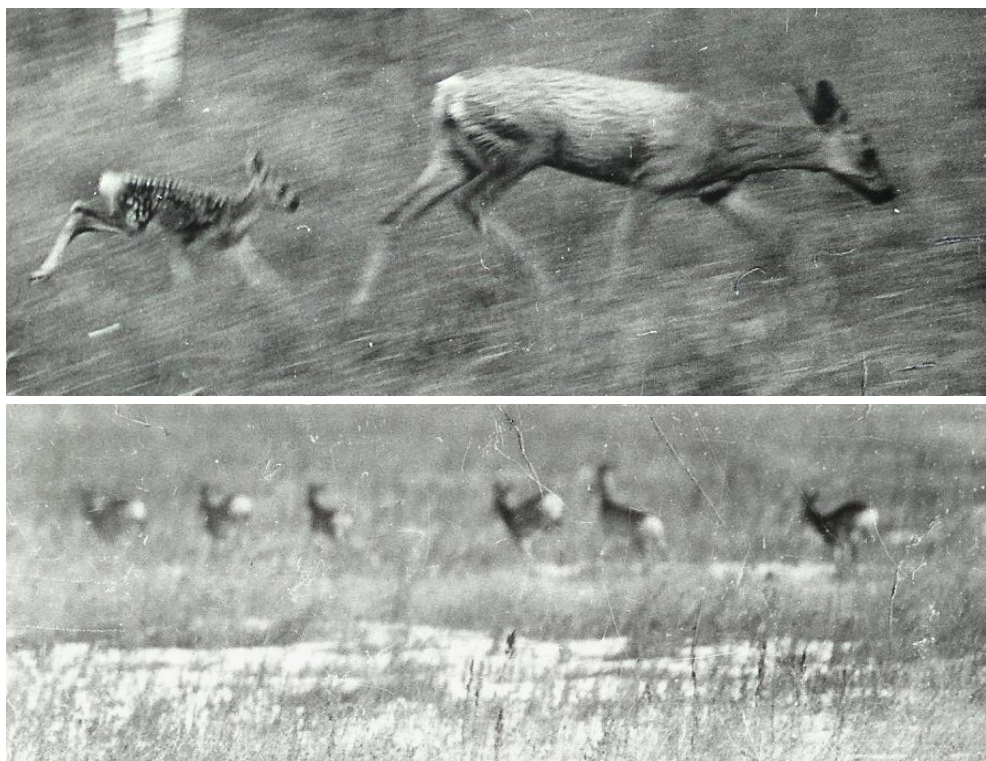


Рис. 59. Следование за лидером.

оврагов), возвращаясь, как зайцы, к месту лежки, с которой они были подняты. Поведение самок при преследовании их человеком более разнообразно, чем самцов: они чаще затаиваются или обходят преследователя, траектория их движения иногда имеет вид маленьких эллипсов, вписанных в большой. Косули не удаляются от преследователя далее 400 м, сохраняя дистанцию в среднем на уровне 120–250 м, а при затаивании в положении лежа или стоя подпускают его на 3–80 м. При опасности они стремятся сблизиться с другими животными, некоторое время могут следовать за другой группой, но при выходе ее за пределы знакомого участка отделяются и возвращаются назад. При быстром преследовании перемещение зверей становится хаотичным и непредсказуемым. Тем не менее и в этом случае они не выходят за пределы своих сезонных участков обитания (Данилкин, 1983).

АКТИВНОСТЬ

Активность косуль определяется многими обстоятельствами и может меняться в течение года, сезона, суток, в зависимости от пола, возраста, степени беспокойства, наличия корма, кровососущих насекомых, климатических и других факторов внешней среды (Данилкин, 1992в). По телеметрическим данным, европейская косуля активна в среднем 56% времени суток (Charmann et al., 1993). При этом пастыба и передвижения от 6 до 12 раз чередуются с отдыхом и пережевыванием пищи (Bubenik, 1960, 1962; Lochman, 1965; Hofmann, 1978b), т.е. активность зверей имеет полифаз-

ный характер, причем утренний и вечерний ее периоды наблюдаются практически всегда, и они наиболее продолжительны. В жаркие летние дни косули кормятся реже, чем в прохладные и дождливые, что, видимо, связано с резким уменьшением количества влаги в растениях; в морозную погоду кормежки продолжительнее. В популяциях, неумеренно преследуемых человеком, ритм активности и питания особей резко нарушается; звери выходят на кормежку в сумерки или ночью, днем практически не кормятся.

Весной и летом подвижность животных наиболее высокая ночью и в сумерках, зимой – в начале дня (Bideau et al., 1983). Средняя скорость перемещения у европейской косули, по данным Семпере (Semper, 1982), в территориальный период выше (1,2 км/ч), чем в атерриториальный (0,6 км/ч), и максимальна в период гона – 6,2 км/ч. Аналогичная тенденция прослеживается и у сибирской косули (Соколов, Данилкин, 1981). Летом быстрые передвижения позволяют самцам обеспечить регулярный контроль за границами своих территорий. Низкие скорости движения зимой связаны с экономией энергии.

Мигрирующие косули активны в любое время суток, но большая их часть перемещается в раннеутренние часы. Средняя скорость их перемещения в сутки, по данным радиопрослеживания, осенью около 6 км (максимальная – 26 км), весной – не более 4 км (см. выше).

Визуальные и биотелеметрические наблюдения показывают, что косули при мнимой опасности могут вставать с лежки и снова ложиться здесь же рядом. Число периодов в сутки, в течение которых они находятся на ногах (т.е. стоят или передвигаются), от 12 до 30, в среднем 22 (Gonzales, Angibault, 1987). Это число, видимо, тем больше, чем выше антропогенный пресс и плотность населения других видов крупных животных. Там, где фактор беспокойства очень велик, особенно при охотничьем промысле, суточная периодичность нарушается настолько, что звери становятся активными лишь в ночные часы и вскакивают с лежки при любом подозрительном шорохе. Соответственно у них может измениться нормальный ритм пищеварения со всеми вытекающими отсюда негативными последствиями.

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ

ЧИСЛЕННОСТЬ

Динамика населения косуль совпадает с тенденцией изменения их ареала, который при снижении поголовья заметно сокращался, а при увеличении – расширялся (см. выше). В послеледниковое время существенное сокращение населения копытных в Европе, возможно, было в III–II тысячелетия до н.э. (Динесман, 1982). Наивысшая численность и добыча косуль здесь, скорее всего, имела место во второй половине второго тысячелетия н.э., а в Западной Европе – в наше время. В XVI–XVIII вв., по свидетельству очевидцев, на Украине добывали «неимоверное количество» косуль, «во время сезонных перекочевок их убивали тысячами», а в Молдавии леса «кише-ли» ими. «Необыкновенное множество», «громадное изобилие» этих животных было и на Урале, в Сибири и на Дальнем Востоке (Пржевальский, 1870; Сабанеев, 1872, 1875; Туркин, Сатунин, 1902; Кириков, 1959, 1966, 1983; Аверин, 1960а,б; Смирнов, 1978, 2000б). Во второй половине XIX в. лишь на Алтае их численность достигала 500 тыс., а плотность населения доходила до 50 особей на 1000 га (Собанский, 1992). В Амуро-Уссурийском крае в это время обитали несколько миллионов косуль (Бромлей, Кучеренко, 1983).

С XVIII в. из-за чрезмерного охотничьего пресса и изменения биотопов численность косули в Западной Европе резко снижается, в некоторых странах она была уничтожена (Stubbe, Passarge, 1979; Stubbe, 1990). В XIX – начале XX вв. эти звери были почти истреблены в европейской части России, Западной Сибири и Северном Казахстане (см. выше), а с середины XX столетия их население резко уменьшается на Дальнем Востоке. Этому негативному процессу способствовало появление и широкое применение дальнобойного оружия при нерегулируемом круглогодичном промысле.

В такой же последовательности, с запада на восток ареала, благодаря улучшению охраны косуль и истреблению крупных хищников, с XIX в. начинается увеличение их поголовья. В годы войн на территории Европы оно снова резко сокращалось, но быстро восстанавливалось. Во второй половине XX в. в Западной и Центральной Европе этих копытных стало почти на порядок больше, чем в начале столетия (Stubbe, Passarge, 1979; Дежкин, 1980, 1983, 1985, 1988, 1989; Stubbe, 1990), и их численность растет до сих пор, несмотря на предельно высокую плотность населения во многих странах (табл. 37 и 46).

Примечание к таблице 37. *Численность: в республиках бывшего СССР – по данным Управлений охотничьим хозяйством, Госкомитетов по охране природы и Госагропрома СССР с корректировкой; в других странах – по литературным сведениям.

**Площади: по «Атласу СССР» (1984) и «Лесной энциклопедии» (т. 1–2, 1985–1986), по «Географическому энциклопедическому словарю» (1986), БСЭ (1970–1978) и литературным сведениям с корректировкой на площадь ареала.

В скобках – очень приблизительные или иные данные; прочерк – отсутствие данных.

Таблица 37. Численность и плотность населения европейской и сибирской косуль во второй половине 80-х годов XX в. (по: Данилкин, Блузма, 1992; с изменениями и дополнением)

Страна, республика	Численность, тыс. особей*	Площадь, тыс. км ² **		Косуль на 1000 га	
		ареала	лесов в ареале	ареала	леса в ареале
Европейская косуля					
Россия	60	816	228	0,7	2,7
Украина	140	600	86	2,4	16,8
Белоруссия	23	207	72	1,1	3,2
Молдавия	10	34	3	2,9	32,7
Литва	40	65	16	6,1	25,0
Латвия	44	64	22	7,0	20,0
Эстония	38	45	16	8,5	24,0
Грузия	12	44	22	2,7	5,4
Армения	4	13	3	3,2	13,7
Азербайджан	3	28	10	1,1	3,1
Польша	500	313	84	16,0	59,2
Румыния	290	237	64	12,2	45,2
Чехословакия	290	128	45	22,7	64,7
Югославия	350	256	87	13,7	40,2
Венгрия	220	93	14	23,7	157,1
Болгария	120–140	111	33	10,8	36,0
Германия: (ФРГ)	1700	248	74	68,5	228,5
(ГДР)	310–350	108	33	28,7	102,6
Австрия	1000	84	37	119,2	271,0
Франция	300–320	551	32	5,4	22,7
Дания	140–150	43	5	32,6	269,2
Швейцария	120 (180)	41	10	29,3	120,0
Нидерланды	25	41	3	6,1	75,8
Бельгия	25	30	6	8,2	41,7
Люксембург	13	3	–	50,0	–
Великобритания	(400)	173	20	23,1	173,2
Италия	100	58	14	17,3	71,4
Испания	20	89	40	2,3	5,0
Норвегия	150 (50?)	302	72	5,0	20,8
Финляндия	5	53	32	1,0	1,5
Швеция	400	450	256	8,9	15,6
Другие страны	(130)				
Итого:	7050				
Сибирская косуля					
Россия	300	3990	1950	0,7	1,5
Казахстан	15	576	47	0,3	3,1
Узбекистан	0,5	8	8	0,6	0,6
Киргизия	7	83	7	0,9	10,4
Монголия	100	484	44	2,1	22,7
Китай	(500)	(2187)	(175)	(1,1)	(14,3)
Корея	(10)	(56)	(39)	(1,8)	(2,6)
Итого:	932				
В целом для <i>Capreolus</i>	7982				

В России процесс восстановления ресурсов косуль заметен с 30–40-х годов XX в. (Гептнер и др., 1961). К 1950 г. их население достигло примерно 270 тыс., в 1954 г. было 310, в 1957 г. – 395 тыс. особей (табл. 40). С 1961 г. по 1990 г. поголовье европейской косули увеличилось почти в 4 раза – с 20 до 76 тыс., после чего оно сократилось до 53 тыс. в 1996 г., и затем снова начало медленно расти (табл. 38) – до 100 тыс. особей в 2011 г. (табл. 40). Для сравнения: в Латвии на гораздо меньшей площади сейчас насчитывают 240 тыс. косуль (Бабак и др., 2012), в Польше – 820 тыс. (Frackowiak, Wojciuch-Ploskonka, 2012), и еще больше их в Германии (3 млн), Австрии и Франции (по 1 млн – табл. 46).

Динамика населения сибирской косули несколько отличается (табл. 39, рис. 60). Во второй половине 60-х годов рост ее поголовья, достигшего почти 400 тыс., прекратился, а в последующие годы в Сибири и на Дальнем Востоке численность снизилась более чем на 100 тыс., особенно заметно (в 3–7 раз) в Новосибирской и Кемеровской областях (с 11 до 2 тыс.), Красноярском крае (с 60 до 10 тыс.), Туве (с 45 до 6 тыс.), Читинской области (со 100 до 25 тыс.) и Хабаровском крае (с 30 до 10 тыс.) (Метельский, 1976; Данилкин, 1982, 1985; Бромлей, Кучеренко, 1983).

С 1984–1985 гг. по моим рекомендациям Главохотой РСФСР введен временный запрет промысла косуль в ряде областей Сибири и Дальнего Востока, что в значительной мере способствовало сохранению и увеличению их населения (Прокофьев, 1992; Матвеев, Бакунин, 1994; Смирнов, 2000б; Мальцев, 2004; Сенчик, 2004), а в 1986 г. Российским союзом охотников и рыболовов принята программа «Косуля» (Данилкин, 1985, 1991, 1995; 2011б; Останин, 1996). В результате целенаправленных мер почти повсеместно усилился интерес к этим копытным как к перспективному ресурсному объекту. Во многих охотничьих хозяйствах, где плотность населения была ниже 10 особей на 1000 га лесных угодий, охота была закрыта, в других – уменьшены нормы добычи, ограничен или запрещен отстрел взрослых самок, улучшилась охрана, увеличилось число видовых заказников, усилилась борьба с волком, значительно возросли объемы подкормки. К тому же в Сибири и на Дальнем Востоке в севообороте появились новые высокостебельные культуры, охотно поедаемые этими копытными: подсолнечник, рапс, люцерна, топинамбур, козлятник, эспарцет, соя. Благодаря существовавшей в России оригинальной системе сельского хозяйства на необработанных осенью сельскохозяйственных полях оставался дополнительный корм. В 80-е и первой половине 90-х годов не было особенно многоснежных зим, что также благоприятствовало сохранению животных. В конечном счете поголовье сибирской косули в России увеличилось почти в 3 раза – с 278 тыс. в 1984 г. до 752 тыс. в 1993 г., а в целом население европейской и сибирской косуль возросло в этот период в 2,5 раза – с 325 тыс. до 824 тыс. (табл. 40, рис. 60).

Рост численности был особенно заметным в Зауралье, где внедрены (далеко не в полном объеме) разработанные мной научные программы, направленные на увеличение населения копытных: в 1985 г. в Уральском округе было около 26 тыс. косуль, в 2013 г. стало 286 тыс. (рис. 61). Наиболее последовательно эта работа осуществлялась в охотничьих хозяйствах Курганского областного общества охотников под руководством охотоведов В.А. Останина и В.А. Михайлова. В этой области с 1985 г. численность возросла с 12 до 160 тыс. Результат был бы еще более весомым, если бы не социальный кризис 90-х годов, приведший к значительному усилению браконьерства и хищничества, череда особенно многоснежных зим в конце XX – начале XXI вв., проблемы в управлении ресурсами и ежегодная эмиграция значительной части зауральской популяции на юг в Казахстан. Численность косули в этой респуб-

Таблица 38. Численность европейской косули (тыс. особей) в областях, краях и республиках Российской Федерации во второй половине XX – начале XXI вв.*

Область, край, республика	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979
Калининградская	3,0	3,2	4,0	3,4	5,4	5,4	5,4	7,4	7,4	4,8	4,7	4,8	5,4	6,3	8,0	7,9	8,5	8,4	8,5
Ленинградская	0,08	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,08	0,07	0,06	0,07	0,14	0,14	0,2	0,4	0,6	0,65	0,7	0,7	0,7
Новгородская	0,1	0,1	0,1	0,1	0,13	0,09	0,12	0,1	0,12	0,13	0,15	0,4	0,1	0,3	0,4	0,65	0,65	0,6	0,24
Псковская	0,1	0,15	0,35	0,3	0,55	0,46	0,62	1,37	2,0	3,7	5,0	3,0	3,5	4,5	5,9	11,3	11,3	7,2	11,6
Брянская	1,8	1,0	2,2	1,6	1,0	1,8	1,6	2,4	3,2	4,8	4,4	3,5	3,8	3,2	4,3	4,2	4,0	4,0	3,0
Смоленская	0,3	0,4	0,4	0,2	0,2	0,3	0,3	0,2	0,3	0,5	0,5	0,4	0,4	0,5	0,7	0,8	0,8	0,9	0,7
Калининская **	0,7	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,15	0,18	0,4	0,5	0,2	0,7	0,7	0,7	1,0	1,0	0,7
Московская **	0,3	0,42	0,33	0,38	0,46	0,5	0,5	0,5	0,56	0,5	0,4	0,5	0,6	0,8	0,9	1,1	1,6	2,3	2,0
Рязанская	–	–	–	–	Ед.	0,02	0,15	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	0,04	0,05	0,07
Калужская	0,1	0,06	0,07	0,07	0,13	0,2	0,26	0,2	0,25	0,25	0,5	0,7	0,6	1,0	2,0	2,1	2,5	3,5	3,5
Тульская	0,06	0,1	0,2	0,2	0,02	0,03	0,03	0,03	0,03	0,1	0,1	0,1	0,3	0,5	0,6	0,8	0,8	0,6	1,7
Орловская	0,02	0,04	0,05	0,05	0,04	0,04	0,04	0,05	0,06	0,05	0,05	0,03	0,03	0,05	0,1	0,8	0,8	0,9	0,9
Курская	0,07	0,09	0,3	0,6	0,6	0,6	0,8	1,2	1,4	1,8	2,2	1,3	1,2	1,4	1,5	1,5	1,4	1,8	1,8
Белгородская	0,7	0,7	0,8	1,5	1,8	1,8	2,0	2,1	2,1	1,9	1,8	1,8	1,1	1,7	1,8	2,2	2,5	1,7	1,9
Воронежская	0,4	0,4	0,4	0,4	0,8	0,9	1,2	1,4	1,8	1,8	2,0	1,9	2,4	2,2	2,4	1,8	2,0	2,1	2,3
Липецкая	0,05	0,05	0,08	0,06	0,06	0,07	0,05	0,06	0,04	0,04	0,04	0,04	0,06	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	0,7
Тамбовская	–	–	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	Ед.	0,06	0,1	0,2	0,1	0,2
Краснодарский	6,0	5,0	6,0	3,0	3,0	3,0	3,0	5,0	5,0	3,4	3,4	3,6	3,7	6,0	4,7	5,4	6,4	6,0	6,6
Ростовская	0,04	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	0,4	0,6	0,7	1,0	1,2	1,8	1,9	2,2	2,6	2,6
Дагестан	4,0	4,0	1,0	1,4	3,1	3,0	3,0	1,6	2,0	1,1	1,0	1,0	1,1	1,1	1,1	2,0	3,0	3,7	3,0
К.-Балкария	1,3	1,3	1,2	1,2	1,2	1,1	1,2	1,4	1,2	1,2	1,3	1,3	1,4	1,7	1,4	1,4	1,4	1,8	1,8
С.-Осетия	0,4	0,5	0,6	0,6	0,8	0,8	0,9	1,0	1,5	2,3	2,0	2,0	2,0	2,0	2,2	1,7	1,6	1,6	1,6
Ч.-Ингушетия	0,2	0,2	0,2	0,2	1,1	0,7	0,9	0,9	0,6	0,8	0,8	0,8	0,9	0,9	1,0	1,1	1,1	1,2	1,2

Таблица 38. Продолжение

Область, край, республика	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
Калининградская	6,8	7,6	8,2	6,9	8,1	8,2	10,0	9,4	9,6	9,6	10,5	8,4	8,1	10,2	10,8	9,3	5,3	5,1	5,4
Ленинградская	0,7	0,4	0,3	0,3	0,3	0,4	0,7	0,6	0,5	0,5	0,4	0,6	0,4	0,8	0,6	0,3	0,2	0,3	0,4
Новгородская	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,5	0,4	0,4	0,5	0,6
Псковская	7,4	6,0	4,0	3,0	3,0	2,9	3,4	4,5	5,0	6,1	6,4	7,7	8,9	11,5	10,8	6,6	6,5	5,9	7,7
Брянская	3,8	3,1	3,1	3,5	3,9	3,5	4,7	4,7	4,7	5,5	6,3	5,8	6,0	6,5	6,0	4,1	3,9	4,5	4,7
Смоленская	0,7	1,0	1,0	1,1	1,2	1,9	2,2	2,9	2,6	2,9	2,6	2,4	2,8	2,9	2,5	3,0	2,8	2,7	3,1
Калининская**	0,7	0,4	0,4	0,4	0,4	0,5	0,6	0,6	0,6	0,7	1,0	0,2	0,2	0,4	0,5	0,4	0,7	0,8	1,5
Московская**	2,0	2,1	2,2	2,0	2,3	2,6	3,1	3,0	4,2	3,9	4,2	3,0	3,2	3,0	2,9	2,6	2,2	2,0	2,3
Рязанская	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,5	0,3	0,4	0,4	0,8	1,1	1,4	1,3	1,7	1,2	1,2	1,2	1,2
Калужская	5,0	4,0	4,0	3,4	3,9	4,8	5,9	4,2	5,3	5,4	5,3	3,2	3,9	3,6	4,2	3,0	3,3	3,6	3,6
Тульская	1,3	1,9	1,3	1,2	1,5	1,5	2,0	2,0	2,7	3,0	5,7	5,2	5,3	4,7	6,0	4,0	4,0	4,0	4,5
Орловская	0,9	1,2	1,0	1,1	1,3	1,6	1,8	2,1	2,1	2,1	3,9	3,1	3,3	2,3	2,7	3,2	2,1	2,0	2,4
Курская	2,3	1,6	1,6	1,8	1,6	1,6	1,7	1,6	1,6	1,5	1,5	2,0	3,0	2,8	3,6	2,7	2,6	2,6	3,2
Белгородская	2,5	2,1	2,1	2,0	2,1	3,0	4,3	4,3	3,4	3,0	3,2	3,6	5,0	4,4	4,1	4,0	3,8	4,7	5,2
Воронежская	2,3	2,2	2,2	2,2	2,2	2,1	2,1	2,1	2,1	2,4	2,3	2,0	1,6	1,7	1,7	1,5	2,1	1,7	2,0
Липецкая	0,8	1,0	1,0	1,1	1,1	1,5	1,1	1,6	1,2	1,2	3,7	1,7	1,8	1,6	2,8	2,3	1,4	1,5	1,8
Тамбовская	0,2	0,2	0,2	0,3	0,4	0,6	0,4	0,6	1,0	0,8	0,7	1,2	0,7	0,9	1,0	1,1	0,9	1,1	1,2
Краснодарский	5,6	5,6	5,0	4,9	4,9	5,0	5,4	5,8	5,8	5,9	5,6	6,7	5,6	5,6	4,5	4,3	4,3	3,8	4,2
Ростовская	2,0	2,2	2,0	2,0	1,8	1,8	2,0	2,0	2,0	2,5	2,7	2,3	2,5	2,2	2,2	2,0	1,7	1,6	1,5
Дагестан	3,0	3,0	3,7	1,7	1,6	2,1	2,6	1,9	1,9	2,0	2,7	2,8	2,9	2,9	2,7	2,5	2,5	2,5	2,4
К.-Балкария	1,8	1,8	1,8	1,0	0,4	0,6	1,0	1,2	1,6	2,1	2,1	0,3	0,2	0,3	0,4	0,3	0,3	0,3	2,0
С.-Осетия	1,6	1,6	1,2	1,2	1,7	1,6	2,0	2,8	2,5	1,6	1,6	2,4	3,1	1,8	1,2	0,8	0,8	0,8	0,9
Ч.-Ингушетия	1,3	1,6	1,6	2,0	2,9	2,9	2,5	2,9	2,9	2,4	2,4	0,6	0,6	0,5	0,5	0,4	0,3	0,2	0,2

Таблица 38. Окончание

Область, край, республика	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Калининградская	6,5	7,1	7,7	7,7	8,3	8,4	8,6	8,6	9,3	9,4	10,5	10,8	10,8	10,4	11,0
Ленинградская	0,5	0,5	0,8	0,6	0,8	0,7	0,6	0,5	1,0	0,6	0,9	0,9	0,5	0,4	0,2
Новгородская	0,8	0,7	1,1	1,4	1,5	1,8	1,4	1,5	1,8	1,8	1,8	1,9	2,1	1,3	1,6
Псковская	8,8	8,7	9,6	9,2	12,3	10,3	10,2	10,8	11,0	11,6	12,0	12,8	11,7	7,6	5,4
Брянская	5,2	4,9	4,7	3,9	3,7	3,8	3,8	4,2	4,3	6,4	6,8	6,6	6,0	5,8	5,7
Смоленская	3,9	3,4	3,1	2,5	2,5	3,5	3,5	3,0	3,2	4,6	5,4	6,0	5,1	5,3	5,5
Тверская**	1,8	1,8	1,6	1,6	1,3	1,7	1,5	1,3	1,4	1,2	1,3	1,3	1,5	1,1	0,7
Московская**	2,1	2,3	2,1	1,3	1,4	1,6	1,7	1,9	2,1	2,6	2,5	3,0	3,2	3,0	3,0
Владимирская	—	—	—	—	Ед.	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,2
Рязанская	1,6	1,2	1,1	1,0	1,2	1,2	1,4	1,5	2,2	1,9	2,1	2,0	2,5	3,2	2,2
Калужская	3,6	2,9	2,9	2,3	2,4	2,3	4,2	4,1	4,2	4,5	5,0	5,4	6,0	2,9	4,5
Тульская	4,6	5,1	4,8	4,3	4,3	4,2	4,8	4,5	5,0	6,1	6,9	6,5	7,5	8,2	6,6
Орловская	2,5	2,2	2,2	1,9	1,7	2,2	2,4	3,3	3,5	4,0	3,8	3,8	5,1	4,3	3,4
Курская	3,0	3,4	3,5	2,7	2,4	3,3	3,6	3,9	2,9	3,1	3,3	4,1	5,0	4,6	4,9
Белгородская	5,3	5,9	6,8	5,5	5,8	6,2	7,2	6,8	7,1	8,5	7,0	6,7	7,0	7,5	7,4
Воронежская	2,1	2,8	2,3	2,0	2,2	2,1	2,1	2,2	2,0	2,7	2,9	3,0	3,5	4,1	4,1
Липецкая	2,0	1,5	1,6	1,6	1,8	2,0	2,2	2,0	1,8	2,2	2,2	2,4	2,7	3,0	3,0
Тамбовская	1,8	1,6	1,5	1,4	1,9	2,4	1,4	1,4	1,7	1,6	1,4	1,6	1,5	1,9	1,6
Карач.-Черкесская	1,7	1,6	1,6	1,3	1,4	2,0	2,2	2,2	2,3	2,3	2,0	2,1	1,7	1,1	1,2
Краснодарский	3,3	3,3	3,2	3,0	3,0	4,0	4,5	5,0	5,1	5,4	5,1	4,7	4,7	5,4	5,1
Адыгея	1,1	0,9	0,8	1,2	1,0	1,1	1,2	1,2	1,3	1,1	1,5	1,3	1,7	1,7	1,6
Ростовская	1,6	1,6	1,5	1,6	1,7	1,8	2,1	2,0	2,0	2,1	2,5	2,6	2,8	3,0	3,4
Дагестан	2,2	2,2	2,2	2,3	2,4	2,3	2,2	2,2	2,1	2,1	2,3	2,4	2,7	2,6	2,9
К.-Балкарская	1,6	1,5	1,4	1,6	1,7	2,3	2,3	2,6	2,3	2,3	2,3	2,4	2,4	3,1	3,5
С.-Осетия-Алания	0,9	1,0	0,9	0,8	0,9	1,2	0,9	1,0	1,0	1,0	0,9	1,0	1,0	1,7	1,2
Ингушетия	0,2	0,2	0,3	0,3	0,3	0,4	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,4	0,5
Чеченская	н.д.	н.д.	н.д.	1,0	1,0	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	1,1	1,3	1,0

*По сведениям Главохоты РСФСР (Охотдепартамента РФ), Борисов и др., 1992, 2009; Мирутенко, 1996, 2000, 2007; Комиссаров, 2010; с уточнениями, дополнениями и изменениями.

**Суммарная численность европейской и сибирской косуль в местах выпуска сибирской косули.

Таблица 39. Численность сибирской козули (тыс. особей) в областях, краях и республиках Российской Федерации во второй половине XX – начале XXI вв.*

Область, край, республика	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1979	
Татарская	0,02	Ед.	0,02	0,02	0,02	0,02	0,02	0,04	0,08	0,1	0,2	0,2	0,3	1,1	0,5	0,7	1,2	1,7	1,9	
Ульяновская	—	—	—	—	—	—	—	Ед.	Ед.	0,02	0,06	0,1	0,2	0,5	0,6	0,7	0,7	0,4	0,5	
Мордовская**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Ед.	Ед.	Ед.	
Куйбышевская	0,02	0,03	0,06	0,06	0,6	0,6	0,2	0,2	0,3	0,7	1,5	2,8	2,9	3,5	3,6	4,4	4,0	4,0	3,9	
Пензенская**	0,02	0,03	0,05	0,05	0,05	0,03	0,1	0,1	0,2	0,3	0,3	0,4	0,5	0,6	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	
Саратовская**	0,02	0,03	0,01	0,01	0,01	0,01	0,01	0,02	0,03	0,05	0,2	0,2	0,6	0,8	0,6	0,8	0,6	1,5	3,7	
Волгоградская	0,05	0,05	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	0,2	0,3	0,4	0,6	0,7	0,9	1,1	1,3	2,0	
**																				
Ставрополь-ский**	0,8	1,0	1,0	0,3	0,4	0,4	0,5	0,8	0,8	0,9	0,9	0,8	1,0	1,0	1,0	0,9	1,2	1,2	1,1	
Башкирия	0,4	0,5	0,6	1,0	1,2	1,0	1,0	1,8	2,0	4,0	4,7	5,2	6,6	4,5	5,6	7,2	7,2	6,0	7,8	
Оренбургская	2,5	2,6	2,8	2,5	2,5	3,3	4,0	2,8	4,2	4,0	4,0	3,7	3,7	5,5	5,3	4,1	2,5	3,0	3,3	
Челябинская	1,5	1,5	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	2,3	3,7	3,8	4,3	4,4	5,2	7,5	8,5	8,0	7,2	10,0	7,2	
Свердловская	8,0	10,0	11,3	11,0	11,0	11,0	3,7	3,7	4,5	4,5	4,0	3,2	2,0	1,5	1,6	1,6	2,0	2,6	2,4	
Курганская	6,0	4,0	4,3	4,1	4,3	3,7	3,6	3,5	4,0	4,1	3,6	3,5	3,4	3,8	3,6	5,1	5,9	6,1	5,1	
Тюменская	0,8	0,3	0,6	0,5	0,1	0,2	0,2	0,2	0,3	0,6	0,9	0,8	0,8	0,7	0,6	0,7	0,8	1,8	1,6	
Омская	5,1	6,1	2,1	1,2	1,2	1,0	0,8	0,9	1,0	2,0	2,5	2,5	2,5	2,6	2,0	0,5	0,6	0,6	0,6	
Томская	0,5	1,5	1,5	1,5	1,5	1,2	0,9	0,8	0,6	0,4	0,4	0,4	0,3	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,2	
Новосибирская	9,2	11,0	7,0	7,0	7,0	7,0	7,0	2,0	2,0	2,3	2,5	6,0	6,5	6,7	6,0	6,0	4,0	3,5	2,0	
Алтайский	10,0	9,0	8,5	8,0	8,0	8,0	8,0	8,0	6,0	6,5	9,0	10,0	5,5	6,2	6,6	7,5	13,0	13,5	14,0	
Кемеровская	11,0	9,0	10,0	2,5	1,7	1,7	1,7	1,7	1,9	1,6	1,9	2,2	2,5	2,7	3,0	1,5	1,5	1,5	1,6	
Тува	45,0	35,0	25,0	25,0	20,0	20,0	20,0	20,0	10,0	5,2	5,7	7,0	6,0	7,2	5,0	5,8	5,0	6,0	6,0	
Красноярский	54,0	62,0	62,0	60,0	60,0	58,0	53,0	53,0	40,3	42,5	40,0	25,0	14,2	15,0	16,0	16,0	15,0	15,0	20,0	
Иркутская	32,0	35,0	20,0	20,0	21,0	23,0	27,5	29,0	37,0	43,0	50,0	60,0	60,0	65,0	73,0	80,0	78,0	80,0	75,0	
Бурятия	40,0	42,0	42,0	50,0	40,0	35,0	30,0	25,0	25,0	25,0	25,0	17,5	19,5	19,6	16,5	17,0	18,0	18,5	18,5	
Читинская	32,0	32,0	100	100	60,0	60,0	55,0	45,0	47,5	45,0	50,0	52,0	52,0	50,0	49,0	45,0	30,0	25,0	25,0	
Якутия	5,0	7,0	7,0	8,0	8,0	8,0	8,0	6,0	4,5	1,2	0,9	0,4	0,4	0,4	2,5	3,0	3,5	4,0	4,0	
Амурская	30,0	45,0	45,0	45,0	32,5	35,0	34,4	29,3	27,0	27,0	27,0	40,0	56,0	42,5	41,5	39,5	45,0	40,5	41,5	
Хабаровский	20,0	18,0	19,0	19,0	30,0	30,0	30,0	27,0	27,5	22,5	19,0	14,0	9,0	9,0	13,0	14,0	10,0	15,0	10,0	
Приморский	9,2	10,0	13,0	12,0	5,0	5,0	5,0	6,5	6,5	6,5	8,5	7,7	5,5	5,5	6,5	7,5	10,5	13,0	13,0	

Таблица 39. Продолжение

Область, край, республика	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998
Татарстан	1,9	2,0	2,0	1,2	1,1	1,4	1,5	0,9	1,1	1,4	1,1	1,0	1,2	1,0	1,2	1,4	1,5	1,7	1,9
Ульяновская	0,5	0,4	0,4	0,4	0,4	0,7	0,6	1,1	1,2	1,8	1,7	1,5	1,9	1,9	1,9	1,9	2,7	2,5	2,8
Мордовия**	0,02	0,02	0,02	0,04	0,02	0,02	Ед.	Ед.	0,1	0,2	0,3	0,1	0,1	0,2	0,2	0,3	0,3	0,4	0,5
Куйбышевская	5,3	6,6	5,0	3,7	3,2	3,4	4,3	4,8	4,5	5,4	5,8	5,2	5,0	5,4	6,1	3,5	3,2	2,6	3,2
Пензенская **	0,2	0,3	0,3	0,2	0,3	0,4	0,3	0,5	0,7	0,5	0,7	0,8	1,0	0,9	1,0	1,2	1,4	2,0	2,0
Саратовская **	4,4	6,2	5,0	1,1	1,5	2,2	2,7	3,9	3,8	3,0	3,1	4,0	4,2	4,3	4,4	4,5	4,2	4,7	6,2
Волгоградская **	1,6	1,6	1,6	1,8	2,0	2,1	3,4	2,8	4,9	3,6	5,3	3,5	3,8	3,5	3,2	3,3	2,5	2,3	2,5
Ставрополь-ский**	2,0	1,6	2,0	2,7	3,5	4,0	2,3	3,5	2,5	3,3	3,6	3,7	3,4	3,0	3,2	3,0	3,0	3,0	2,9
Башкортостан	5,4	7,2	5,9	6,0	6,0	6,6	7,1	7,8	7,8	5,4	7,7	8,5	9,4	10,2	10,8	10,5	9,9	10,2	9,9
Оренбургская	3,2	3,4	3,6	3,8	3,8	4,2	3,0	3,1	3,6	7,0	10,0	11,6	12,4	13,1	10,9	10,8	7,8	6,8	8,8
Челябинская	8,5	8,2	8,7	8,6	9,0	8,7	9,4	13,1	13,6	15,7	19,3	27,6	32,3	43,0	42,8	39,0	39,7	34,2	46,7
Свердловская	2,4	2,4	2,0	1,8	1,4	2,2	5,3	5,4	8,0	7,0	7,3	7,0	10,0	14,3	12,6	10,0	11,4	9,9	14,6
Курганская	6,0	6,8	7,0	7,4	8,8	12,2	13,0	19,3	25,1	27,0	30,8	40,0	60,3	68,0	70,4	75,4	70,1	68,9	84,4
Тюменская	2,1	1,8	1,9	1,6	1,7	2,8	4,3	4,9	5,0	5,2	4,7	5,6	6,0	8,7	12,0	11,7	12,9	10,9	13,0
Омская	0,6	0,5	0,6	0,6	0,6	2,8	1,5	0,6	0,6	2,4	4,4	6,6	8,0	10,0	15,0	16,5	13,8	10,3	10,0
Томская	0,2	0,3	0,3	0,4	0,5	0,8	1,2	1,2	1,2	0,5	0,8	1,0	1,0	1,1	0,7	1,0	0,6	0,8	1,0
Новосибирская	2,4	2,5	3,0	3,0	2,8	2,9	3,8	6,0	6,0	8,6	12,0	14,9	19,5	22,1	26,0	27,0	32,8	30,7	29,0
Алтайский, Алтай	14,5	14,0	17,0	16,9	14,3	17,3	20,0	17,1	17,1	20,2	23,1	34,0	39,0	48,7	50,9	46,1	41,0	44,3	42,3
Кемеровская	1,7	4,7	4,0	4,5	4,1	2,4	2,3	2,0	2,0	3,1	4,5	3,5	4,2	4,7	7,4	8,2	5,2	5,4	5,4
Тыва	5,5	6,0	5,8	6,0	6,0	8,5	9,5	6,0	6,0	8,0	8,6	20,0	23,0	30,0	25,0	24,0	20,0	10,0	11,0
Красноярский, Хакасия	17,2	17,2	11,9	12,8	10,5	11,2	10,5	12,0	12,0	12,0	11,6	56,3	67,0	93,2	67,0	45,4	44,3	42,2	35,6
Иркутская	75,0	70,0	60,0	55,0	60,0	79,8	70,0	60,0	40,0	46,3	51,8	65,0	80,0	65,0	47,0	44,8	33,5	26,9	26,6
Бурятия	18,5	19,0	24,0	25,1	24,0	23,7	28,0	11,9	11,9	17,3	58,7	47,0	59,0	42,0	55,0	51,0	38,3	35,6	40,7
Читинская	25,0	30,0	37,5	40,3	38,4	79,5	87,4	88,3	58,4	87,0	103	65,0	70,0	50,0	63,0	57,7	56,1	55,5	41,4
Якутия	4,0	4,0	4,0	4,0	4,1	5,5	5,3	6,0	6,0	5,0	4,0	3,0	2,5	3,0	1,0	1,0	1,0	10,0	10,0
Амурская	42,2	33,7	35,9	41,8	40,1	46,4	49,0	69,3	87,5	93,5	107	135	125	118	119	120	104	93,0	97,8
Хабаровский	12,0	16,0	15,5	14,8	15,0	26,0	22,6	30,0	40,0	70,0	97,0	64,0	51,0	47,0	41,5	26,1	32,9	22,7	19,8
Приморский	12,5	14,8	14,0	14,8	14,9	9,2	14,5	40,0	68,6	59,2	59,7	46,0	43,0	39,0	31,0	30,0	29,2	27,1	26,7

Таблица 39. Окончание

Область, край, республика	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013
Татарстан	1,9	1,4	1,0	0,7	0,5	0,4	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,8	0,8	1,4	1,8
Удмуртская	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,07	0,1	0,1	—	0,07	0,03
Ульяновская	2,0	1,6	1,3	1,2	1,2	1,4	2,2	2,5	2,8	3,4	4,4	4,8	4,1	6,8	5,4
Мордовия**	0,4	0,3	0,2	0,1	0,1	0,2	0,1	0,2	0,4	0,4	0,6	0,7	н.д.	1,0	0,7
Чувашская	0,1	0,05	0,05	0,07	0,04	0,05	0,06	0,02	0,05	0,04	0,04	0,03	н.д.	0,08	0,06
Нижегородская	—	—	0,09	0,01	0,01	0,09	0,07	0,06	0,1	0,2	0,2	0,3	0,3	0,3	0,2
Самарская	4,0	3,4	3,5	3,6	3,5	3,7	4,6	5,7	6,5	5,8	8,0	7,6	6,5	6,8	7,4
Пензенская**	2,1	1,9	1,0	1,1	0,8	1,3	1,5	1,4	1,5	1,5	1,6	1,8	2,6	3,3	2,7
Саратовская**	6,6	6,0	5,2	5,7	6,2	6,5	7,1	7,5	9,0	10,0	11,1	11,1	11,5	11,5	12,8
Волгоградская**	2,5	2,1	2,0	2,2	2,4	2,4	2,6	2,8	2,8	3,0	3,5	4,0	4,9	5,8	6,4
Астраханская**	—	—	—	0,02	0,02	0,05	0,01	0,1	0,1	0,04	0,06	0,03	0,03	0,03	0,03
Ставропольский**	0,8	0,7	0,7	0,8	0,6	0,8	1,0	1,3	1,4	1,4	1,2	1,1	1,3	1,3	1,5
Башкортостан	8,4	6,2	4,7	3,5	2,6	2,1	2,1	2,4	3,2	5,7	6,5	7,9	8,7	10,6	13,9
Оренбургская	7,4	7,9	7,1	6,8	6,2	7,5	9,4	8,9	11,0	7,8	9,8	10,3	11,4	10,0	12,0
Челябинская	46,9	40,8	37,3	32,4	34,1	37,1	40,9	42,2	47,1	51,4	63,0	64,8	67,5	67,5	66,8
Свердловская	10,8	9,4	8,0	6,9	6,2	8,1	9,4	15,4	17,2	19,3	24,2	25,7	27,9	30,8	31,9
Курганская	67,8	74,1	69,1	63,6	69,5	71,9	81,7	92,7	92,1	95,6	127,8	117,3	101,2	141,9	161,3
Тюменская	12,3	10,5	9,2	6,5	6,6	7,9	7,0	8,1	8,6	10,5	13,5	15,0	21,2	25,5	25,6
Омская	10,5	7,4	8,4	5,7	4,5	4,1	4,5	4,7	4,6	4,8	5,6	5,0	6,8	9,2	19,9
Томская	0,7	0,5	0,4	0,2	0,2	0,2	0,3	0,3	0,4	0,6	0,8	0,8	0,8	1,2	1,5
Новосибирская	34,2	23,3	32,7	30,2	28,7	27,7	29,3	32,4	33,6	34,0	25,9	27,1	30,8	42,7	45,0
Алтай	11,6	11,4	15,5	14,8	15,2	19,2	22,6	25,9	25,2	30,5	28,9	25,8	22,0	21,6	24,1
Алтайский	35,8	25,9	28,4	18,5	21,8	20,0	15,6	15,1	19,3	19,7	20,7	21,9	22,2	22,2	22,3
Кемеровская	6,9	4,7	5,0	4,9	3,8	4,3	4,2	4,8	4,9	5,5	4,7	4,5	3,9	4,2	5,8
Тыва	11,7	10,0	11,4	10,3	11,0	12,0	10,8	13,0	10,4	11,0	14,0	12,0	12,5	20,2	14,5
Красноярский	25,1	26,2	21,3	23,0	24,4	24,5	21,3	24,1	24,4	26,6	25,2	27,4	25,8	27,3	35,1
Хакасия	12,0	13,7	12,8	12,8	12,8	12,0	11,5	9,2	10,4	11,6	9,3	9,3	6,2	7,0	7,8
Иркутская	32,3	25,1	27,2	28,2	45,4	46,7	40,9	40,3	37,7	53,1	50,5	48,5	43,4	46,3	38,7
Бурятия	35,8	37,3	44,7	42,2	31,2	34,3	29,2	34,1	36,7	40,9	42,0	42,7	32,7	41,3	35,6
Забайкальский	48,7	125,2	99,1	89,2	117,2	120,4	115,1	127,8	132,0	119,6	123,0	100,0	101,9	94,1	96,4
Саха (Якутия)	10,0	20,6	23,5	35,0	35,0	35,0	33,5	20,4	17,3	16,0	16,0	16,0	21,0	20,0	21,7
Амурская обл.	103,7	90,0	88,4	80,0	76,4	99,0	100,0	110,0	110,0	60,8	67,0	67,4	102,9	70,7	75,8
Еврейская	6,4	6,3	6,7	6,5	6,1	8,1	6,7	6,5	7,3	8,8	8,9	9,1	11,8	10,4	11,8
Хабаровский	14,6	15,9	15,8	15,1	17,0	14,7	13,5	13,3	11,8	14,3	14,0	14,3	16,1	17,9	26,4
Приморский	27,2	33,2	30,2	29,1	29,0	35,3	28,9	31,7	37,2	37,1	40,0	43,7	31,0	32,0	41,9

* Источники информации и обозначения см. в табл. 38.

** Суммарная численность европейской и сибирской когорт на границе ареалов и в местах выпуска.

Таблица 40. Численность (тыс. особей) европейской (евр.) и сибирской (сиб.) косуль в России во второй половине XX – начале XXI вв.*

Год	Численность			Год	Численность			Год	Численность		
	евр.	сиб.	всего		евр.	сиб.	всего		евр.	сиб.	всего
1950	–	–	266	1976	50	279	329	1995	60	676	736
1954	–	–	310	1977	55	269	324	1996	53	623	676
1956	–	–	353	1978	53	277	330	1997	55	575	630
1957	–	–	395	1979	57	273	330	1998	62	602	664
1961	20	323	343	1980	53	275	328	1999	69	600	669
1962	18	343	361	1981	51	281	332	2000	68	644	712
1963	19	386	405	1982	48	280	328	2001	69	622	691
1964	16	382	398	1983	43	281	324	2002	64	581	645
1965	21	319	340	1984	47	278	325	2003	69	620	689
1966	21	317	338	1985	51	367	418	2004	74	669	743
1967	23	297	320	1986	60	383	443	2005	77	659	736
1968	27	270	297	1987	61	421	482	2006	79	706	785
1969	30	257	287	1988	64	439	503	2007	82	728	810
1970	30	253	283	1989	66	520	586	2008	90	712	802
1971	31	267	298	1990	76	647	723	2009	94	772	866
1972	29	271	300	1991	67	681	748	2010	97	748	845
1973	30	267	297	1992	71	743	814	2011	100	761	861
1974	37	268	305	1993	72	752	824	2012	95	813	908
1975	42	274	316	1994	74	730	804	2013	92	875	967

*Источники информации см. в табл. 38. В связи с уточнениями и экстраполяцией отдельные данные могут незначительно отличаться от официальных сведений.

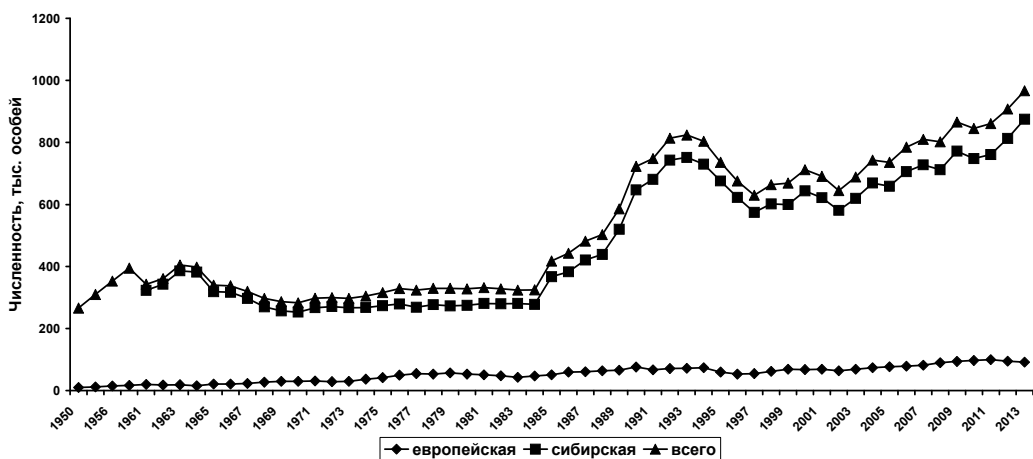


Рис. 60. Динамика населения европейской и сибирской косуль в России во второй половине XX – начале XXI вв. (по сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ; Борисов и др., 1992, 2009; Мирутенко, 1996, 2000, 2007; Комиссаров, 2010).

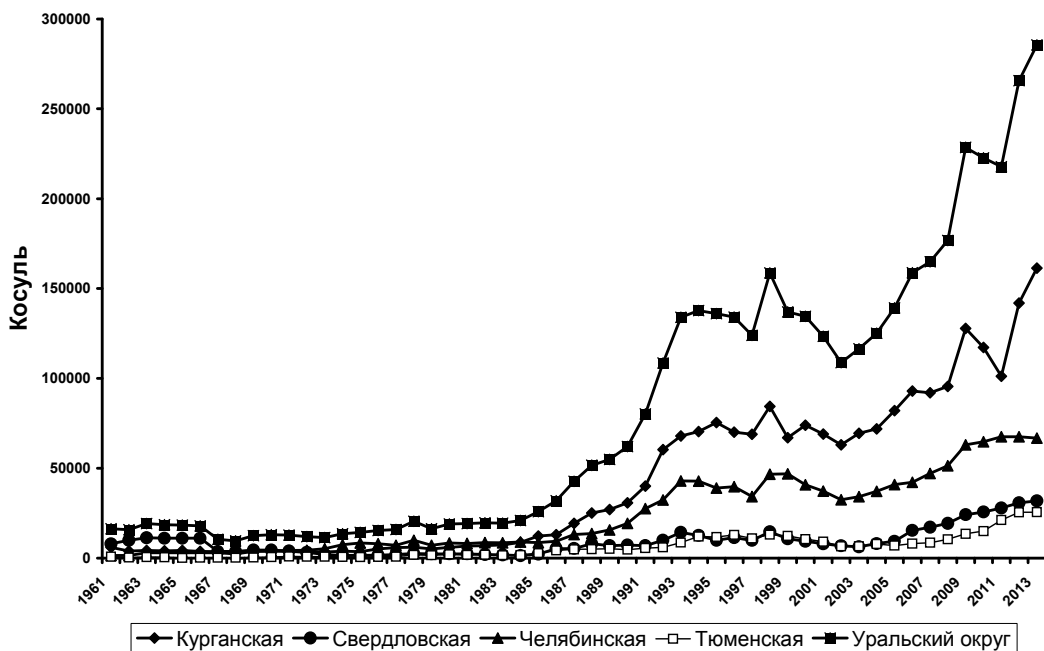


Рис. 61. Динамика населения сибирской косули в областях Уральского округа во второй половине XX – начале XXI вв. (по сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ; Борисов и др., 1992, 2009; Мирутенко, 1996, 2000, 2007; Комиссаров, 2010).

лике в XX в. составляла 15–25 тыс., в 2003–2005 г. здесь насчитывали уже около 50 тыс., в 2008 г. – 71 тыс. (Бербер, 2008; Плахов и др., 2012, 2013).

В последнее десятилетие прошлого века в России, в связи с социальным кризисом, почти повсеместно происходило сокращение населения диких копытных (Данилкин, 2009а). К концу его поголовье косуль уменьшилось до 630 тыс. (по отчетным сведениям Охотдепартамента РФ – до 613 тыс.), и восстановлено оно до прежнего уровня лишь в 2009 г. В 2010–2011 гг. насчитывали около 100 тыс. европейских и 750–760 тыс. сибирских косуль, а в 2013 г. общая их численность приблизилась к 1 млн (табл. 40). Однако их ресурсный потенциал, по самым скромным расчетам, – 1 и 5 млн особей соответственно (Данилкин, 2006, 2009а). Только на Дальнем Востоке «может существовать около 1 млн» (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Во втором десятилетии XXI в. на всем ареале численность европейской косули, по экспертной оценке, составляла 10–11 млн, сибирской – около 2 млн (табл. 46).

ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ

Показателем уровня ведения охотничьего хозяйства и эффективности управления ресурсами косуль может служить плотность населения (табл. 37, 41–43, рис. 62). Эта величина, рассчитанная на площадь ареала, дает представление о распределении животных в географическом аспекте, но в целом она существенно ниже реальных значений, поскольку звери занимают не всю, а лишь пригодную для их жизни терри-

Таблица 41. Плотность населения косуль в регионах Российской Федерации во второй половине 80-х годов XX в. (по: Данилкин, Блузма, 1992; с изменениями)

Регион	Особей на 1000 га			
	ареала		леса в ареале	
	М	lim*	М	lim*
Калининградская обл.	6,6	–	35,7	–
Северо-Западный	0,4	0,2–0,6	0,8	0,3–1,3
Центральный	0,7	0,2–1,5	1,8	0,2–7,9
Центрально-Черноземный	0,6	0,1–1,6	5,5	0,9–18,7
Поволжский	0,4	0,1–0,8	1,8	0,3–5,6
Северо-Кавказский	1	0,3–3,6	4,2	2,7–10,2
Уральский	1	0,4–1,9	3,4	1,2–8,6
Западно-Сибирский	0,4	0,1–0,7	1	0,3–2,1
Восточно-Сибирский	1	0,4–1,7	1,5	0,6–2,1
Дальневосточный	0,7	0,1–1,5	1,3	0,1–2,0
В целом по России:	0,8	0,1–6,6	1,6	0,1–35,7

*Пределы средних значений по отдельным областям, краям и республикам.

торию. При низкой численности наиболее близкими к истинным будут значения плотности на 1000 га лесных угодий, при высокой – промежуточные между ними и рассчитанными на общую площадь, так как животные занимают и некоторые полевые угодья.

Во второй половине 80-х годов XX в. на каждые 1000 га ареала в среднем приходилось около 12 европейских косуль и одна сибирская. Максимальная плотность населения европейской косули была в Германии и Австрии – от 68 до 119 особей, на отдельных участках свыше 300 особей. В России на ту же площадь ареала приходилось в среднем менее одной особи. В лесных угодьях средняя плотность населения европейской косули составляла 47 особей, сибирской – около 4. В лесах Западной Европы она достигала 72 особей, в т.ч. в Венгрии и Швейцарии – более 100, а в ФРГ, Австрии и Дании – свыше 200 особей. В России в среднем на каждые 1000 га леса обитали 2 косули (табл. 37, 41). Наивысшая плотность населения европейской косули была в Калининградской области (7 особей на 1000 га ареала и 36 особей на 1000 га леса), сибирской – в Уральском регионе (1 и 3 соответственно), максимальная в Курганской области – до 9 особей.

В конце XX – начале XXI вв. численность (табл. 46) и, соответственно, плотность населения косуль во многих странах Западной Центральной Европы заметно выросла в отличие от России, где на 1000 га охотничьих угодий приходится, как и прежде, в среднем всего 1 особь, а в пересчете на лесные угодья – 2 (табл. 42). В пригодных для обитания этих зверей угодьях, площадь которых в России составляет приблизительно 700 млн гектаров, плотность их населения в среднем близка к 1,2 особям на 1000 га (Государственное управление ресурсами. Спецвыпуск, 2011). Однако в отдельных регионах эти показатели достигают 10–30 (табл. 42, рис. 62), а в хорошо организованных охотничьих хозяйствах, заказниках и заповедниках – 50–100 особей (табл. 43).

Таблица 42. Плотность населения косуль в охотничьих и лесных угодьях регионов Российской Федерации в начале XXI в.*

Республика, край, область	Площадь охотничьих угодий, млн. га**	Плотность населения, особей/1000 га охотничьих угодий	Плотность населения, особей/1000 га леса
1	2	3	4
Белгородская	0,55	13,2	22
Брянская	3,32	1,2	3,3
Воронежская	4,65	0,5	3,5
Владимирская	2,68	0,1	0,1
Калужская	2,89	0,9	2,5
Курская	2,73	1,3	12,6
Липецкая	2,15	1	8
Московская	3,96	0,4	0,9
Орловская	2,28	1,1	7,4
Рязанская	3,64	0,4	1,4
Смоленская	4,71	0,7	1,2
Тамбовская	3,13	0,5	3,3
Тверская	7,87	0,2	0,1
Тульская	2,39	2	6,1
Калининградская	1,23	7	27,9
Ленинградская	7,30	0,1	0,1
Новгородская	5,06	0,3	0,3
Псковская	4,75	2,2	1,6
Адыгея	0,71	1,7	4,1
Дагестан	4,96	0,4	4,2
Ингушетия	0,39	0,9	3,2
Кабардино-Балкария	0,97	2,4	11,2
Карачаево-Черкесия	1,60	1,4	5
Северная Осетия	0,6	1,5	4,7
Ставропольский	6,11	0,2	5,2
Краснодарский	6,51	0,4	2,9
Волгоградская	10,17	0,3	3,8
Ростовская	9,38	0,2	3,5
Башкортостан	14,29	0,2	0,4
Мордовская	2,22	0,06	0,2
Татарстан	6,25	0,07	0,4
Чувашская	1,67	0,04	0,1
Нижегородская	6,61	0,01	0,02
Оренбургская	11,10	0,9	11,4
Пензенская	4,04	0,4	1,1
Самарская	4,95	0,9	7,3
Саратовская	9,04	0,8	10,6
Ульяновская	3,46	0,5	1,4
Курганская	6,74	12,1	22,2
Свердловская	17,26	0,5	0,8
Тюменская	15,24	0,5	1,1
Челябинская	7,91	5,2	8,1
Алтай	6,51	2,6	4,7

Таблица 42. Окончание

1	2	3	4
Бурятская	32,47	0,9	1,3
Тыва	16,29	0,7	1,6
Хакасия	5,42	2,1	3,8
Алтайский	16,12	1	1,6
Красноярский	191,89	0,1	0,8
Иркутская	66,54	0,3	0,5
Усть-Ордынский	1,58	3,7	3,6
Кемеровская	7,74	0,6	0,9
Новосибирская	18,02	1,6	3,8
Омская	12,69	0,4	0,5
Томская	31,38	0,01	0,03
Читинская	38,60	2,8	3,3
Агинский	1,75	4	4,7
Саха	161,72	0,2	0,2
Приморский	15,02	1,9	2
Хабаровский	75,47	0,2	0,5
Амурская	35,49	2,8	3,9
Еврейская	3,48	1,9	2
Российская Федерация	961,3	0,8	2

*Материалы Государственной службы учета охотничьих ресурсов России по обоснованию лимитов изъятия косуль в сезонах 2005/06 и 2006/07.

**По моим расчетам, в некоторых регионах площадь охотничьих угодий превышает площадь ареала косуль, что приводит к некоторому занижению показателей плотности их населения.

Таблица 43. Плотность населения косуль в России на территориях с относительно слабым прессом браконьерства и хищников

Район	Особей на 1000 га угодий	Источник информации
Калининградская обл.	28 (до 47 в отдельных районах)	Романов, Ромашин, 1982; Гришанов, Романов, 2007
Ц.-Черноземный з-к	31–66	Гусев, 1984, 1989
З-к “Лес на Ворскле”	50	Соколов и др., 1986
Урал: Ильменский з-к	18–55	Дворников, 1975, 1984, 2010
Восточно-Уральский з-к	33–70	Соколов, Данилкин, 1981
Анненский заказник	До 52–83	Киселев, 1979; Залесов и др., 2012
Челябинская обл.*	70	Матвеев, Бакунин, 1994
Курганская обл.*	100	Данилкин, 1995; Останин, 1996
Хинганский з-к	36	Дарман, 1986

*Отдельные охотхозяйства.

Очевидно, что имеющаяся плотность населения и, соответственно, численность косуль в России, как и других видов копытных (Данилкин, 2005б, 2006, 2009а), почти на порядок ниже возможной, с чем теперь согласны и охотничьи чиновники (Государственное управление ресурсами. Спецвыпуск, 2011). В Государственной программе

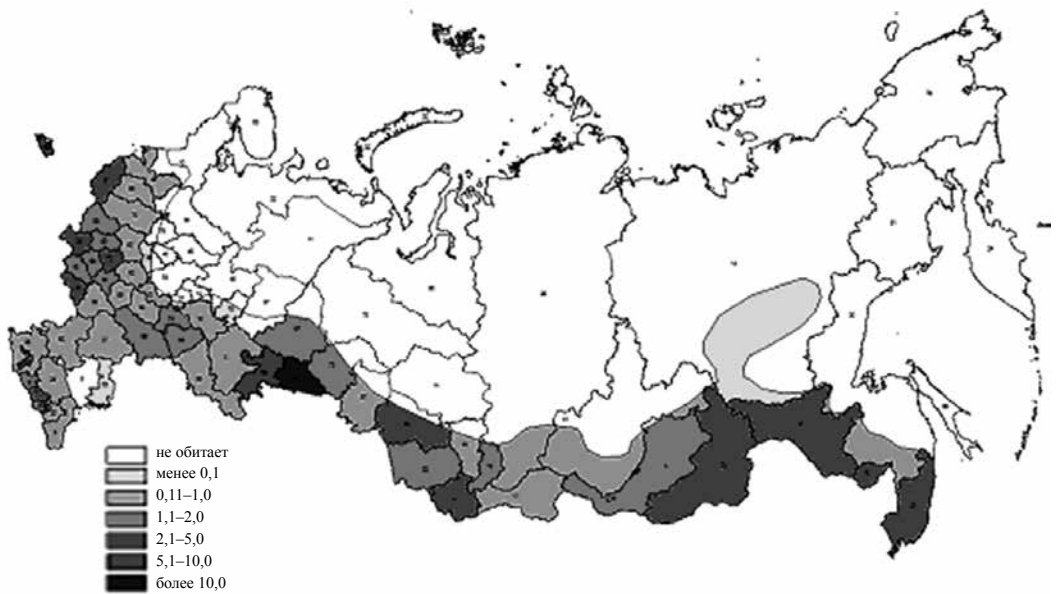


Рис. 62. Плотность населения косуль (особей на 1000 га лесной и полевой площади в ареале) в России в 2008–2010 гг. (по: Котлов, 2011).

РФ «Воспроизводство и использование природных ресурсов», утвержденной распоряжением Правительства РФ от 26 марта 2013 г. № 436-р, говорится, что «... фактическая численность лося ниже потенциальной в 5 раз, косули, благородного и дикого северного оленей – в 6 раз. В целом по стране суммарная численность копытных почти в 6 раз ниже потенциально возможной (до 20 млн особей)».

Почему же так малы у нас ресурсы косуль? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим основные факторы, оказывающие влияние на динамику их населения.

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ДИНАМИКУ НАСЕЛЕНИЯ

Динамика населения животных, как известно, – итог двух противоположных процессов: размножения (см. выше) и смертности. Чаши динамических «весов» отклоняются в ту или иную сторону в зависимости от нагрузки на них.

РАЗМНОЖЕНИЕ

Один из ключевых показателей, влияющих на популяционную динамику животных – уровень воспроизводства. Он определяется числом участвующих в размножении особей, долей беременных самок, числом родившихся и выживших детенышей и длительностью их полового созревания, долей самок в приплоде и группировке. Следовательно, чем больше в популяции взрослых самок (при достаточном количестве половозрелых самцов), тем выше уровень ее воспроизводства.

Успешность размножения у косуль, видимо, является функцией плотности населения животных и качества биотопа. В перенаселенных группировках прирост обычно ниже, чем в малонаселенных (Ueckermann, 1964; Essen, 1966; Hein, 1966; Kurt, 1968; Borg, 1970; Strandgaard, 1972; Прусайте и др., 1973; Voisaubert et al., 1994). В Швеции число детенышей на одну взрослую самку снижалось от 2,3 до 1,4 при увеличении плотности втрое (Liberg et al., 1994). Однако темп размножения заметно падает лишь при чрезмерной плотности, превышающей обычно 200–300 особей на 1000 га.

При одних и тех же плотностях уровень воспроизводства в разных популяциях различен или, наоборот, при разных плотностях прирост одинаков, т.е. здесь явно действуют и другие факторы (Вовек, 1977). Плотность населения оказывает несравненно меньшее влияние на темп размножения и выживаемость молодняка, чем обеспеченность кормом. В вольерах даже при очень высокой плотности, но при качественном кормлении, продуктивность бывает максимальной (от 150 до 212%). Плодовитость при этом достаточно четко коррелирует с массой тела. Чем крупнее самки, тем раньше они вступают в размножение и тем больше и более полноценных детенышей они могут вырастить (Ellenberg, 1974, 1978; Blant, 1987; Loudon, 1987; Hewison, 1996). Там, где много мелких по размерам сеголетков, с уверенностью можно говорить о перегруженности биотопа из-за слишком высокой плотности населения.

При нормальных условиях жизни и при умеренной плотности населения плодовитость и уровень воспроизводства косуль относительно стабильны. Следовательно, скорость роста большинства популяций, как и ее динамика в целом, зависят главным образом от факторов, вызывающих смертность.

Потенциальная плодовитость европейской и сибирской косуль, как показано выше, близка к 200% от числа половозрелых самок, которых в популяциях весной около 40%. В российских группировках при общей послепромысловой численности 800–850 тыс. особей должно быть около 320 тыс. беременных самок, и весенне-летний приплод, следовательно, должен составлять 640 тыс. При таком приплоде, с учетом

легальной охотничьей добычи в 15–30 тыс. и неизбежной естественной смертности примерно в 100 тыс., население косуль должно увеличиваться ежегодно на 500 тыс. голов, а оно, однако, почти не растет или, временами, даже сокращается. Рассмотрим, почему?

СМЕРТНОСТЬ

Детская смертность

Часть детенышей гибнет уже вскоре после рождения, особенно у молодых, впервые рожающих матерей. По этой причине практически не оказывают влияния на воспроизводство забеременевшие, будучи сеголетками, годовалые самки. Гибель самок вместе с эмбрионами или телятами при родах невелика, тем не менее в некоторых регионах эти потери могут достигать нескольких процентов. Особенно существенны потери детенышей в первый месяц жизни (Reimoser, 1984). В Германии, например, только в первую неделю их отход составляет 10%, весной при неблагоприятных условиях иногда погибает до 40% косулят (Stubbe, Stubbe, 1985).

С момента рождения и до осени в Казахстане гибнет до 16% сеголетков сибирской косули (Поле, 1973), на Дальнем Востоке – от 14 до 32% (Дарман, 1986). На Урале в заповедной группировке на территории радиоактивного следа, по расчетным данным, их отход составлял от 12% до 19%, однако ни одна из 23 находившихся под нашим наблюдением самок не потеряла до осени ни одного детеныша. В Ильменском заповеднике смертность телят к этому времени достигает 25% (Филонов, 1974). В популяциях европейской косули потери могут быть еще выше – до 34–50% от общего числа новорожденных (Прусайте и др., 1974; Fruzinski, Labudzki, 1982; Blant, 1987; Ранвезер, 1989; Тышкевич, 1997). Следовательно к осени (к промысловому сезону) доля сеголетков снижается в лучшем случае на 10–20%, в худшем – наполовину. Основные причины детской смертности в летний период – неблагоприятная погода, гибель от сельскохозяйственной техники и хищники, причем косулят в массе давит даже лисица.

Зимой происходит дальнейшая существенная убыль детенышей. Потери сеголетков за год могут быть различными в разных районах и колеблются от 20% до 90% (Саблина, 1955; Петров и др., 1968; Лавов, 1971а; Падайга, 1971; Поле, 1973; Прусайте и др., 1973, 1974; Bobek et al., 1974; Филонов, 1974; Приедитис, 1985; Рандвезер, 1985; Ratcliffe, Rowe, 1985; Stubbe, Stubbe, 1985; Волох, 2004; и др.). К весне из двух телят чаще всего остается один, но в годы с суровыми многоснежными зимами этот показатель снижается до 0,1 (Поле, 1973; Соколов, Данилкин, 1981; Fruzinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982а; Дарман, 1986, 1990; Blant, 1987; и др.). После тяжелой зимовки прирост популяций приближается к нулевым значениям.

Основные факторы зимней смертности сеголетков косуль в России – хищники и истощение в многоснежные зимы, однако первопричиной этих потерь чаще всего становятся охотники. Ежегодная гибель сеголетков-сирот, оставшихся без матерей, убитых охотниками, измеряется десятками тысяч особей.

Приведенные выше сведения убедительно показывают, что прирост популяций косуль очень существенно зависит от уровня выживаемости телят.

Погода и недоступность корма

Погодный фактор в большинстве случаев действует на популяции опосредованно через корма. Недоступность корма (нередко – при его изобилии в лесу и на полях!) при многоснежье или насте приводит к массовой гибели зверей от истощения. Массовый падеж зверей наблюдается чаще в самом конце зимы и начале весны. Вероятно, он происходит оттого, что как раз в это время удлинившийся световой период активизирует железы внутренней секреции, в результате чего интенсифицируется обмен веществ, однако повышенная потребность в энергии не может быть удовлетворена из-за недостатка качественной пищи (Ellenberg, 1978). Однако воздействие тяжелых условий зимовки выражается не только в гибели истощенных животных, но и в снижении уровня воспроизводства самок и большей, чем обычно, смертности эмбрионов и детенышей (Borg, 1970; Ellenberg, 1978).

Сибирская косуля. Гибель сибирских косуль от истощения при недоступности корма, в отличие от лося, регистрируется повсеместно (табл. 44). Суровые зимы 1940/41, 1945/46 и 1946/47 гг. вызвали массовый падеж (до 80% популяции, преимущественно сеголетков и беременных самок) на Урале. Массовая гибель копытных зарегистрирована здесь и глубокоснежной зимой 1966/67 гг. (Кириков, 1952а; Ушков, 1954; Насимович, 1955; Филонов, 1974; Киселев, 1979, 1992). Сороковые многоснежные зимы XX в. и усилившееся хищничество волка стали причиной почти полного исчезновения косуль в Северном Казахстане. Много зверей погибло здесь и в других районах республики в 1956–1960 гг. В горах наибольший урон им принесли многоснежные зимы 1965/66 и 1975/76 гг. (Слудский и др., 1984). На юго-западе Алтая после многоснежной зимы 1987/88 гг. мигрирующая популяция сократилась на 60%. За дневной маршрут по угольям весной 1988 г. можно было обнаружить около 10–12 трупов истощенных зверей, большинство из которых умерли в апреле с появлением свежей зелени. Зимний падеж 1965/66, 1968/69 и 1987/88 гг. стал причиной полного исчезновения этих копытных в Чуйской и Курайской степях (Собанский, 1992, 2005). При насте в многоснежную зиму 1979/80 гг. в Бузулукском районе Оренбургской области погибли 67 особей. В Якутии в конце апреля – мае 1978 г. по опушкам лесов находили трупы групп (по 2–7 особей) косуль (Перовский, 1988, 2003). Многоснежной зимой 2004/05 гг. якутская популяция сократилась наполовину. Гибнут косули здесь и в особенно морозные (ниже – 50°C) дни (Аргунов, 2007б,в, 2009; Кривошапкин, Попов, 2007). В Красноярском крае в снежном плену звери оказались зимой 1996/97 гг., что привело к сокращению их численности в отдельных районах на 60–70% (Савченко, 1997, 1998; Савченко, Мальцев, 2002). Иркутская группировка тоже существенно уменьшилась в зимы 1996 и 1997 гг. (Кожичев, 2002). На Дальнем Востоке в необычно многоснежную зиму 1972/73 гг. поголовье бедствующих животных, преследуемых больше, чем обычно, браконьерами и хищниками, сократилось в 3–4 раза (Кучеренко, Швец, 1977). На юге Приморья косули гибли в глубоком снегу при изобилии корма зимой 2002 г., но в это же время значительно больше бедствующих зверей было убито браконьерами (Данилкин и др., 2002). В Лазовском заповеднике резкое сокращение местной группировки регистрировали также в многоснежные зимы 1965/66, 1996/97 и 2006/07 гг. (Коньков, 2009). В Хабаровском крае в 2006 г. популяция уменьшилась на 38% (Дунищенко и др., 2007). И повсеместно в многоснежье гибнут в основном сеголетки. В Хинганском заповеднике (Амурская область), например, в благоприятные годы их смертность находилась на уровне 22–28%, в многоснежные – возрастала до 69% (Дарман, 1990).

Таблица 44. Основные причины смертности косуль (%) в разных регионах России и сопредельных стран

Район (источник информации)	Найдено погибших особей	Антропогенные факторы		Хищники					Исто- щение, болезни	Другие	Неиз- вестна	
		всего	брако- ньеры	транспорти, с.-х. машины	всего	волк	рысь	собаки				лисица
Украина (4)	64	12,5	12,5	—	42,1	10,9	—	10,9	20,3	18,7	—	26,7
Крымский з-к (19)	182	7,7	7,7	—	55,0	—	—	—	55,0	18,6	7,1	11,6
Карпаты (5)	99				72,7	36,4	19,2	—	7,1	—	—	—
Белоруссия (14)	83	56	13	43	30	2,4	2,4	18	7,2	—	14	—
—"–	139	65	50	15	28	11	4	4	9	—	7	—
—"– (17)	377	27,6	19,1	8,5	54,4	—	—	—	—	1,1	9,2	7,7
С.-з. России (6)	82	2,4	—	1,2	45,1	23,2	14,6	4,9	2,4	31,7*	4,9	15,9
Калининградская обл. (1)	78	57,5	37,0	19,1	19,6	—	—	6,8	—	6,0	2,1	8,5
Белгородская обл. (2)	42	52,3	45,2	7,1	26,1	4,7	—	16,7	4,7	—	7,1	14,2
Ц. Черноземье (3)	383	39,5	38,5	1,0	20,5	12,2	—	2,1	3,9	34,4**	5,6	—
Самарская обл. (13)	179	63,1	12,3?	50,8	11,2	—	—	—	0,6	2,2	22,9	—
Башкирский з-к (18)	66	6,0	6,0	—	94,0	59,1	9,1	25,7	—	—	—	—
Свердловская обл. (16)	753	26,6	24,3	—	39,0	5,7	19,0	9,8	—	18,5	8,8	13,9
Ильменский з-к (7)	1868	32,6	32,6	—	57,8	50,4	7,0	0,4	—	3,6	1,7	3,3
—"– (8)	>122	11,3	7,8	3,5	80,7	—	78,9	1,8	—	6,6	—	—
Челябинская обл. (2)	372	32,5	29,3	3,2	43,6	35,7	6,2	1,7	—	23,9*	—	—
Курганская обл. (15)	1933	33,4	27,9	2,6	15,4	2,4	—	13,0	—	51,2*	—	—
Забайкалье (10)	46	52,2	52,2	—	45,6	8,7	36,9	—	—	2,2	—	—
Хинганский з-к (11): филиал з-ка	225	14,7	13,4	1,3	71,6	52,9	15,6	0,9	0,4	—	9,7	4,0
охранные зоны	42	21,4	21,4	—	57,2	50,0	—	4,8	2,4	9,5	2,4	9,5
Алма-Атинский з-к (9)	85	55,3	48,3	7,0	38,8	27,0	8,2	1,2	—	4,7	—	1,2
Россия (12)	4348	38,7	35,2	3,3	55,6	30,5	11,1	—	—	5,6	8,2	27,8
					44,2			8,5		1,0	16,1	—

Источник информации: 1 – Романов, Ромашин, 1982; 2 – Данилкин, 1999; 3 – Простаков, 1996а; 4 – Карпенко, 1966; 5 – Владышевский, 1968; 6 – Верещагин, Русаков, 1979; 7 – Филонов, 1974; 8 – Дворников, 1982, 1984; 9 – Жириakov, 1979; 10 – Смирнов, 1978; 11 – Дарман, 1990; 12 – Перовский, 1988, 2003; 13 – Ковалев, Кармаев, 1997; 14 – Тышкевич, 1997, 2001; 15 – Данилкин и др., 2000; 16 – Корыгин и др., 2007, 2011; 17 – Кононов, 2012; 18 – Гординок, 2002; 19 – Северцов, 1951в (по данным Д.П. Рухлядева).

*Только истощение.

**В том числе истощение 32,3%.

В Курганской области доля павших от истощения косуль в многоснежные зимы составляет более половины от общего числа погибших (табл. 44, 45). В марте 1994 г. в охотничьих хозяйствах Союза обществ охотников и рыболовов найдено 177 трупов, из них 132 (75%) сеголетка, а общее число павших по расчетам превышало 2 тыс. голов. Десятки погибших сеголетков мы обнаружили здесь и в марте многоснежного (56 см в среднем) 1996 г. В феврале – апреле еще более многоснежного (60–110 см в лесу) 1998 г. вновь произошла массовая гибель зверей. В Катайском районе вблизи д. Шутиха лишь на одном поле в начале марта мы нашли 59 павших (в отдельных кустах – до 3–7 особей) и позднее – еще 22. В период с 6 по 14 марта только рядом с дорогами обнаружено 144 умерших косули, из них от истощения погибли 126 (88%), браконьерами убиты 16 (11%), собаками задавлены 2 (1%). Из погибших от истощения особей сеголетки составляли 85%, 10 зверей были годовалыми и 9 – старыми (старше 10 лет, судя по стертости зубов), из них 7 – самцы. Весной этого года лишь на части угодий Облохотсоюза найдено 1307 трупов косуль, в т.ч. в Долматовском районе – 539, Каргапольском – 312, Катайском – 200. Общие потери курганской популяции в эту экстремальную зиму оценены в 45–50 тыс. особей, из них около 80% – сеголетки (Данилкин, Останин, 1998; Данилкин и др., 2000).

Таблица 45. Уровень смертности косуль (%) в разных половых и возрастных группах

Район (источник информации)	Найдено погибших, п	Взрослые			1,5-годовалые	Сеголетки	Причины гибели
		самцы	самки	всего			
Ильменский з-к (5)	60	53	26	79*	*	21	Волк
–"	10	10	90	100	–	–	Рысь
–"	40	42	32	74*	*	26	Антропогенные
Свердловская обл. (8)	57	33,6	66,4	67,7*	*	32,3	Волк
–"	218	50	50	57,3*	*	42,7	Рысь
–"	76	38,5	61,5	33,3*	*	66,7	Собаки
–"	133	32	68	44,4*	*	55,6	Истощение
–"	165	46,7	53,3	72,5*	*	27,5	Браконьеры
Челябинская обл. (6)	14	7,2	64,3	71,5	7,1	21,4	Рысь
–"	79	25,3	39,3	64,6*	*	35,4	Волко-собаки
Курганская обл. (7)	839	11,7	10,5	22,2*	*	77,8	Истощение
–"	41	24,4	7,3	31,7*	*	68,3	Волк
–"	176	16,5	21,6	38,1*	*	61,9	Собаки
–"	284	28,5	28,9	57,4*	*	42,6	Браконьеры
Алтайский з-к (4)	16	19	81	100	–	–	Рысь
Забайкалье (1)	16	12,5	18,6	31,3	18,6	50,1	–"
Тува (2)	?	25,4	27,3	52,7*	*	47,3	Естественные
Хинганский з-к (3)	88	26,1	20,5	52,3	14,8	32,9	–"
–"	27	18,5	11,1	40,7	14,8	44,5	Волк
–"	20	15	30	55	20	25	Рысь
–"	17	41,2	23,5	64,7	17,6	17,7	Браконьеры

Источник информации: 1 – Смирнов, 1978; 2 – Смирнов, 1994; 3 – Дарман, 1990; 4 – Филонов, 1989; 5 – Филонов, 1977; 6 – А. Данилкин (личные наблюдения); 7 – Данилкин и др., 2000; 8 – Корытин, 2011.

*Общая цифра.

Многие истощенные сеголетки погибли на лежках от переохлаждения в самом конце февраля в метельные дни, когда температура снижалась до -30°C . Среди них преобладали мелкие по размерам самочки (61%), в то время как погибшие сверстники-самцы чаще были наиболее крупными с хорошо развитыми пантами высотой до 5 см.

Большинство трупов обнаружено в местах концентрации животных на полях озимых и рапса, а также поблизости от стогов. Косули в экстремальных условиях поедали не только лесное сено, но и пшеничную солому, древесные побеги диаметром до 1,4 см и глодали кору деревьев. Луговое сено (костер и тимофеевку) они игнорировали даже в этот бескормный период. Лишь некоторые сеголетки употребляли его и тут же умирали на подкормке (фото 16).

В желудках большинства погибших особей находился спрессованный корм, что свидетельствовало в большей степени не о недостатке пищи, а о нехватке воды. У зверей, павших на полях озимых, содержание воды в рубце, тем не менее, было близким к норме. Однако они были наиболее истощены из-за того, что на раскопку озимых (фото 12) при плотном снеге тратили энергии гораздо больше, чем поступало с пищей.

Шесть многоснежных зим в период с 1994 по 2006 гг. свели на нет усилия многих охотничьих хозяйств Курганской, Свердловской и Челябинской областей по восстановлению и увеличению ресурсов косуль, хотя естественных кормов, по моим ежегодным наблюдениям, было предостаточно везде, за исключением западных районов Курганской области, где плотность населения этого вида максимальная в России (до 60–100 особей на 1000 га в отдельных охотничьих хозяйствах). В это же время в ряде районов Зауралья и в соседних областях, где высота снежного покрова не превышала среднюю климатическую норму, массовой гибели копытных не было, что в целом благоприятствовало стабилизации и росту их численности в регионе.

Европейская косуля. Истощение при недоступности корма, особенно в морозные гололедные зимы, – одна из основных естественных причин смертности и у европейской косули. Доля этого фактора достигает в Швеции 59% (Borg, 1970). В суровую зиму 1976/77 гг. смертность здесь была почти на порядок выше, чем в обычные зимы, особенно среди сеголетков – до 66% (Cederlund, Lindstrom, 1983). В Польше в зимние сезоны 1969/70, 1976/77 и 1978/79 гг. потери составили треть от осеннего поголовья. Очень велики они были в полевых популяциях (до 51%), среди молодых (до 77–90%) и старых особей, причем смертность здесь возрастала с увеличением плотности населения (Fruzinski, Labudzki, 1982; Kaluzinski, 1982). Морозные зимы вызывали резкое (до 50%) снижение поголовья в многочисленных популяциях в Германии. Среди павших здесь также преобладали молодые и старые особи (Stubbe, Passarge, 1979; Briedermann, Ahrens, 1980; Stubbe, 1987, 1990).

В Беловежской пушце поголовье уменьшалось на 25–35% в зимы 1955/56, 1969/70 и 1976/77 гг. (Владышевский, 1968; Смоктунович, 1980; Козло, 2001). В Литве в суровые зимы 1969–1971 гг. перенаселенная популяция сократилась в среднем на 34%; только в 60-е годы погибло около 17 тыс. особей. Среди павших животных половину составили молодые звери, 34% – старые и 16% – средневозрастные (Блузма, 1975). В Латвии в 1930–1940 гг. число погибших косуль в зависимости от суровости зим колебалось от 121 до 8969 (Калниньш, 1950). Позднее падеж достигал 12–20% от всего поголовья. Среди погибших здесь тоже преобладали сеголетки (60%) и старые (20%) особи. Масса тела погибших от истощения животных была на 28–34% ниже, чем осенью (Приедитис, 1975, 1980, 1985). В Эстонии (Рандвезер, 1985, 1989) резкое снижение численности косуль после тяжелой зимовки дополнялось значительным прессом

промысла и хищников. В 1939/40 гг. здесь пало около 35–40%, в 1978/79 гг. – до 25% поголовья, в основном сеголетки (56–71%).

В Прибалтийских республиках суровые зимы, наряду с охотой и хищниками, пожалуй, самый важный фактор динамики населения косуль. Большое значение имеют также продолжительные низкие температуры и высокий снежный покров (Кийли, 1985). В.И. Падайга (1971), напротив, считает основными факторами, определяющими зимний падеж зверей, истощение кормовой базы и паразитарные болезни, напрямую связанные с плотностью населения копытных. Высота снежного покрова лишь обостряет эту зависимость, поскольку при увеличении плотности населения смертность возрастает более резко, чем при соответствующем увеличении высоты снежного покрова. К такому же выводу пришел и Е.А. Смоктунович (1980), исследовавший копытных в Беловежской пуще.

В Калининградской области массовый падеж косуль от истощения, воспаления желудочно-кишечного тракта и легких зарегистрирован многоснежной зимой 1979 г. (Романов, Ромашин, 1982), существенное сокращение численности было также в 1962/63, 1969, 1979 и 1996 гг. (Гришанов, Романов, 2007). В Брянской области падеж наблюдался зимой 1964 и 1967 гг., когда высота снежного покрова достигла 70 см при продолжительной низкой (до -30°C) температуре воздуха. Первыми погибали старые и молодые особи. В поисках корма звери выходили на дороги и скапливались у стогов сена, где часто становились жертвами бродячих собак и волков (Ваголин, 1975). На северо-западе России доля этого фактора в общей смертности достигает 24–43% (Верещагин, Русаков, 1979).

Почему чаще гибнут сеголетки? Прежде всего, потому, что их растущий организм практически не накапливает осенью жировые резервы (Смирнов, 1994, 2000б). Они ниже ростом по сравнению со взрослыми животными, зимой грудь и брюхо у них постоянно находятся в снегу, что способствует переохлаждению. И, кроме того, сеголетки не имеют достаточного опыта для самостоятельного существования. Ищет корм и раскапывает снег обычно мать, а телята, как правило, пользуются остатками пищи в кормовых лунках. В глубокоснежье они не в состоянии эффективно добывать влажный подснежный корм. Другие семьи и группы косуль не принимают осиротевших детенышей, и те вынуждены жить поодиночке или объединяются в компактные группы сеголетков. В любом случае после смерти матерей сеголетки обречены на гибель от голода или от хищников.

Приведу характерный пример. В Шадринском районе Курганской области, где уровень добычи взрослых особей был особенно высоким, 16 марта 1994 г. на заснеженном поле озимых в аморфной группе из 57 косуль мы насчитали всего лишь 8 взрослых животных (6 самок и 2 самца), 2 годовалых самца, остальные 47 особей – сеголетки, большей частью сироты. Почти все они были настолько ослаблены, что с трудом передвигались и не могли раскапывать снег в поисках пищи. Вне всякого сомнения, позднее эти звери погибли.

Группы исключительно сеголетков, насчитывающие от 2 до 26 особей, я регистрировал в районах интенсивной охоты повсеместно. Такие скопления до крайности истощенных детенышей-сирот егеря и охотоведы обычно принимают за пришедшую к ним из другого района «мелкую форму» сибирской косули или за европейскую косулю, отличающуюся не только по размерам, но и по окраске. Практически все работники охотничьего хозяйства, как выяснилось, не имели ни малейшего представления о том, что «мелкая форма» – это сеголетки-сироты, т.е. результат преимущественного отстрела охотниками взрослых самок (лидеров групп), результат нерационального использования ресурсов.

В целом в России потери и европейской, и сибирской косуль в многоснежные зимы непомерно велики (от 20 до 100 тыс. особей в разные годы), и на это в охотничьем хозяйстве нужно обратить особое внимание.

Сезонные миграции

Сезонные миграции группировок, стад или отдельных особей, казалось бы, не связаны с изменением численности: в районах, откуда звери уходят, их поголовье снижается, но соответственно увеличивается в других, т.е. происходит всего лишь перераспределение населения в пространстве. Тем не менее в России этот фактор играет заметную роль в популяционной динамике косуль и других копытных, поскольку их массовые сезонные перемещения обычны осенью и ранней весной в период ледостава и ледохода. При переправах через реки и озера по тонкому льду звери нередко тонут в полыньях и наледях, или простужаются и затем погибают (Перовский, 2003), а на путях миграции резко усиливается пресс хищников и браконьеров, что приводит к сокращению населения. Нередко часть мигрантов остается жить в новых местах, также способствуя снижению численности исходной группировки.

Для примера приведу описание миграции косуль в Мазановском районе Амурской области в октябре 1959 г., которое дал Л.М. Баранчев (1962): «В период хода сплошной шуги по р. Зее с 7 по 10 ноября отмечался наиболее интенсивный переход косуль. Большие табуны, численностью до 70 голов, подходя к реке, бросались в воду и плыли. На правом берегу у кромки льда преобладающее большинство косуль тонуло из-за невозможности выбраться на гладкий скользкий лед. От табуна в 70 голов выходило на берег не более 14–16. В районе с. Буссе, ... пытаюсь преодолеть водный рубеж, животные прыгали на проплывающие льдины. Многие из них сразу же тонули среди идущей по реке плотной массы шуги. ... Весной на маршруте массового перехода было обнаружено большое количество трупов косуль».

Мигрирующие группировки нередко оказываются в снежном плену. Для приамурских популяций, к примеру, катастрофической оказалась многоснежная зима 1972/73 гг. Снег высотой до 1–1,5 м, выпавший уже в конце октября, отрезал косуль от района зимовок. Много зверей утонуло при переправах через реки, превратившиеся в ловушки из-за тонкого льда, покрытого толстым слоем снега. Оставшиеся в живых бедствующие животные становились легкой добычей браконьеров и хищников, гибли от бескормицы, замерзали целыми стадами до 20–30 особей. К весне их численность сократилась в 3–4 раза (Швец, 1975; Кучеренко, Швец, 1977).

Форсировать реки зимой по тонкому льду или пересекать автотрассы копытных нередко вынуждают волки, собаки и голод. Массовые перемещения зверей возникают также в результате интенсивного преследования их охотниками. И далеко не случайно численность копытных в заповедниках резко увеличивается после начала охотничьего сезона. Мигрирующие звери нередко пересекают административные границы областей, районов и многих охотничьих хозяйств, поэтому их шансы на выживание в незнакомой местности в очень продолжительный охотничий сезон невелики.

В экстремальных условиях погибают не только слабые особи (молодые и старые звери), но и сильные взрослые самцы и беременные самки, что существенно сказывается к тому же на половом и возрастном составе популяции и ее воспроизводстве.

Однако роль сезонных миграций в регуляции численности не ограничивается только смертностью. Не менее важна сезонная смена участков обитания и, соответ-

ственно, пастбищ, что предотвращает их деградацию и позволяет более равномерно осваивать корма на больших территориях. Фактически если бы у косуль не было миграций, то не было бы и многих популяций, поскольку в этом случае животные быстро подорвали бы свою кормовую базу, или неминуемо погибли бы в многоснежные зимы.

Сезонные миграции косуль практически не связаны с изменениями продуктивности растительности. Кормовой фактор не служит и пусковым механизмом миграций. Животные, как показано выше, начинают перемещаться осенью при изобилии корма, а весной значительная часть животных возвращается на летние участки еще до начала вегетации растительности. Быстрое увеличение снежного покрова явно «подталкивает» зверей к перемещениям, а его задержка способствует зимовке части популяции в местах летнего обитания (Смирнов, 1992, 1994; Данилкин и др., 1993, 1994; Данилкин, 1999; Савченко, 2002).

В целом миграционная «стратегия» популяций косуль, как и других копытных, даже при значительных потерях особей при перемещениях, направлена на выживание и расселение. Причем эта стратегия более выражена у группировок, живущих в пессимальных условиях среды, в частности в многоснежных и засушливых районах.

Конкуренция

Различия в составе рациона позволяют косулям и другим копытным существовать в одном и том же биотопе и избегать при этом жесткой пищевой конкуренции. Однако в отдельные периоды и в определенных биотопах трофические ниши зверей перекрываются и некоторые близкородственные животные (олени, лани и лоси), а также живущие в сходных биотопах серны и зайцы, могут быть серьезными конкурентами за пищу (Насимович, 1955; Владышевский, Ельский, 1974; Kaluzinski, Bresinski, 1976; Long, 1980; Смоктунович, 1983; Picard, 1985; Приедитис, 1985; Latham et al., 1999).

Косули остро нуждаются в наиболее питательном и легко переваримом корме, тогда как другие жвачные обходятся более грубой пищей. Именно по причине конкуренции из-за качественных кормов они оказываются в менее выгодном положении, чему способствуют еще и сравнительно небольшие размеры тела и, следовательно, меньшая «кормовая зона» (Ellenberg, 1978; Приедитис, 1985). Конкуренция возрастает по мере увеличения высоты снежного покрова, поскольку в этот период основной пищей копытных становятся веточные корма (Дулькейт, 1964; Roucher et al., 1985; Гордюк, 1986; Марков и др., 2007). Благородный и пятнистый олени (Селюнина, Уманец, 1989; Коньков, 2009), а также лань явно вытесняют косуль из лучших угодий и мешают использовать зимнюю подкормку, отгоняя от кормушек. В некоторых районах определенное давление на них оказывает лось (Киселев, 1976).

Рост популяции косуль начинает замедляться при плотности населения благородных оленей около 20 особей на 1000 га, при 30 – практически прекращается, а дальнейшее увеличение поголовья оленей сопровождается резким снижением их численности (Янушко, 1957; Владышевский, 1968; Скриба, 1975; Шостак, 1978; Смоктунович, 1980, 1983; Гришанов, Романов, 2007). Один из ярких примеров «давления» конкурирующего вида – изменение численности сибирской косули и марала в заповеднике Богдо-Ула в Монголии. По сообщениям П.К. Козлова (1924), в начале XX в. поголовье косуль в лесах заповедника было столь велико, что не поддавалось учету. До 50-х годов они были обычным видом при сравнительно низкой численности марала, но в середине 70–80-х годов, когда плотность населения оленей достигла 55–90 особей на

1000 га, косули совсем исчезли с территории заповедника (Данилкин, Дуламцэрэн, 1981).

Пожалуй, еще более серьезную конкуренцию косулям составляет домашний скот, который уничтожает их пищу во многих районах практически полностью (Лавов, 1978; Николаев, 1982; Pereira, 1985). С переходом животноводства во многих регионах Европы на безвыпасное содержание скота резко сократились конкурентные отношения, уменьшилось беспокойство, увеличилась площадь пригодных стадий, и все это способствовало росту поголовья диких копытных животных.

Говоря о конкуренции за пищу, нельзя не отметить и положительную роль других копытных. Зимой кабаны и домашний скот (лошади и коровы в азиатской части ареала) в поисках корма раскапывают снег, и косули охотно пользуются этими поскоками. В многоснежных районах России их существование особенно тесно связано с кабаном, прокладывающим тропы в снегу и облегчающим тем самым передвижение из одного биотопа в другой.

Болезни и паразиты

Косули подвержены инфекционным и паразитарным заболеваниям, большинство из которых являются общими для многих видов диких и домашних копытных. Паразитофауна и болезни этих животных изучены относительно хорошо (Necas, 1975; Stubbe, Passarge, 1979; Stubbe, 1990), однако их роль в динамике популяций недостаточно ясна и неоднозначна.

У косуль выявлено 114 видов гельминтов, на территории бывшего СССР – не менее 90 (Прядко, 1976; Смирнов, 2000б). Гельминты сравнительно редко становятся непосредственной причиной гибели зверей; чаще их воздействие носит косвенный характер, вызывая ослабление организма хозяина и популяции в целом (Приедитис, 1970; Рыковский, 1970). Степень зараженности некоторыми паразитами обычно прямо пропорциональна плотности населения копытных (Падайга, Марма, 1970; Падайга, 1971). Интенсивность инвазии зависит также от характера леса, почвы и влажности местообитаний (Пужаускас, 1970).

Доля животных, погибших в результате паразитозов, сравнительно высока лишь в Центральной Европе, где плотность населения косуль максимальна, и порой в локальных районах может достигать 40% от общего числа павших (Siefke, 1966). В Чехословакии из 1285 исследованных в 1972–1981 гг. трупов 46% отнесены к потерям от паразитарных заболеваний, наиболее губительными из которых были легочные гельминтозы (около 70%). Максимальная смертность отмечалась в осенне-зимние месяцы (Sterba, Zamek, 1985). Применение антипаразитарических препаратов (мебенвета) позволило значительно уменьшить падеж (Chlupsa, 1985). В Швеции болезни и паразиты были причиной гибели косуль в 18% случаев (Borg, 1970). В Болгарии зарегистрированы потери зверей от заразного энцефаломиелита (Габрашанский, 1970). В Крымском заповеднике их гибель вызывали сибирская язва, паразиты крови, внутренние болезни, легочно-глистные инвазии и кишечные гельминты (Рухлядев, 1941; Северцов, 1951в). В одном из охотничьих хозяйств Волынской области зимой 1961/62 гг. предположительно от эпизодии листериоза погибло около 25% популяции (Адамович, Ойцось, 1963).

В России случаев массовой гибели косуль от гельминтозов не регистрировали. Сравнительно редко бывает и падеж из-за болезней (табл. 44). На Алтае в 50-е годы XX в. отмечена эпизоотия ящура, вызвавшая смертность большого количества животных (Собанский, 1992, 2005). В Ставропольском крае обычен падеж зверей от клеще-

вого токсикоза (Никольский, Позов, 1973). Возможно, часть зверей гибнет от бешенства, что случалось в ряде районов Европы (Stubbe, Passarge, 1979).

Заболевания нередко возникают как следствие недоедания и некачественного питания при чрезмерной численности диких копытных и деградации их пастбищ (Горегляд, 1970). В некоторых случаях смертность наступает при питании определенными видами культивируемых растений. В Западной Европе зарегистрированы случаи массовой гибели европейской косули (преимущественно – сеголетков) на посевах рапса-00 из-за общего расстройства пищеварения и гемолитической анемии в результате отравления метаболитами алкенил – и индолглюкозинолатов и их производных, в частности – аминокислотой S-метилцистеинсульфоксида. При вскрытии у павших зверей отмечали гастроэнтерит, дегенерацию миокарда, гиперемии внутренних органов и мозга, гемосидероз печени, почек и селезенки. Интоксикацию переносят лишь около 15% животных (Hespeler, 1987; Onderscheke u.a., 1987a,b; Schmid, Schmid, 1992). Наибольшее количество ядовитых веществ содержится в рапсе в феврале и марте (Voag et al., 1991). В экспериментах, проведенных в Великобритании, найдено, что степень гемолитической анемии зависит от доли рапса в рационе. Здоровье косуль может быть подорвано, если кроме рапса им недоступны другие корма (Sibbald et al., 1995). Специальные исследования в Восточной Германии, напротив, показали, что кормежка копытных на полях рапса-00 в зимнее время улучшает их состояние (Ahrens u.a., 1990).

Гибель сибирских косуль, регулярно кормящихся на полях рапса, не отмечена. Однако в Курганской области в многоснежные зимы 90-х годов мы зарегистрировали массовый падеж сеголетков вблизи плантаций этой культуры. Тем не менее связывать их смертность только с пищевым отравлением нельзя. В это же время еще более высокой она была на полях озимых и не меньшей – возле стогов сена, соломы и в разных типах леса, т.е. в местах концентрации зверей. Почти у всех сеголетков, погибших на полях рапса, желудки были плотно заполнены почти сухой пищей. Вероятнее всего, их гибель связана не столько с отравлением (хотя и эту причину не следует исключать), сколько с потреблением ими пересохших на морозе верхушек этих растений, что привело к обезвоживанию истощенного организма и расстройству пищеварения из-за невозможности отрыгивания, пережевывания и переваривания сухого корма. Взрослые животные, которые более эффективно раскапывают снег и поедают в основном подснежные влажные части растений, на полях рапса практически не гибнут.

Очевидно, что «проблема рапса» существует, и крайне необходимы кормовые эксперименты с этой культурой, которая со временем может стать одной из основных в сельском хозяйстве России и, следовательно, в зимнем питании копытных.

Хищники

Хищники заметно сокращают численность косуль, причем хищничество многократно усиливается в многоснежные зимы и при образовании наста, затрудняющего передвижение жертв.

Волк. Волк явно угнетающе воздействует на популяции европейской косули. В Литве это особенно ярко проявилось в военные и послевоенные годы (Данилкин, Блазма, 1992). В Латвии ее поголовье стало расти с 1825 г., когда начали выплачивать премии за убитых хищников и их численность намного уменьшилась (Гарозс, 1987). В Белоруссии волк ежегодно изымает из популяции 4000–4500 голов (Козло, 2001). В Одесской области стая из 4–5 особей за зиму истребляла не менее 60 косуль (Гурский,

Назаренко, 1969). В Карачевском заказнике в Брянской области 3 волка в период с 1967 по 1973 гг. ежегодно резали от 6 до 12 косуль, или около 10–20% местной группировки (Ватолин, 1975). В Кавказском заповеднике из-за массовой гибели от хищников копытные доживают лишь до 4-летнего возраста (Дуров, 1990).

Еще больший урон волки наносят сибирской косуле. В Жигулевском заповеднике за одну ночь 9 марта 1977 г. один волк зарезал 6 особей (Белянин, 1979). В Бавлинском районе Татарии 15 января 1981 г. эти хищники разорвали 5, а в Оренбургской области 12 декабря 1982 г. – 3 косуль (Перовский, 1988). В Башкирском заповеднике зимой 1940/41 гг. от волка погибли 35 косуль и от бродячих собак – 17 (Кириков, 1952). По наблюдениям С.А. Северцова (1941), на Урале стая из 7 волков уничтожала до 15 косуль в месяц. В Ильменском заповеднике с 1936 по 1946 гг. они ежегодно истребляли от 10% до 29% популяции. Остатки копытных находили в 96% исследованных экскрементов хищников (Аверин, 1949; Филонов, 1974).

В Восточной Сибири волк в основном кормится косулями, а в период миграций следует за стадами (Фетисов, 1953). В Западном Саяне зимой 1990 г. на участках трех охотников-промысловиков хищники убили 29 маралов и 23 косули. В Назаровском районе Красноярского края в декабре 1996 г. стая из 7 зверей зарезала 14 (в среднем одну за два дня), в марте 1997 г. по насту – 17, а всего за зиму – 48 косуль. В предгорьях Солгонского кряжа жертвами стаи из 7–9 особей за 15 дней в середине зимы стали 11 косуль и лось. В Тасевском, Дзержинском, Абанском, Иланском районах на каждом кормовом участке волков находили останки 12–19 косуль, 2–5 лосей, на Беллыкском нагорье – 15–16 косуль и 2–3 маралов, в предгорьях Кузнецкого Алатау – 20–25 косуль и 6–7 маралов. В Приенисейской Сибири этот хищник изымает ежегодно из популяций косули 6–12% особей (Суворов, 2009, 2010; Суворов и др., 2009).

Численность этого хищника в Сибири растет, что не может не отразиться на населении жертвы. В 80-е годы прошлого века в Иркутской области и Усть-Ордынском Бурятском округе я был приятно удивлен изобилием копытных и редкостью волка. В декабре 2001 г. в тех же районах на двухсоткилометровом маршруте по лучшим охотничьим угодьям вместе с местными охотоведами и егерями мы зарегистрировали 228 копытных (следы 131 сибирской косули, 57 благородных оленей, 3 лосей и 37 кабарог), 64 волка (всего их в Иркутской области около 4 тыс., ежегодная добыча – 350–400 голов) и 9 рысей. На одного крупного хищника приходилось только 3 копытных особи. В феврале 2002 г. учет повторен примерно на том же маршруте. Результат еще более плачевный: обнаружены следы всего лишь 20 сибирских косуль, 38 благородных оленей, 13 кабарог и 30 волков, или в среднем 2,4 экземпляра копытных на одного волка. И если в декабре волки охотились преимущественно за копытными, то в феврале – мышковали, подбিরали схроны лисиц и не гнушались остатками заячьих шкур, т.е. – явно голодали.

В Северном Забайкалье волк уничтожает около 30% популяции косуль, невзирая на их пол и возраст. Каждый зверь только за зимний период истребляет в среднем по 20 особей. После истребления хищников на опытном участке за два последующих года численность жертвы увеличилась на 49% (Лавов, 1971б, 1974, 1976, 1982).

В Якутии пресс волка особенно ощутим в многоснежные годы; после зимы 1957/58 гг. поголовье копытных в бассейнах рек Токко и Чары уменьшилось более чем в 10 раз (Тавровский и др., 1971). По сообщению А. Уола-Айана (2005), два матерых зверя в марте – начале апреля на маршруте в 67 км задрали 28 косуль, часть из них задавлена ради забавы. По наблюдениям У.-А. Айбы (2012а), стая от 4–5 до 6–7 особей в среднем в сутки уничтожает 1,6 косули, а за год – до 576 особей.

Косуля основной объект питания волка и на Дальнем Востоке. В Приамурье в многоснежье в разных местах находили сразу до 9–11 растерзанных ими животных (Перовский, 1988, 2003; Дарман, 1990; Юдин, 1992). На юге Дальнего Востока два-три хищника за сутки давили до 12–14 зверей, в местах зимней концентрации каждый уничтожал за снежный период по 20–30, а за год – до 35–45 особей. В лесных биоценозах они изымают ежегодно 20–25% популяции. Ориентировочно в Приморском крае ежегодно гибнет от них 2 тыс., а в Хабаровском крае – до 1,5 тыс. голов (Кучеренко, 1976, 1979; Кучеренко, Швец, 1977; Кучеренко, Зубков, 1980; Бромлей, Кучеренко, 1983; Коньков, 2009).

В Казахстане волк также наносит наибольший урон косулям при глубокоснежье и настах, которые особенно часты в северной части республики. В Южном Прибалхашье в разные годы их доля в питании хищника составляет от 3 до 98% (Слудский, 1953; Слудский и др., 1984), в Заилийском Алатау – 15% (Жиряков, 1980).

При высокой плотности населения косуль и легкой доступности добычи масштаб хищничества волка несоразмерен с потребностями. За 34 года наблюдений, судя по записям в полевых дневниках, я обнаружил 301 задавленную ими косулю, из них практически нетронутыми, за исключением смертельных ран, были 65 (22%) особей, утилизировано менее половины туши – у 67 (22%), более половины или почти полностью – у 169 (56%). Хищники, за редким исключением, не возвращались к остаткам своих жертв и не прятали пищу впрок.

Рысь. В ряде регионов не меньший ущерб популяциям косуль причиняет рысь. За год только в Амурской области от нее гибнет до 6–10 тыс. особей (Дымин, 1975; Кучеренко, Швец, 1977; Бромлей, Кучеренко, 1983). Этот хищник при обилии и легкой доступности жертв давит их гораздо больше, чем требуется для питания, убивая почти ежедневно, а иногда и до 2–3 в день (Дымин, Юдаков, 1967). Косули – основной компонент рациона рыси в Забайкалье (Смирнов, 1978), в Якутии (Айбы, 2012б) и на Алтае (Дулькейт, 1963). Зимой 1969/70 гг. на одном из участков площадью 50 км² в Южном Прибайкалье 5 хищников сократили численность жертвы на 80%. Подобная картина наблюдалась и в 1962/63 гг. – на соседнем участке ими истреблено до 200 косуль (Лавов, 1970, 1976). В Приангарье рыси следуют за мигрирующими стадами и их местообитания приурочены к зимовочным стациям копытных, остатки которых отмечены в 100% экскрементов хищников (Ельский, Шишкин, 1979). В Назаровском районе Красноярского края в марте – апреле 1980 г. одна рысь по насту задавила 12 косуль (Перовский, 1988, 2003). На Урале этот хищник уничтожает от 5 до 45% поголовья (Киселев, 1974, 1979). В Грузии доля европейской косули среди жертв рыси составляет 45% (Бараташвили, 1982), в Швейцарских Альпах – 54%. С помощью радиопрослеживания здесь установлено, что взрослый зверь убивает в среднем одну косулю за 6,6 дня, а самка с двумя детьми – одну за 2,7 дня, т.е. годовая потребность одного хищника – около 60 косуль (Breitenmoser, Haller, 1987). В Эстонии радиомеченые взрослые самцы рыси добывали косуль в среднем через 5,3 дня, а самки с котятками – через 4,4 дня. Ежегодно этот хищник изымал из популяции 25% особей, или 64% ее прироста (Конт и др., 2010).

Волк и рысь нередко оказывают совместное давление на популяции косуль, препятствуя быстрому восстановлению их ресурсов (Гарозс, 1979, 1987; Рандвеэр, 1985). На северо-западе России эти хищники становились причиной гибели копытных в 38% случаев (Верещагин, Русаков, 1979). В Карпатах в многоснежную зиму 1975/76 гг. из 215 погибших косуль на долю хищников отнесено 155 (67,3%); волк был причиной смерти в 23% случаев, рысь – в 45% (Керечун, 1979). На Дальнем Востоке из 625

зарегистрированных случаев смерти косуль от хищников доля волка составляла 65%, рыси – 29%, тигра – 3% и харзы – 3% (Раков, 1979).

Хищничество волка и рыси все же относительно сбалансировано: при снижении численности одного из них и ослаблении его влияния на популяцию жертвы возрастает хищническая роль другого (Бромлей, Кучеренко, 1983; Матюшкин, 1985; Смирнов, 2000б). Например, в Ильменском заповеднике в предвоенные годы на долю многочисленного в тот период волка приходилось 67,5% от числа всех погибших косуль, а на долю рыси – только 3%; в послевоенные годы при резком снижении численности волка гибель от него сократилась практически до нуля, зато смертность от рыси увеличилась до 84% (Филонов, 1974, 1975). Аналогичная ситуация зарегистрирована в Хинганском заповеднике в Амурской области (Дарман, 1982а,б, 1990).

Собаки. Значительный ущерб поголовью косули, сравнимый в некоторых случаях с гибелью от волка, наносят бродячие и пастушьи собаки (табл. 44, 45). В Жигулевском заповеднике на их долю от числа найденных погибшими приходится 22% (Белянин, 1980а,б), в заповеднике «Лес на Ворскле» Белгородской области и его окрестностях, по нашим наблюдениям, – 17%. Известны случаи собачьей охоты на косуль, иногда стаями, в Казахстане (Слудский и др., 1984; Плешак, 1980). Особенно опасны они во время наста. В Оренбургской области в феврале, по сообщению охотоведа К.М. Артамонова, собаки за один день разорвали трех зверей. В Красноармейском районе Приморского края 10 марта 1982 г. по насту ими задавлено 18 косуль (Перовский, 1988, 2003). В окрестностях г. Красноярска в 1970–1980 гг. они добывали в среднем за зиму 14–15 косуль и 10–12 маралов, а в долине р. Базаихи в 2010 г. полностью уничтожили местную группировку косуль (Суворов, Александрова, 2012). Многоснежной (до 80–100 см) и продолжительной зимой 1953/54 гг. большое количество беспомощных копытных было истреблено собаками и браконьерами в предгорных и горных районах Краснодарского края (Котов, Рябов, 1963).

Еще более губительное воздействие оказывают гибриды волка и собаки. В районе радиоактивного следа в Челябинской области за 8 лет с 1971 г. несколько их стай почти в 5 раз сократили численность местной группировки косуль, насчитывающей около 500 особей (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, 1982).

Лисица. Лисица оказывает значительное влияние на численность европейской косули, существенно снижая уровень прироста (Raesfeld, 1956; Borg, 1962; Pielowski, 1970; Wandeler, 1975; Stubbe, Passarge, 1979; Cederlund, Lindstrom, 1983). В Центральной Норвегии зарегистрирована гибель от этого хищника 48% косулят, помеченных радиопередатчиками. Детеныши-самцы подвергались нападению в 4 раза чаще, чем самки, что связано с разным их поведением. В лесу смертность косулят была меньше, чем в открытых биотопах (Aanes, Andersen, 1996). В некоторых районах Швеции и Дании от лисицы гибнет от 34% до 75% телят (Strandgaard, 1972; Liberg et al., 1994). В Беловежской пуше в годы интенсивного истребления этого хищника популяция косуль значительно увеличивалась (Владышевский, 1968). В Крыму на долю лисицы приходилось до 55% случаев гибели этих копытных (Рухлядев, 1948; Северцов, 1951в; Янушко, 1957), на Украине – до 20% (Карпенко, 1966).

Потери от нее несет и сибирская косуля. В Казахстане остатки косулят часто находят возле нор и в экскрементах этого хищника. В многоснежные зимы наблюдались случаи преследования лисицами сеголетков и даже взрослых особей (Слудский и др., 1984). Аналогичные ситуации и умерщвление отмечены в Якутии (Тавровский и др., 1971; Айбы, 2012а), Приангарье (Ельский, Шишкин, 1979), Горном Алтае (Собанский, 2012а,б) и в Курганской области: многоснежной зимой 1998 г.

эти хищники, как я не раз наблюдал, давили ослабленных косуль, невзирая на их пол и возраст.

Другие хищники. Вредоносная деятельность шакала, видимо, сравнима с таковой лисицы. Гораздо меньший ущерб причиняют другие хищники: росомаха, харза, тигр, бурый медведь; новорожденных иногда истребляют барсук, енотовидная собака, куница, снежный барс, беркут, степной орел (Фетисов, 1953; Арабули, 1966; Аязин, 1969; Бромлей, Кучеренко, 1983; Слудский и др., 1984; Жиряков, Джансынаев, 1986; Гришанов, Романов, 2007; Коньков, 2009). Известен случай успешного нападения соболя на 11-месячного самца сибирской косули (Смирнов, 2000б). В Якутии в 2007–2011 гг. зарегистрировано 9 таких успешных охот: соболями задавлены 7 сеголетков и 2 косули в возрасте свыше одного года (Айыы, 2012а). Всеядный кабан при высокой плотности населения может также причинять значительный урон, уничтожая косулят (Stubbe, Passarge, 1979).

Избирательность добычи хищниками. Избирательна ли роль хищников в популяциях косуль? Мнения на сей счет противоречивы, особенно в отношении рыси (Малафеев, Кряжковский, 1984). По данным А. Бубеника (Bubenik, 1966), смертность самок косуль от волка и рыси почти в два раза превышает гибель телят и самцов. По сведениям К.П. Филонова (1977, 1989), доля самцов в пище волка (53%) почти в два раза больше, чем самок (26%) и телят (21%), в то время как рысь в 90% случаев давит взрослых самок и лишь в 10% – самцов. М.Н. Смирнов (1978), напротив, нашел, что в Западном Забайкалье сеголетки чаще становятся жертвой рыси (50%), чем взрослые и полувзрослые самки (36%) и самцы (14%). В Чехословакии соотношение самок, самца, теленок составляло 1 : 1,8 : 0,9 (Hell, 1979), а в Белоруссии доля сеголетков достигает 75%, и 2/3 из жертв оказались самками (Тышкевич, 2001). В Сибири (Суворов, 2004б, 2009) и на Дальнем Востоке (Дарман, 1990; Юдин, 1992) среди жертв волка больше сеголетков (42–45%) и самок (29–35%). По моим наблюдениям (n = 301), этот хищник тоже чаще давит сеголетков (53%), а взрослых самцов (25%) и самок (22%) почти поровну; рысь (n = 14) – взрослых самок (64%), реже – сеголетков (21%) и взрослых самцов (15%). Соотношение погибших от гибридов волка и собаки (n = 79) было иным: взрослые самцы – 25%, самки – 39% и сеголетки – 36%. Лисицы, шакалы и другие сравнительно мелкие хищники уничтожают в основном детенышей.

Хищники как санитары. Выполняют ли хищники роль «санитаров» в популяциях косуль? Косули, как и другие дикие копытные, служат им основным или одним из основных кормов сотни тысяч лет. В отличие от охотников, хищники, несомненно, способствуют оздоровлению популяций копытных жертв, изымая нередко ослабленных и больных особей. Неполноценные в чем-то животные следуют, как правило, в «хвосте» стада или группы, или живут отдельно, что и предопределяет их печальную участь. Положительная роль хищников в переуплотненных популяциях копытных бесспорна. Однако следует учитывать, что здоровые животные, которые преобладают в наших сильно разреженных группировках, становятся их жертвами гораздо чаще, чем больные.

Волк повсеместно давит преимущественно сеголетков, которых вряд ли можно отнести к больным. Этот хищник, к тому же, нападает на жертву при любом удобном случае, применяя множество способов охоты, при которых шанс остаться в живых одинаково невелик у всех особей: и здоровых, и больных, особенно в условиях многоснежья. Врываясь в стадо или группу, волки режут всех подряд и гораздо больше, чем могут съесть.

Из осмотренных мною трехсот косуль, убитых волками, только у 6 особей были обнаружены признаки болезни или заросшие травмы, а упитанность всех зверей не

была ниже средней для вида. Из 79 особей, погибших от гибридов волка и собаки, явные отклонения от нормы (старые и свежие раны и дефект черепа) обнаружены лишь у 5 экземпляров, и все животные тоже были весьма упитанны. Из 14 косуль, задавленных рысьями, ни у одной особи не было признаков болезней, истощения и травм.

При таком губительном воздействии на популяции жертв санитарная роль хищников проблематична. Кроме того, следует учитывать, что наших копытных уже давно и с успехом «врачуют» суровой климат, многоснежье и охотники, разреживающие популяции, а сами хищники служат источником и распространителем бешенства, стригущего лишая, трихинеллеза, эхинококкоза, ценуроза, цистицеркоза и других опасных заболеваний.

Не выдерживает критики и широко распространенное мнение о положительном влиянии хищников на трофейные качества популяций копытных. Многочисленная курганская группировка сибирской косули, например, считается лучшей в России по трофейным качествам в отсутствие крупных хищников. Наиболее качественные венгерские и болгарские популяции европейской косули и благородного оленя тоже находятся вне зоны их влияния. Самцы благородного оленя, выращенные в вольерах вне воздействия хищников, носят роскошные (рекордные) рога (Ландете-Кастильос, 2013). И, напротив, по исследованиям Н.М. Гордиюка (2002) на Южном Урале, с появлением волков большинство морфометрических параметров рогов и количество хорошо развитых рогов у местного лося и марала «обнаружили тенденцию к снижению».

Суммарные потери популяций косуль от хищников. По данным Государственной службы учета охотничьих ресурсов, поголовье хищников в России в последние десятилетия быстро росло. В 2010 г. насчитывали около 50 тыс. волков, 180 тыс. особей бурого медведя, рыси и россомахи – по 20, тигра – 0,5 (по сведениям Дальневосточного отделения WWF), лисицы – 750 тыс. (Охотничьи животные России. 2010. Вып. 9). Добавим к этому сотню тысяч бродячих собак и тысячи крупных пернатых, способных убивать сеголетков. В итоге на более чем 1 млн хищников приходилось всего 850 тыс. косуль, или менее 1 потенциальной жертвы на хищника.

По расчетам специалистов Охотдепартамента РФ и Центрохотконтроля, только волк ежегодно уничтожает в России 34 тыс. лосей, 20 тыс. благородных, 140 тыс. северных оленей и 123 тыс. косуль (Берсенев и др., 2010; Берсенев, Кульпин, 2011). Суммарные потери популяций косуль от всех хищников, по ориентировочной экспертной оценке, достигают 200 тыс. особей.

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ

Среди факторов смертности косуль (табл. 44), определяющих динамику их населения, наибольшее значение имеет антропогенное воздействие, в особенности легальная и нелегальная охота (см. «Использование ресурсов»).

Доля потерь косуль от транспорта в России сравнительно невелика и во многих районах не превышает 1–7%. В Швейцарии эти потери достигают 8–27% популяции (Eiberle, 1972). В ФРГ, Австрии и Франции на автомагистралях ежегодно погибает от 30 до 110 тыс. особей, что составляет около 3–7% поголовья. Примерно столько же зверей гибнет под ножами и колесами быстроходных сельскохозяйственных машин: в отдельных местностях Западной и Центральной Европы – 2–50 особей на 1000 га скашиваемых лугов и полей, или около 4–35% прироста популяций (Драгоев, 1965;

Stubbe, Passarge, 1979; Beklova et al., 1982; Engl, 1982; Kaluzinski et al., 1982b; Reimoser, Zandl, 1986; Schober, 1986; Рандвезр, 1989; Stubbe, 1990; Boisaubert et al., 1999).

Смертность косуль в результате отравления минеральными удобрениями (Гайдук и др., 1986; Прокофьев, 1992; Ковалев, Кармаев, 1997) и ядохимикатами, особенно при неправильном их применении и хранении, составляет около 3% от общего числа погибших (Перовский, 1988). На Алтае, где в первой половине 50-х годов усиленно насаждалась химизация сельского хозяйства, где удобрения оставляли на окраинах полей в кучах, опрыскивали поля гербицидами, а леса – ДДТ (для уничтожения иксодовых клещей), зарегистрирован массовый падеж косуль. «Временами на полях было такое количество трупов этих животных, что нельзя было вести уборку зерновых. Для очистки полей приходилось создавать специальные бригады, которые убирали трупы, и только после этого можно было выпускать в поле комбайны. Старожилы сообщали о «кладбищах» косуль со многими десятками их трупов» (Собанский, 1992).

Уничтожение биотопов, беспокойство, вызванное присутствием людей и скота, конкуренция со стороны домашних животных, гибель от пастушьих собак – все это тоже существенно влияет на популяции косуль. Много зверей погибает во время лесных пожаров (Stubbe, Passarge, 1979; Дарман, 1982а), особенно весенних, которые нередко практикует местное население для улучшения сенокосных угодий. В Казахстане они продолжают по нескольку дней, а иногда и недель, уничтожая все живое (Слудский и др., 1984).

Образование крупных водохранилищ неизбежно приводит к гибели значительной части местных популяций животных, особенно сезонно мигрирующих. После заполнения Красноярского водохранилища, например, группировка косуль сократилась в 10 раз – с 66 до 6 тыс. особей (Суворов, 2012).

На Алтае существенной проблемой для этих зверей стали мараловодческие хозяйства, занявшие лучшие малоснежные участки. Сотнями километров изгородей вольер перекрыты традиционные пути миграций, многокилометровыми проволочными заграждениями опутаны сельскохозяйственные поля. Мигрирующие животные скапливаются у преград, где во множестве погибают от собак и людей. В основном в результате антропогенного фактора иссякают некогда мощные потоки мигрантов (Собанский, 1992).

На Дальнем Востоке весьма высока (более 1,6% в общей непромысловой смертности) гибель мигрирующих косуль в пограничных инженерно-технических сооружениях (Перовский, 2003).

РОЛЬ КЛИМАТА И ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Многие охотоведы полагают, что низкая современная численность косуль и других копытных в России в целом связана с худшими эколого-географическими условиями, нежели в других странах, и меньшей продуктивностью фитоценозов (Ломанов, 2007). Споры нет, в этом есть доля истины. Мягкие зимы, влажное лето и весны без заморозков действительно благоприятствуют росту растительности и сохранению копытных в Западной Европе и Северной Америке, хотя и здесь (см. выше), как и в России, нередко регистрируется массовая гибель животных. Плотность населения копытных в более продуктивных лесах в среднем всегда выше, чем в малопродуктивных.

Однако при рассмотрении этой проблемы нельзя не принимать во внимание и другие не менее важные обстоятельства. Напомню, например, что в Швеции, Норвегии и Финляндии, где, с точки зрения российских охотоведов, лучшие климатические

условия и выше продуктивность растительности (что, тем не менее, не соответствует действительности на большей части территории этих стран), в XIX – начале XX вв. в период круглогодичной нерегулируемой охоты все уцелевшее поголовье копытных, включая косуль, исчислялось, в лучшем случае, несколькими тысячами особей (!), т.е. численность и плотность их населения в то время *были многократно меньшими, чем в России*. В последнее столетие климат и растительность здесь не претерпели существенных изменений, но ресурсы копытных в Фенноскандии увеличились в сотни раз. Нынешняя плотность их населения почти на порядок выше, чем в России, не потому, что лучше климат и выше продуктивность растительности, а потому что резко уменьшился охотничий и хищнический пресс (почти нет браконьерства и мало крупных хищников) и есть разумное использование ресурсов. По мнению финских ученых (Нюгрен и др., 2007), «нет никаких оснований предполагать также, что генетически российские лоси более слабые как производители по сравнению с финскими. В большинстве своем их кормовая база в России богаче, чем в Финляндии, и в этом нет преград для развития популяции, поскольку интенсивная лесозаготовка постоянно создает новые кормовые площади».

Обращаю внимание специалистов также и на то, что численность и добыча копытных в России всего несколько столетий назад *была во много раз выше нынешней при сходных или худших климатических условиях*. Территория России огромна, и у каждого отечественного вида есть не только пессимальные, но и обширные оптимальные зоны обитания. Наши животные и растения на протяжении многих тысячелетий адаптировались к жизни в суровых условиях, возникли новые подвиды и виды с иными морфофизиологическими, генетическими и поведенческими особенностями. Сибирская косуля, азиатский лось и марал, например, весьма отличаются от своих европейских собратьев, и при этом сибирская косуля распространена от Дальнего Востока до центральных областей европейской части России. Иные у нас не только животные и растения, но и люди и их охотничья культура. Зарубежные соседи уже давно перешли к разумному управлению ресурсами копытных, а мы еще находимся на стадии варварского и хищнического промысла.

В российских заповедниках плотность населения копытных гораздо выше, чем на соседних охотничьих территориях, не потому что они размещены в высокопродуктивных угодьях (Ломанов, 2007), а потому что здесь лучше охрана. При этом, в заповедниках, как правило, много крупных хищников, нет подкормки копытных, запрещены рубки леса и качественных веточных кормов для них обычно меньше, чем на соседних территориях, а растительность часто основательно «затравлена» в связи с постоянной концентрацией животных в безопасных местах. Плотность населения копытных в Московской Ярославской, Белгородской и Курганской областях существенно выше, чем в соседних регионах, не потому что здесь лучше климат и больше естественного качественного корма, а потому что лучше организовано охотничье хозяйство, эффективнее охрана и мало крупных хищников.

В целом климат и продуктивность фитоценозов играют в динамике населения копытных, косуль в частности, значительно меньшую роль, нежели организация охотничьего хозяйства и управление ресурсами (см. ниже).

АВТОРЕГУЛЯТОРНЫЕ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ

Могут ли популяции косуль каким-либо образом регулировать свое население и насколько эффективны эти процессы?

Косули, как и у другие копытные, адаптировались к зимним неблагоприятным условиям: регулярно меняют летний волос на более теплый зимний, образуют жировые запасы, у них снижается обмен веществ и уменьшается потребность в питании, звери сезонно мигрируют из глубокоснежных районов в менее снежные, и т.п. Это позволяет им выживать даже в экстремальные зимы, хотя, как показано выше, не без потерь. Однако воздействие тяжелых условий зимовки выражается не только в непосредственной гибели истощенных животных, но и в снижении уровня воспроизводства самок и большей, чем обычно, смертности эмбрионов и мелких детенышей (Borg, 1970; Ellenberg, 1978; Данилкин и др., 2000; и др.), что тоже отражается на численности.

При высокой плотности населения косули уничтожают в первую очередь качественные корма. При их недостатке появляются признаки аномального состояния популяций – снижается плодовитость, сеголетки отстают в росте и развитии, создаются предпосылки для повышенной зимней смертности. Элленберг (Ellenberg, 1978) экспериментально установил, что в переуплотненных популяциях косуль при плохом питании самок в конце беременности и в первые дни после родов наблюдается значительная (до 75%) гибель новорожденных и мелких детенышей преимущественно женского пола. Недостаточная пища перед гоним приводит к низкому проценту овуляции у взрослых самок или полному ее отсутствию у молодых. Плохо упитанная к началу гона мать рождает преимущественно детенышей мужского пола, причем пределы сдвигов полового соотношения достигают 3:1. Отсюда при бедных пищевых ресурсах – повышенная смертность особей, торможение скорости воспроизводства популяции и массовая эмиграция молодых самцов. Напротив, при благоприятной пищевой ситуации достигается высокая продуктивность популяции благодаря высокому уровню плодовитости, рождению преимущественно детенышей женского пола, низкой смертности молодых особей.

Очевидно, что популяции, находящиеся в хороших кормовых условиях, обладают наибольшим воспроизводительным потенциалом: самки более плодовиты, рожают больше детенышей женского пола, которые лучше развиваются и выживают, раньше созревают и эффективнее участвуют в размножении, что способствует росту численности. И, напротив, в переуплотненных популяциях при дефиците качественного корма авторегуляторные процессы направлены на снижение уровня воспроизводства. В основе этих процессов, помимо изменения плодовитости и уровня воспроизводства, лежат пространственно-этологические отношения особей, и, прежде всего, территориализм.

Главная функция территориальности у этих зверей – рассредоточение особей в пространстве и регуляция численности непосредственно перед появлением нового поколения, для выращивания которого нужен большой запас качественных кормов (Strandgaard, 1972). Изгнав молодых особей, взрослый самец создает на своем участке для обитающих здесь беременных и лактирующих самок зону слабой пищевой конкуренции, повышая тем самым шансы на выживание нового, обычно своего же, потомства (Ellenberg, 1978). Территориальное поведение играет в данном случае роль важного гомеостатического механизма, поддерживающего качественный и количественный уровень популяции в состоянии устойчивого равновесия со средой путем лишения части членов популяции тех преимуществ, которые дает обладание территорией (Панов, 1983).

В малочисленных популяциях особи распределены по площади неравномерно, концентрируясь в наиболее благоприятных стациях, где самцы конкурируют за тер-

риторию, а самки – за родовые участки. Фактически этологический механизм регуляции численности «включается» с момента занятия самцами территории, т.е. задолго до предельного насыщения угодий животными и истощения ресурсов среды обитания. Плотность населения зверей в лучших биотопах раньше, чем в худших, достигает определенной величины, при которой стабилизируется. Этот порог, вероятно, определяется «закодированными» для вида максимальными размерами территорий самцов и участков обитания самок, коррелирующими с их энергетическими потребностями при имеющейся массе тела.

Исследования пространственно-этологической структуры популяций европейской и сибирской косуль (Соколов, Данилкин, 1981; Данилкин, Минаев, 1988) показали, что в регионах с низкой численностью (3–5 особей на 1000 га) в летний период «пороговая» величина плотности населения животных в лучших угодьях равняется 40–50 особям на 1000 га при размерах территорий самцов около 100 га. Этот уровень «социальной» плотности благодаря эмиграции молодых особей сохраняется относительно неизменным долгое время, видимо, до момента заполнения соседних угодий. Затем из-за всевозрастающей конкуренции в лучших стациях размеры территорий и участков обитания уменьшаются, а плотность населения, соответственно, увеличивается (Данилкин, 1999).

Именно из-за «пороговых» величин, служащих адаптацией к ресурсосбережению, рост неэксплуатируемой популяции в хороших по качеству стациях вдруг прекращается, явно не достигнув пика, а затем стабилизируется на уровне гораздо меньшем, чем позволяет емкость угодий. Незнание этой особенности популяционной динамики косуль нередко приводит к неверным выводам при расчете оптимальной плотности их населения в охотничьих угодьях.

Таким образом, у косуль этологический механизм регуляции (путем рассредоточения особей) работает в основном на уровне внутривидовых группировок. Как ни парадоксально, он эффективен лишь при сравнительно невысокой плотности населения и в целом направлен не на ограничение роста численности, а, напротив, способствует увеличению поголовья, так как благоприятствует расселению особей и созданию лучших условий для выращивания нового потомства. При общей предельно высокой плотности этологическая регуляция теряет значимость, поскольку на место эмигрировавших особей с соседних участков приходят другие, и заметного снижения численности популяции не происходит. Аналогичная картина наблюдается в вольерах, где молодые особи не имеют возможности покинуть загороженный участок.

При высокой плотности населения (более 200 особей на 1000 га) авторегуляция посредством рассредоточения особей возможна лишь в том случае, если молодые звери могут эмигрировать на сопредельные участки, где, в частности, ведется интенсивный промысел и плотность гораздо ниже. Эмиграция одно–двухлетних особей может быть масштабной: среди самок – от 20 до 54%, среди самцов – до 73% (Strandgaard, 1972; Liberg et al., 1994).

На увеличение общей численности популяция реагирует постепенным уменьшением участков обитания и территорий особей. Это, в свою очередь, приводит к ухудшению условий питания и, соответственно, к снижению качества популяции: размеры тела и масса зверей через несколько поколений уменьшаются, процент яловости истощенных самок становится более высоким, плодовитость снижается. Самки чаще рожают детенышей мужского пола, смертность телят увеличивается, а оставшиеся в живых позднее включаются в размножение. В результате происходит торможение ско-

рости воспроизводства и оборота популяции, она «старее» и становится особенно чувствительной к неблагоприятным воздействиям.

Регуляция численности в перенаселенной группировке косуль, таким образом, осуществляется в большей степени не этологическими, а физиологическими процессами, направленными на ограничение темпа ее роста. Тем не менее авторегуляционные процессы «срабатывают» со значительным опозданием и в целом оказываются недостаточно эффективными для поддержания численности на уровне, соответствующем кормовой емкости угодий. К тому же в переуплотненной популяции плодовитость самок все-таки остается высокой, что ведет к дальнейшему ее росту, дальнейшему истощению пищевых ресурсов и, при неизменных условиях, к гибели многих особей.

Эти особенности характерны и для ряда других оседлых видов копытных. В целом же эффективных внутривидовых механизмов регуляции численности у этих зверей нет, что в отсутствие других лимитирующих факторов (хищников и охотников, например) и предопределяет крах перенаселенных группировок.

В России переуплотненных популяций косуль, за редким исключением, нет. Следовательно роль авторегуляторных популяционных процессов в динамике их населения пока малозначительна.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ

Исторические и социальные закономерности

В историческом аспекте динамику населения и ареалов косуль определяют как трофоклиматические, так и антропогенные факторы. Они неодинаковы по направленности, продолжительности и силе воздействия, но теснейшим образом переплетены и взаимосвязаны. В плейстоцене и раннем – среднем голоцене изменение границ распространения животных в значительной мере совпадало со сдвигами климатических и растительных зон: ареалы расширялись при потеплениях климата и продвижении лесов на север и сокращались при похолоданиях и смене фитоценозов. Соответственно увеличивалась или уменьшалась численность.

По мере прогрессирующего роста людского населения, совершенствования орудий и способов добычи зверей, неуклонно усиливался антропогенный пресс. С позднего палеолита климат становится не первопричиной динамики населения косуль и других диких копытных, а, скорее, лишь фоном, на котором проявлялась истребительная деятельность человека. В позднем голоцене роль антропогенного воздействия становится доминирующей. Сокращение численности или полное уничтожение косуль в ряде стран и регионов в последние века было вызвано, главным образом, масштабным нерегулируемым охотничьим промыслом.

Периоды максимальных депрессий населения косуль и других копытных и в глобальном, и в региональном масштабе связаны не с природными «циклическими» явлениями, а с социальными катаклизмами (войнами, революциями, неудачными реформами, смутами, разрухой, неурожаями зерновых, снижением жизненного уровня людей), во время которых вооруженное население устремлялось в леса и начинало усиленно использовать «дары природы». Социальные неурядицы, кроме того, всегда имели важнейшее следствие – резкое увеличение численности волка, который вносил немалую лепту в сокращение поголовья копытных, способствуя их исчезновению из многих районов.

Восстановление ареалов и рост поголовья этих животных во второй половине XX в. тоже не связаны напрямую ни с солнечной активностью и погодноклиматическими флуктуациями, ни с сукцессиями и изменениями продуктивности фитоценозов, ни с мифическими «волнами жизни». Этот процесс – закономерное следствие развития организованного охотничьего хозяйства: улучшения охраны, уменьшения охотничьего (браконьерского) пресса, снижения численности волка, увеличения объема и качества зимней подкормки и образования искусственных очагов обитания зверей.

Ведущую роль в сохранении и увеличении численности косуль и других копытных играет охрана. Плотность их населения на особо охраняемых территориях заповедников и заказников даже при наличии крупных хищников и в отсутствие подкормки в несколько раз выше, чем в соседних охотничьих угодьях. Закрытие заповедников и заказников неминуемо приводило к резкому снижению численности зверей, восстановление – к увеличению.

Динамика населения диких копытных и состояние популяций видов в разных странах теснейшим образом связаны с охотничьей политикой государств (Глушков, 2001), с управлением ресурсами, а не с климатом и сукцессионными процессами (Данилкин, 2009а).

Закономерности популяционной динамики

Воспроизводство в популяциях косуль при низкой или умеренной их плотности, что характерно для всех регионов России, относительно стабильно. Максимальная плодовитость (около 200% от числа участвующих в размножении самок) может реализоваться только при определенных условиях. Устраняя или смягчая неблагоприятные факторы среды и избирательно воздействуя на половой и возрастной состав группировок, на практике реально поддерживать воспроизводство на максимально возможном для вида уровне.

Механизмы авторегуляции численности у копытных в неэксплуатируемых популяциях, в том числе путем снижения плодовитости и рассредоточения особей в пространстве, недостаточно эффективны, чтобы предотвратить перенаселение и деградацию среды обитания. Этот вывод весьма важен, поскольку служит основанием для хозяйственного способа регулирования их численности там, где крупные хищники отсутствуют или нежелательны.

Динамика численности диких копытных, в отличие от мелких млекопитающих, зависит главным образом от факторов, вызывающих смертность. Популяционная динамика промысловых видов животных, к тому же, существенно отличается от таковой у непромысловых млекопитающих. Характер колебаний их численности может быть изменен активным воздействием человека – от полного уничтожения до максимального сохранения зверей.

Популяционная динамика косуль, как и других копытных, – результат комплексного воздействия многих факторов среды: естественных, антропогенных, биогенных, абиотических и внутривидовых. Увязывать процесс динамики с каким-либо единственным фактором среды (например, с влажностью, продуктивностью растительности, охотой или хищниками) ошибочно. Компенсаторное влияние различных факторов в целом не велико.

Важнейший абиотический фактор в динамике населения и размещении косуль – многоснежье. В экстремальные многоснежные или гололедные зимы естественные влажные корма становятся недоступными или малодоступными для животных, и имен-

но в это время происходит их массовая гибель от истощения (фото 14 и 16). К счастью этот фактор проявляется лишь локально и не каждый год. Зимой гибнут чаще сеголетки и старые особи. Репродуктивное ядро группировок обычно остается в сохранности, что позволяет популяциям сравнительно быстро восполнять потери.

Важнейшие биогенные факторы – охотничье воздействие и крупные и средние хищники.

Факторы динамики населения косуль часто взаимосвязаны. В многоснежные зимы, например, существенно уменьшается доступность корма, что приводит к эмиграции и массовой гибели зверей от истощения, особенно сеголетков-сирот, а также особей, ослабленных болезнями или паразитами, и при этом значительно возрастает пресс хищников и браконьеров, снижается плодовитость самок и выживаемость молодняка. В такие годы происходит особенно резкое сокращение численности.

Охотничье воздействие на популяции косуль значительно отличается от воздействия естественных факторов. Охотники стремятся добыть взрослых крупных животных и самцов с большими рогами, что неизбежно приводит к качественной деградации и сокращению репродуктивного ядра группировок, уменьшению плодовитости самок, повышению их яловости в отсутствие самцов, а также к очень высокой смертности от голода и хищников сеголетков, оставшихся без матерей. Уменьшение уровня воспроизводства популяций и высокая смертность сеголетков, измеряемая десятками и сотнями тысяч особей, существенно сдерживают рост численности. Многомесячное преследование зверей охотниками, наряду с крупными хищниками, неминуемо приводит к постоянному беспокойству и массовым их перемещениям в трудное для них зимнее время с наиболее кормных участков в самые безопасные. Беспокойство неизбежно влечет за собой ухудшение питания животных и дополнительную потерю энергии. Охотничье и хищническое воздействие, следовательно, в значительной мере включается и в трофическую составляющую популяционной динамики.

Крупные и средние хищники (в основном волк, рысь и лисица) при сравнительно низкой численности не могут остановить рост многочисленных популяций косуль, насчитывающих десятки тысяч особей, если охотничья эксплуатация группировок минимальна. Более того, в этот период они, видимо, могут оказывать определенную селективно-оздоровительную роль, выбирая больных, неполноценных и ослабленных особей и регулируя поголовье жертвы. Однако эти копытные настолько легкая добыча для хищников, что здоровые полноценные особи становятся их жертвами гораздо чаще, чем больные. Негативное воздействие хищников на популяции косуль многократно усиливается в периоды резкого снижения численности последних из-за перепромысла и массового браконьерства, в суровые многоснежные или гололедные зимы и при эпизоотиях. В это время соотношение хищник : жертва уменьшается в несколько раз, и именно в этот период хищники становятся главным фактором, определяющим затяжные депрессии популяций. Они играют ведущую роль и в многофакторной смертности сеголетков.

Потери от болезней и паразитов в разреженных российских популяциях косуль в целом невелики (табл. 44). Смертность особей от старости незначительна – охотничьи животные обычно не доживают до предельного возраста.

Многолетняя динамика населения косуль и других копытных, интенсивно используемых человеком и хищниками, не циклична и не синхронна. Численность закономерно сокращается в периоды усиления воздействия человека, хищников и, локально, в экстремальные зимы, изредка – после эпизоотий, и, соответственно, увеличива-

ется при уменьшении охотничьего и хищнического пресса. Строго циклический и синхронен этот процесс лишь в одном случае – ежегодно в весенне-летний период население значительно увеличивается за счет новорожденных и существенно сокращается к следующей весне из-за высокой смертности.

Современную динамику населения копытных в России определяют, главным образом, охотничьи чиновники (см. ниже), охотники, хищники и, локально, многоснежные зимы, а не естественная цикличность и изменение продуктивности фитоценозов (Данилкин, 2009а).

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕСУРСОВ

МАСШТАБ ПРОМЫСЛА В ПРОШЛОМ

В России в предыдущие столетия косули были важнейшим объектом охотничьего промысла, особенно в Сибири (Соловьев, 1922; Черкасов, 1962). «Охота за косулями по многочисленности этих животных и по легкости и безопасности самой охоты составляет в Сибири обширную отрасль зверопромышленности... В крае не существует значительного скотоводства, могущего хотя сколько-нибудь обеспечить рынки мясом. Скот привозят либо из Китая, либо из Кореи. Трудность приобретения скота за границей и большой риск мясоторговцев вследствие весьма частых падежей от эпизоотий создало в крае монополию и ненормально высокие цены на мясо. Привозимая на базар зимой дичь регулирует это зло и сбивает цены на мясо. Она дает возможность небогатым классам иметь к столу дешевый продукт. Необходимо еще сказать, что и шкуры коз... имеют широкое применение. В крае не существует овцеводства: по почвенным или климатическим причинам овцы здесь не водятся. Зато шкуры диких коз с лихвой вознаграждают жителей. Косулий мех и легок, и тепел. Поэтому косулья доха не только заменяет бараний тулуп, но и предпочитается этому последнему, особенно при дальних зимних поездках. Кроме дох из барловой козы делают тулупчики. Гольды делают халаты и спальные мешки... Буряты и тунгусы делают, сверх того, из козлин шубы, шаровары, унты и пр. Из дырявых шкур или с которых уже облезла шерсть, выделывают замшу на наволочки, летние шаровары и пр.» (Ветлицин, 1902; Туркин, Сатунин, 1902). По свидетельству П. Раева (1857, цит. по: Смирнов, 1978), «коза у сибиряков играет, может быть, большую роль, чем кенгуру в Австралии, и козий промысел имеет обширнейшее влияние на благосостояние жителей: в нем принимает участие почти всякая деревня, всякое семейство и нередко всякий член семейства».

Во второй половине XIX в. в России, по приблизительным подсчетам, ежегодно добывали не менее 500 тыс. косуль: в Амурской области в отдельные годы до 150 тыс. (Туркин, Сатунин, 1902) и не меньше, видимо, в Приморье (Бромлей, Кучеренко, 1983), в Горном Алтае – до 200–250 (Собанский, 1988, 1990, 1992, 2005), в Восточной Сибири – около 100, в том числе в Забайкалье – 30–50 тыс. (Смирнов, 1978). В начале XX в., при значительно сократившемся поголовье, охотники изымали из популяций около 200 тыс. особей (Бутурлин, 1924). В Тыве в 1924 г. охотой добыто 27 тыс. (Скобеев, 1925), т.е. столько же, сколько их добывают легально в настоящее время на всей территории России.

Косуль промыслили в основном безружейными способами: ямами, ловчими двориками, капканами, пастями, петлями, луками и самострелами, рукавами на миграционных путях; широко были распространены облавы, в которых участвовали сотни всадников.

Масштабы самоловного промысла поразительны. На Южном Урале в Каслинской лесной даче насчитывали тысячи ям, и редкий охотник имел их менее сотни, неко-

торые местности были совершенно изрыты ими (Туркин, Сатунин, 1902). Во многих районах устраивали систему ям, соединенных изгородью из жердей. Длина изгородей к югу от Красноярска составляла 40 км (Корнилов, 1856). Засеки в 20 км длиной видел на Дальнем Востоке Н.М. Пржевальский (1870). В Забайкалье городьба превышала 2 тыс. верст, и здесь были выкопаны более 20 тыс. ям (Бионкур, 1901). На каждую сотню ям с мая по декабрь в некоторых местностях ловили до 8 лосей, 5 изюбрей и 20 косуль (Кирилов, 1902). В Тыве отдельные охотники с помощью луков-самострелов за зиму добывали до сотни косуль (Островских, 1927).

Повсеместно практиковали добычу их во время наста. На Южном Урале весной 1851 г. только в одной Каслинской даче было загнано более тысячи животных (Сабанеев, 1875). В Горном Алтае жители с. Уймон весной 1882 г. зарезали до 300 особей, согнав их с предгорий в степь, где наст не выдерживал зверей (Никольский, 1883). Не в меньшей степени этот хищнический способ добычи был распространен и в Восточной Сибири. А.А. Силантьев (1898), ссылаясь на Лаврентьева (1891), приводит такие факты: «В конце 70-х годов прошлого столетия крестьяне деревни Балаганки в 50-ти верстах от г. Балаганска, имеющей до 50 дворов, добыли по насту по 30 косуль на двор, погубив, следовательно, до 1500 голов за несколько дней. После такой бойни косуль здесь не было 3 года. Жители с. Мотское Иркутского округа в 1875 г. за неделю по насту затравили 500 косуль, большинство из которых составляли беременные самки». В середине XVIII в. в Забайкалье близ Нерчинска 25 охотников загоном добыли до 4 тыс. особей (Саймонов, 1761, по: Смирнов, 1978). Подобное мы находим и у А.А. Черкасова (1962): «В южной части Нерчинского горного округа до 1850 года диких коз было множество повсюду, даже в безлесных местах; но в зиму этого года снега были чрезвычайно глубоки, отчего весной, когда образовался наст, все промышленники от мала до велика бросились за козами и душили их десятками, заганивая на лошадях с собаками. Вот почему в этой части Забайкалья в продолжении почти десяти лет, а особенно в первой половине десятилетия, коз было чрезвычайно мало, так что в некоторых участках этого округа они были выведены почти совершенно».

Итог такого губительного способа добычи везде одинаков – чрезмерный промысел настолько угнетал популяции, что для их восстановления требовались многие годы.

С появлением дальнобойного огнестрельного оружия промысел этих копытных возрос особенно резко. Во многих районах Сибири в конце XIX – начале XX вв. дневная добыча охотников доходила до 5–7, во время наста – до 30–40 голов за 2–3 дня, а годовая добыча достигала 50–150 особей (Никольский, 1883; Кузнецов, 1899; Фетисов, 1953; Смирнов, 1978, 2000б). Возвратясь из сибирской экспедиции 1908 г., Ф.Ф. Шиллингер пишет в журнале «Семья охотников»: «...Недавно, недалеко от с. Рыбинского, одним охотником было убито 87 штук коз, а возле с. Шлинского в один день охотники убили 48 коз» (цит. по: Борейко, 1998). На Урале отдельные охотники добывали до 70–100 зверей за сезон. «Охотник Лев Новгородцев, который, занимаясь только девять лет охотничьим промыслом, убил, а главным образом поймал в капканы более 500 косуль; старик-охотник Канциферов из Иткуля насчитывает более тысячи убитых им коз, но это число, по мнению других охотников, ниже действительного» (Туркин, Сатунин, 1902). Отстрел одним охотником за сезон 100–150 косуль даже в начале XX в. был обычным явлением в Приморье и Приамурье (Бромлей, Кучеренко, 1983).

Особенно добычливой была охота на мигрирующих животных в местах их традиционных переправ через реки. Сюда охотники съезжались на лошадях за 200–300 верст (Николаев, 1890). На переправах через реки в загоны из жердей («рукава») ловили сразу до 200 особей (Деев, 1911). В Приамурье шла заготовка мяса для армии.

В 1865 г. пехотный батальон добыл 8 тыс. голов (Шперк, 1885), а в 1888 г. в Амурской области было убито 150 тыс. косуль (Бромлей, Кучеренко, 1983). В Минусинском округе «страшная масса коз» гибла во время бойни их с лодок при весенних и осенних переправах через Енисей (Яблонский, 1892).

Охотничьи законы, ограничивающие некоторые способы добычи и сроки охоты на копытных с 1 марта по Петров день (29 июня), на Сибирь не распространялись почти до конца XIX в. Однако и позднее они в Сибири не действовали, поэтому круглогодичная охота продолжалась до середины 30-х годов XX в. (Смирнов, 1978). Неумеренный промысел почти повсеместно привел к катастрофическому сокращению населения косуль. Лишь последующие меры ограничения добычи и улучшение охраны способствовали частичному восстановлению ресурсов этих животных.

Замечу, что столетием ранее примерно такая же ситуация имела место и в европейских странах – в некоторых косули были почти истреблены, но затем в результате принятых мер их численность была восстановлена и существенно увеличена.

СОВРЕМЕННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

В большинстве стран охота на косуль частично утратила утилитарный промысловый характер, когда зверей добывали ради мяса или шкуры, и сейчас в охотничьем хозяйстве «доминирует» трофейное направление. Ценность трофея (рогов) во многих случаях неизмеримо выше ценности мясной продукции – от нескольких сотен до нескольких тысяч долларов. Лучшие из них являются национальным достоянием и демонстрируются на республиканских и международных выставках. Тем не менее не следует забывать, что и при трофейном направлении не менее 80–95% особей от плана отстрела по-прежнему добывают исключительно «на мясо».

Мясо косуль отличается низким содержанием соединительной ткани. Его красный и темно-красный цвет обусловлен высоким уровнем гемоглобина, миоглобина и других красящих пигментов в крови. Оно легко усваивается, высококалорийно, содержит все незаменимые аминокислоты, богато витаминами и микроэлементами (Житенко, 1970). Высококачественным пищевым продуктом является и жир, температура плавления которого находится в пределах 47–48 °С. Вес туши (без головы, внутренностей и шкуры) обычно составляет около 60% от живого веса зверя.

Из шкур современная промышленность вырабатывает замшу, велюр, фотокожи, кожи с лицевым покрытием (для верха обуви и подкладки), обладающие хорошими гигиеническими свойствами (Малюгин, 1981). Нередко их используют в домах как декоративное украшение или в качестве ковриков. Иногда из шкур шьют шапки, однако они быстро изнашиваются.

Неокостеневшие рога (панты) могут служить ценным сырьем для медицинской промышленности. По биологической активности препараты, полученные из пантов сибирской косули, приравнены к таковым пятнистого оленя (Размахнин и др., 1976). Окостеневшие рога используют не только в качестве трофея и для украшения жилищ, но и для изготовления рукояток ножей, пуговиц и других поделок.

Говоря о косулях как об охотничьих видах, следует упомянуть о роли охотников: они в большинстве стран охраняют животных, подкармливают, улучшают естественные биотопы, отстреливают крупных хищников и проводят другие мероприятия, направленные на сохранение и увеличение поголовья. Как это ни парадоксально звучит,

но численность косуль в Европе многократно возросла именно благодаря охотникам. Живя вблизи жилья человека и не боясь его (там, где зверей не преследуют варварски), они стали фоновым рекреационным видом.

Объем добычи

Современное охотничье значение этих копытных весьма существенно. По экспертной оценке с учетом браконьерского отстрела, общая ежегодная добыча европейской косули в мире, близка к 3 млн, сибирской – к 0,5 млн особей (табл. 46).

Размеры лицензионной добычи косуль в России (табл. 47) в последние полвека мизерные – 8–31 тыс. голов (2–6,5% послепромысловой численности), особенно по сравнению с некоторыми европейскими странами (табл. 46). С каждой 1000 га охотничьих угодий европейские охотники изымают ежегодно от 1 до 31 особей, белорусские – 0,3, российские легально – 0,03. Уровень изъятия тесно коррелирует с плотностью населения этих копытных (табл. 42, 48).

Почему же так мала добыча наших охотников, особенно если учесть, что масштаб промысла косуль в недалеком прошлом (см. выше) был совершенно иным? Проблема не только в малочисленности и низкой плотности населения этих животных, но и в том, что в России, где браконьерство – национальная особенность, официальная

Таблица 46. Численность и добыча (тыс. особей) европейской и сибирской косуль в разных странах в конце XX – начале XXI вв.*

Страна	Общая численность	Добыча	Страна	Общая численность	Добыча
Европейская косуля					
Россия	60–100	1–4 (10–25)	Люксембург	13	5
Германия	2500–3000	850–1118	Польша	500–820	115–176
Австрия	750–1000	130–260	Чехия	300	90–120
Великобритания	(400)	(100)	Венгрия	230	41–80
Франция	300–1000 (1500)**	80–500	Болгария	120–70	7–14
Италия	100	10	Сербия	120	10
Испания	20	2	Словакия	85	21
Швеция	400–1500	80–372	Словения	90	35
Норвегия	150	25–52	Румыния	290	30–35
Финляндия	5–15	2–4	Эстония	55–65	>10
Швейцария	120–150	45	Латвия	130–240	>21
Дания	140–400	39–101	Литва	86	17
Нидерланды	25	5–7	Белоруссия	35–70	1–6
Бельгия	25	8–9	Украина	120–140	2–3 (>20)
Сибирская косуля					
Россия	570–880	10–27 (200–250)	Китай	>500	(200)
Казахстан	25–70	2–3 (20)	Монголия	100–150	(30–50)

*По литературным сведениям. В скобках – по приблизительной экспертной оценке.

** М. Hewison (личное сообщение).

Таблица 47. Объем легальной добычи европейской и сибирской косуль (тыс. особей) в России*

Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча	Годы	Добыча
1958/59	9,9	1969/70	12,0	1980/81	10,1	1991/92	25,7	2002/03	14,9
1959/60	14,7	1970/71	10,7	1981/82	8,9	1992/93	20,1	2003/04	16,6
1960/61	18,7	1971/72	11,0	1982/83	8,6	1993/94	24,3	2004/05	16,0
1961/62	22,3	1972/73	10,5	1983/84	9,0	1994/95	25,7	2005/06	12,8
1962/63	16,2	1973/74	8,9	1984/85	8,3	1995/96	24,5	2006/07	19,2
1963/64	9,7	1974/75	9,3	1985/86	10,6	1996/97	21,4	2007/08	21,5
1964/65	15,3	1975/76	8,6	1986/87	9,3	1997/98	18,9	2008/09	25,8
1965/66	14,7	1976/77	8,8	1987/88	11,7	1998/99	17,5	2009/10	30,9
1966/67	13,1	1977/78	10,1	1988/89	16,1	1999/00	20,1	2010/11	31,5
1967/68	11,6	1978/79	10,6	1989/90	19,9	2000/01	17,7	2011/12	30,1
1968/69	10,4	1979/80	9,7	1990/91	25,8	2001/02	16,5		

*По сведениям Главохоты РСФСР, Охотдепартамента РФ, Государственной службы учета охотничьих ресурсов России, а также по: Дежкин и др., 1975; Охотоведение, 1975; Мирутенко, 2000, 2004, 2007; Комиссаров, 2011.

Таблица 48. Плотность населения и уровень добычи европейской косули в разных странах (по: Кононов, 2012)

Страна	Площадь охотничьих угодий, тыс. га	Численность, тыс. особей	Плотность населения, особей/1000 га охотничьих угодий	Добыча, тыс. особей	Добыча, особей/1000 га
Австрия	11800	750	64	258	22
Беларусь	16700	69	4	3	0,3
Германия	35100	3000	85	1077	31
Дания	16500	400	24	101	6
Латвия	2500	130	52	21	8
Литва	3200	86	27	17	5
Польша	10600	692	65	147	14
Сербия	8000	120	15	10	1
Словакия	5500	85	15	21	4
Словения	2200	82	38	35	16
Чехия	11000	295	27	121	11
Эстония	1660	55	33	10	6

статистика не отражает действительного размера добычи, который в несколько раз больше легального отстрела.

Браконьерство

Косули, в связи с особенностями их экологии (жизнь в открытых биотопах, массовые миграции, образование стад в зимний период, скопление у подкормочных площадок, активное посещение солонцов) и легкостью их добычи, повсеместно стали самым излюбленным браконьерским («рюкзачным») видом. Все мои полевые днев-

ники пестрят записями об обнаруженных следах нелегальных охот на этих животных. Масштаб браконьерства в России иллюстрируют следующие сведения.

Малочисленность косуль в прекрасных угодьях Северного Кавказа связана в первую очередь с массовой нелегальной охотой (Соколов, Темботов, 1993; Пхитиков, 2011). В Липецкой области браконьеры уничтожают до 25% поголовья (Побединский, 1997), в Свердловской – до 10% (Киселев, 1979), а по моим наблюдениям, – минимум в два-три раза больше. В Алтайском экспериментальном хозяйстве СО АН СССР зимой 1985 г. на маршруте длиной 160 км в полосе учета шириной до 50 м найдено 10 останков этих копытных, отстрелянных браконьерами, и лишь 3 – задавленных волком (Дорофеев и др., 1990). В Красноярском крае браконьерский промысел косули превышает официальный в 2–5 раз (Лавов, 1973; Линеицев, 1977; Савченко, 2000; Суворов, 2004а). М.Н. Смирнов (1978), изучавший копытных в Западном Забайкалье, пишет: «Практика работы охотнадзора показывает, что незаконный отстрел косуль браконьерами в пределах региона носит еще массовый характер. Он отмечается во всех районах и во все сезоны года. Браконьеры хорошо вооружены, в их руках всевозможные виды транспорта. Браконьерские солонцы есть почти в каждой пади, в ряде районов развит пельтальный лов зверей, в последние годы все шире применяется охота из-под фар, загонная охота с использованием автомобиля... Нелегальный отстрел косули в Западном Забайкалье до сих пор превышал разрешенный не менее чем в 2 раза». Еще более развито браконьерство в Туве. Здесь доля нелегального отстрела в общей смертности – 63% (Никифоров, 1972; Смирнов, 1994). О фактах круглогодичного браконьерства в Сибири сообщают и другие исследователи (Шаргаев, 1972; Зырянов, 1975; Николаев, 1980). В Центральной Якутии в 1963 г. насчитывалось около 10 тыс. косуль, причем близ г. Якутска – 5,5 тыс.; в 1970 г. из-за неумеренного браконьерского промысла близ города осталось всего 800 особей. При этом широко применялось самое современное воинское автоматическое оружие и велась стрельба с автомашин из-под фар (Попов и др., 1980). После длительного периода охраны к 2002 г. численность вида возросла до 5 тыс. особей, но всего через год после открытия охоты вновь резко сократилась (Кривошапкин, Попов, 2004). В Амурской области нелегальная добыча превышала официальную в 5–6 раз (Морозов, 1975). С организацией филиала Хинганского заповедника при значительном улучшении охраны численность копытных за 5 лет возросла в 5 раз (Дарман, 1990). В Хабаровском крае при лимите лицензионной добычи в 2 тыс. добывали около 5–6 тыс. особей (Штильмарк и др., 1970).

Во многих районах, где охрана угодий слабая или отсутствует, браконьеры уничтожают зверей полностью. Уровень браконьерства высок даже на особо охраняемых территориях. В заповеднике «Лес на Ворскле» в Белгородской области, например, из 31 помеченной нами радиопередатчиками косули браконьеры добыли 8, что указывает на возможность гибели от нелегальной охоты до 25% местной популяции (Соколов и др., 1986). По сведениям Охотдепартамента Свердловской области, 4 марта 1999 г. в Богдановическом заказнике 2 браконьера по глубокому снегу догнали группу из 6 косуль и зарезали всех. В Красноярском крае на территории Большемуртинского биологического заказника два браконьера на скоростном снегоходе в сезон 1998/99 гг. добыли не менее 50 косуль (Савченко, Мальцев, 2002). В заказнике «Барсовый» Приморского края в многоснежном январе 2002 г. почти все встреченные нами на маршруте следы этих копытных трехдневной давности тропили охотники на лыжах. Об успешности охот свидетельствовали шкуры животных, брошенные на местах разделки (Данилкин и др., 2002). В Лазовском заповеднике в 1997–2006 гг. доля браконьеров в гибели косуль выросла до 40% (Коньков, 2009).

Широкое распространение получило браконьерство под прикрытием лицензий. В Амуро-Уссурийском регионе на сезон охотникам-любителям выдавали до 2 тыс. лицензий, а фактически животных по ним добывали в 3–4 раза больше (Кучеренко, 1976). Анонимным опросом охотников Дальнего Востока выявлено, что из 66 человек, получавших когда-либо лицензии, лишь один добывал по одному зверю, остальные – от 2 до 20, в среднем – около 5 (Данилкин, Дарман, 1987). М.В. Попов и др. (1980) и А.В. Аргунов (2007б,в) считают бесконтрольный лицензионный отстрел основной причиной резкого сокращения и скудности ресурсов косули в Якутии. По сути, здесь он превратился в легальную форму браконьерства. При наличии одной лицензии охотники добывали от 3 до 10, а иногда и по несколько десятков животных. В 1994 г., даже несмотря на краснокнижный статус местной косули, выделено 98 лицензий на ее добычу в основном «в научных целях» (Аргунов, 2007а).

Промысловые бригады практически повсеместно отстреливали косуль значительно больше лицензионного плана, чему я был свидетелем на Алтае, в Иркутской области и на Урале. Размах промысловой охоты в середине XX в. в Туве наглядно показал М.Н. Смирнов (2000б): ... «Старый охотник В.И. Пастухов рассказал нам, что в 1961–1966 гг. он по договорам с Тоджинским коопзверопромхозом отстреливал и сдавал в промхоз до 200 косуль за зимний сезон охоты. В 1965–1966 гг. он с братом за 1,5 месяца, охотясь с винтовкой, с подхода добыл и сдал 227 косуль, промышляя по р. Тоора-Хем. За день иногда убивали до 20–25 животных, причем сдавали не всех, много продавали на сторону и оставляли на собственное пропитание. Бывший штатный охотник Туранского госпромхоза Ю.К. Кашкаров в 1966–1967 гг. с двумя товарищами за 10 дней в бассейне р. Хута зимой добывал для заготовки для этого хозяйства до 120–150 косуль».

Наибольшему угнетению подвергались мигрирующие популяции. Во время массового хода зверей на их пути «традиционно» возникали тысячи браконьеров. В Амурской области в 1982–1986 гг. ежегодно за незаконную охоту на косуль задерживали около 400 человек, что, по мнению охотинспекторов, составляло в лучшем случае лишь около 10% от их числа. Отдельные из них за ночь из-под фар бронетранспортеров, тракторов и автомашин отстреливали от 6 до 17 особей. В Туве за ночь брали до 15–20 зверей на автомобиль (Смирнов, 2000б). В Горном Алтае браконьеры добывали косуль круглогодично. Один из браконьеров, причем инвалид, из деревушки близ областного центра, выставя на миграционных путях около 250 петель, давил их за сутки до 50–60 для продажи на рынке (Собанский, 1992, 2005).

В последнее десятилетие XX в. охрана животного мира в России значительно ухудшилась. Браконьерство стало еще более массовым. Зарегистрированные случаи ни в коей мере не отражают его размаха, но и они весьма показательны.

По сообщению Г.Г. Собанского (1992), на Алтае, например, «нет ныне в горах уголка, где бы эти животные могли обрести покой. Даже служба охотничьего надзора вместо того, чтобы усиленно охранять косуль, объявляет лучшие зимние стойбища-рефугиумы своими производственными участками и ведет там бесконтрольный массовый промысловый отстрел вопреки рекомендациям науки».

В Челябинской области в 90-е годы по одной лицензии, которые охотники сдавали в контролирующей орган лишь в конце охотничьего сезона, отстреливали по несколько животных. В 1994 г. группой браконьеров с автомобиля «Урал» за ночь было добыто 3 косули и 4 кабана, в 1995 г. с использованием трактора К-700 – 5 косуль (Матвеев, 1999). Особенно интересны сведения охотоведа Кунашакского района этой области Г.М. Шарипова, представленные в местный охотдепартамент в

1998 г.: «... холодная многоснежная зима и затяжная весна с настом оказали плохую услугу для диких копытных животных, особенно для косули и кабана. Браконьерами добыто 11 косуль. При беседах с населением д. Борисово и ст. Кунашак выясняется, что браконьерами было добыто около 40 шт. В о/х Урускуль ... 16 кабанов и 10 косуль, их травили собаками. ... У д. Аширово – около 30 косуль, ... у Богоряка и Иксаново – ... 49 шт. Житель ст. Нижняя в один день добыл ножом 8 косуль. В д. Баязитово даже продавали косулиное мясо. В о/х Шугоняк только на одном месте нашли остатки 6 косуль». И это только в одном районе за одну зиму!

В Свердловской области доля браконьерства в смертности косуль в период с 1998 по 2003 г. выросла с 17 до 43% (Корытин и др., 2007; Большаков и др., 2009). Ежегодные потери этих животных от браконьеров в Курганской области исчисляются тысячами голов. В период с 15 по 22 сентября 1994 г. мы обнаружили лишь на полях 11 мест добычи и 4 погибших подранка косуль, а также лося, из туши которого были вырезаны только конечности. В марте 1995 г. в Долматовском районе на 5-километровом участке рядом с шоссе насчитали 11 шкур, оставленных на месте разделки косуль. В Катайском районе в марте 1996 г. браконьер выбросил на опушке леса сразу 37 шкур; среди них были летние, осенние, зимние и весенние, что свидетельствовало о круглогодичном промысле животных. Десятки шкур или мест разделки животных ежегодно встречали и в других районах.

В Иркутской области глубокоснежной зимой 1996/97 гг. браконьеры добывали косуль у автомобильных дорог сотнями, а в целом урон от них превысил разрешенный лимит добычи в 4–5 раз. В 1997/98 гг. действия автобраконьеров стали еще безжалостнее и наглее: на дорогах у таежных поселков машины выстраивались в колонны, дожидаясь своей очереди «светить». За ночь с каждой машины убивали до 4–5 зверей, не считая искалеченных и погибших подранков. Активное участие в истреблении принимали работники милиции. Отдельные бригады охотников за зиму отстреливали более 20 косуль, практически полностью выбивая их вблизи поселков (Кожичев, 2002).

Десятки браконьерских автомашин «дежурили» на миграционных путях зверей и в Красноярском крае. В южных районах в 1994 и 1995 г. группы охотников на одну–две лицензии добывали за сезон от 30 до 50 косуль. Здесь процветали также круглогодичный отлов петлями, добыча на воде в местах переправ, отстрел из скрадков и преследование зверей на скоростных снегоходах, а в целом охота на косуль «уж очень напоминала утиную охоту». Нелегальная добыча в эти годы превышала официальную в 5–10 раз (Савченко, 1998, 2000; Савченко, Мальцев, 2002; Мальцев, 2004, 2008), а в целом браконьеры истребляли до 25% популяции (Суворов, 2009).

В Якутии за ночь из-под фар автомобилей группы охотников нередко добывают до 7–10 голов. Осенью 2001 г. в Чурапчинском районе два браконьера отстреляли около 50 косуль, в 2002 г. – 15 за 3 дня охоты. Зимой их ловят также капканами и петлями: в Мегино-Кангаласском районе в 2001 г. двое браконьеров за 1,5 месяца добыли 21 зверя. Этих копытных нелегально убивают и при коллективных охотах на зайцев: известен случай, когда бригада из 50 человек за два дня охоты попутно отстреляла 12 голов. В целом же браконьеры ежегодно изымают из местной популяции 1200–1500 особей, или около 20–30% ее населения (Аргунов, 2007б,в, 2009).

Доля браконьеров в общей внепромысловой гибели косуль, по мнению М.Д. Перовского (1988, 2003), составляет в среднем около 35%. Я согласен с такой оценкой вплоть до 90-х годов XX в., после чего эта доля увеличилась значительно. В конце этого столетия (в период массового обнищания населения, устремившегося в «леса»,

правового нигилизма и вседозволенности, резкого ослабления государственной и общественной охраны животных, легкости приобретения нарезного и гладкоствольного оружия и вездеходного транспорта) браконьерство в России фактически стало определяющим фактором динамики населения диких копытных (Данилкин, 2009а). Аналогичная ситуация и в Белоруссии, где доля браконьеров в смертности косули в последнее десятилетие XX в. увеличилась с 13 до 50% (Тышкевич, 2001).

Потери от ранений

Охота, легальная и браконьерская, неизбежно приводит к косвенным потерям. Почти каждый третий-четвертый зверь становится подранком, особенно при применении картечи. Большая часть из них затем погибает. Доля этого фактора в общей смертности косуль в России, по мнению М.Д. Перовского (1988), – около 5%, но эта цифра, видимо, сильно занижена. На Украине она достигает 30% (Волох, 2004), в Белоруссии – 50% от числа добываемых животных (Тышкевич, 2001).

Избирательность охоты

Российские охотники легально добывали и добывают в основном крупных взрослых особей, причем любительская охота на косуль, в отличие от промысловой, более избирательна (табл. 49). Мои настойчивые предложения о необходимости увеличения добычи сеголетков, за исключением Уральского округа (табл. 49) и некоторых других областей, не были реализованы вплоть до 2005 г. (до первой федеральной экологической экспертизы лимитов добычи охотничьих животных). Их доля в общем объеме добычи в большинстве регионов составляла всего 1–26%. То же происходило и в Белоруссии, где доля взрослых самок в объеме добычи достигала 70%, взрослых самцов – 20%, сеголетков – менее 10% (Тышкевич, 2001). Элиминация репродуктивного ядра, в конечном счете, крайне отрицательно сказывалась на воспроизводстве популяций и сохранности сеголетков, которые зимой в силу некоторых экологических и физиологических особенностей не в состоянии выжить без матерей и массово (десятками тысяч) гибли (см. выше).

В последние годы в связи с развитием трофейной охоты существенно расширены сроки охоты на взрослых самцов косуль и резко увеличены квоты их добычи (см. ниже). Охотничий пресс на них усилился значительно, что, при неизменных обстоятельствах, со временем неизбежно приведет к негативному изменению структуры репродуктивного ядра, недостатку качественных самцов и биологической деградации популяций. В Белоруссии, например, по сведениям В. Тышкевича (2011), на подготовку успешной охоты на трофейного самца европейской косули в 2001–2002 гг. требовалось затратить сутки, в 2003–2005 гг. – два-три дня, в 2007–2010 гг. – неделю и без гарантии выслеживания трофейного зверя. Большинство самцов копытных изъяты из природы на 3–5 лет раньше трофейной зрелости. С начала массовых трофейных охот живая масса благородных оленей в каждом десятилетии снижалась здесь на 40 кг, а масса трофеев — на 1 кг.

Проблему управления ресурсами следует рассмотреть подробнее, поскольку она касается всех видов копытных, и к тому же активно дискутируется.

Таблица 49. Избирательность охоты на косуль (%) в России

Район (источник информации)*	Годы	Добыча, п	Старше года			Сего- летки	Всего	
			самцы	самки	всего		самцы	самки
Преимущественно промысловая охота								
Свердловская обл. (16)	1972–1978	120	29,2	29,2	58,4	41,6	55,0	45,0
Алтайский край (2)	1979–1985	182	34,1	47,3	81,3	18,7	43,4	56,6
Бурятия (9)	1963–1966	304	30,9	30,9	61,8	38,2	50,0	50,0
Саяны (5)	1970–1972	231	–	–	42,0	58,0	–	–
Восточная Сибирь (15)	–	–	35,9	35,3	71,2	18,8	–	–
Предбайкалье (14)	1970-е	205	–	–	–	–	42,6	57,4
Тыва (18)	1976–1985	130	40,0	36,9	76,9	23,1	–	–
Дальний Восток (6)	1970-е	?	55,5	44,5	–	–	55,5	44,5
Амурская обл. (3)	1992	116	38,8	38,8	77,6	22,4	48,3	51,7
Преимущественно любительская охота								
Брянская обл. (17)	1972/73	54	–	–	82,0	18,0	57,4	42,6
Ц. Черноземье (8)	1975–1983	1105	–	–	76,6	23,4	–	–
Калининградская обл. (7)	До 1995 г.	81	29	45	74	26**	39,2	60,8
–"– (12)	2004/05	802	–	–	98,8	1,2	–	–
–"–	2005/06	478	–	–	24,6	75,4	–	–
Алтайский край (12)	1997/98	1398	–	–	78,0	22,0	–	–
–"–	1998/99	1028	–	–	96,7	3,3	–	–
–"–	2004/05	526	–	–	88,4	11,6	–	–
–"–	2005/06	213	–	–	37,6	62,4	–	–
Челябинская обл. (11)	1989–1995	3609	58,5	30,0	88,5	11,6	65,3	34,7
–"– (12)	1997/98	406	–	–	28,8	71,2	–	–
–"–	1998/99	523	–	–	19,4	80,6	–	–
–"–	2005/06	565	–	–	17,2	82,8	–	–
Курганская обл. (4)	1990–1997	17107	48,0	26,5	74,5	25,5	63,3	36,7
–"– (12)	1997/98	3608	–	–	66,6	33,4	–	–
–"–	1998/99	3674	–	–	52,1	47,9	–	–
–"–	2004/05	2660	–	–	66,3	33,7	–	–
–"–	2005/06	3030	–	–	27,0	73,0	–	–
Свердловская обл. (10)	1995–1996	604	72,7	22,7	95,4	4,6	73,2	26,8
–"– (12)	1997/98	288	–	–	58,7	41,3	–	–
–"–	1998/99	214	–	–	16,9	83,1	–	–
–"–	2004/05	135	–	–	55,6	44,4	–	–
–"–	2005/06	244	–	–	20,9	79,1	–	–
Предбайкалье (14)	1997–2000	–	–	–	–	–	64–71	36–29
Якутия (13)	2006/07	74 (61)	–	–	59,1	40,9	71,6	28,3
Разные области РФ (1)	1974–1985	396	22,2	61,9	84,1	15,9	28,8	71,2
Россия (12)	1997/98	18000	–	–	81,6	18,4	–	–
–"–	1998/99	17000	–	–	74,4	25,6	–	–
–"–	2004/05	15427	–	–	78,8	21,2	–	–
–"–	2005/06	12800	–	–	25,6	74,4	–	–

Примечание к таблице 49. *1 – А. Данилкин (личные регистрации в разных областях); 2 – Собанский, 1992; 3 – Данилкин и др., 1995; 4 – Данилкин и др., 2000; 5 – Лавов, 1976; 6 – Бромлей, Кучеренко, 1983; 7 – Злобин, Козловский, 1995; 8 – Простаков, 1996а; 9 – Лавов, 1971а; 10 – Областное общество охотников; 11 – Матвеев, Бакунин, 1994 и данные Облохотдепартамента; 12 – Государственная служба учета охотничьих ресурсов России; 13 – Аргунов, 2009; 14 – Леонтьев и др., 2003; 15 – Суворов, 2009; 16 – Киселев, 1979; 17 – Ватолин, 1975; 18 – Смирнов, 2000б.

**Вместе с 1,5-годовальными особями.

УПРАВЛЕНИЕ РЕСУРСАМИ

Элементарный объект охотничьего хозяйства – популяции животных (Шварц, 1969), что обычно не вызывает сомнений. Споры не утихают лишь по поводу стратегии и тактики, методов и способов управления ими.

Популяция, по определению, – это совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определенную территорию, т.е. достаточно крупная и генетически однородная группировка. Границы группировок, однако, не установлены даже приблизительно ни для одного вида копытных, поэтому рассуждения об управлении «безразмерными» популяциями спекулятивны. Конкретное охотничье хозяйство почти всегда имеет дело лишь с небольшой частью популяции и, следовательно, не способно управлять ею. Тем не менее при централизованной системе пользования животным миром, единых законах и подзаконных актах, ведомственных инструкциях и распоряжениях все пользователи вынуждены работать в одном ключе, что однонаправленно отражается на популяциях. Фактически управление ими осуществляется на федеральном уровне.

Управление популяциями – это система взаимосвязанных мер, направленных на охрану, воспроизводство и рациональное использование ресурсов животных и получение максимума продукции при минимизации ущерба окружающей среде и самим популяциям. Единой формулировки этого термина нет, и его трактуют или в очень узком (только использование ресурсов), или примерно в таком же широком смысле. В последнее время специалисты чаще применяют более объемный термин – *управление ресурсами* охотничьих животных, а некоторые (Мельников, 2013) приоритетным считают управление охотничьим хозяйством.

В любом случае генеральная цель управления – оптимизация, или выбор лучшего варианта из возможных. Чем совершеннее управление, тем эффективнее охрана животных, среды их обитания, использование ресурсов и выше биологическая продуктивность популяций, и, напротив, скверное управление всегда приводит к оскудению ресурсов и деградации животных.

ОПТИМИЗАЦИЯ УПРАВЛЕНИЯ

Управление ресурсами охотничьих животных предполагает осознанное и квалифицированное вмешательство человека в природные процессы. Использование ресурсов диких копытных в современном охотничьем хозяйстве должно базироваться не только на сведениях о численности, но и на глубоком знании структуры и особенностей функционирования популяций и среды обитания (Leopold, 1933; Наумов, 1963, 1965; Шварц, 1969, 1970, 1974а,б; Уатт, 1971; Дежкин, 1983, 1985; Павлов, 1989; Stubbe, 1990; Данилкин, 1999, 2002, 2005а, 2006, 2009–2013; Глушков, 2001; Нюгрен и др., 2007; Машкин, 2008; и др.).

На популяции, как показано выше, всегда воздействуют множество факторов среды одновременно. Поэтому то или иное заключение по их динамике и управлению ресурсами можно делать только по результатам комплексного анализа ведущих антро-

погенных, природных и популяционных факторов: уровня плодовитости животных; объема лицензионной и браконьерской добычи; потерь от ранений, хищников, болезней и паразитов, в многоснежные и гололедные зимы; учета утонувших и погибших от транспорта, отравлений, пожаров и др. Каждый из перечисленных факторов, за исключением плодовитости, – это определенный процент смертности вида. Чем больше таких факторов и чем сильнее их воздействие на популяции, тем быстрее будет снижаться численность. Рост поголовья, напротив, возможен лишь при уменьшении числа и интенсивности воздействия факторов смертности.

По экспертной оценке, российские охотники изымают ежегодно, с учетом браконьерского отстрела и гибели подранков, около 30% населения косуль, или примерно 200–250 тыс. особей, преимущественно взрослых, и по их вине гибнут еще десятки тысяч сеголетков-сирот. Хищники, как показано выше, истребляют примерно 200 тыс. особей. В многоснежные зимы погибают 20–100 тыс. От других причин (детская смертность, старость, травмы, болезни, транспорт, пожары, утонули, и др.) гибнет до 100 тыс., а всего – около 500–600 тыс. При такой высокой смертности, почти равной уровню воспроизводства, ждать быстрого восстановления и увеличения ресурсов косуль, как и других копытных (Данилкин, 2009а), не приходится.

Совершенно очевидно, что нужно менять систему управления ресурсами диких копытных животных, косуль в особенности. Поскольку динамику их популяций в России в настоящее время определяют, главным образом, охотники, хищники и, локально, многоснежные зимы, то важнейшими приоритетами в работе охотничьего хозяйства становятся усиление охраны и подкормка зверей.

Абсолютная охрана копытных, тем не менее, не может быть гарантией их сохранения. В конечном счете, она не приносит пользы ни животным, увеличивающим свое население и рано или поздно погибающим от недостатка корма, ни биоценозу, который под их чрезмерным воздействием деградирует и видоизменяется, ни человеку, безвозвратно теряющему ежегодный «урожай». Беспредельное наращивание численности, особенно при скудных запасах зимнего корма, так же вредно и недопустимо, как и неограниченная добыча зверей.

Ярчайший пример крайне неумелого управления многочисленной популяцией – массовая гибель от голода сибирской косули в Курганской области многоснежной зимой 1998 г. Прекрасно зная о прогнозируемом мной массовом падеже зверей из-за несоответствия резко возросшего поголовья имеющимся кормовым запасам (Данилкин, 1995), региональные и федеральные охотничьи чиновники ничего не предприняли для изменения ситуации. Ущерб можно было бы минимизировать неоднократно предлагаемыми в 1996 и осенью 1997 гг. мерами – значительным увеличением объема добычи (сеголетков в особенности) и внедрением новой технологии подкормки копытных, что тоже не было сделано. В конечном счете охотничье хозяйство Курганской области лишь за одну зиму потеряло десятки тысяч косуль, преимущественно сеголетков (Данилкин, Останин, 1998; Данилкин и др., 2000; Данилкин, 2011б), и при этом ухудшилось качество трофеев. Руководители и специалисты местного охотдепартамента всячески пытались скрыть масштабы произошедшей трагедии. Никто из них не получил даже малейшего административного взыскания, хотя «управленческий» ущерб животному миру многократно превысил многолетние потери от всех браконьеров и хищников вместе взятых. И даже после такого урока кардинальных решений по оптимизации управления ресурсами не последовало ни на региональном, ни на федеральном уровнях.

Задача сохранения копытных, как это ни парадоксально, сводится к неистощительной эксплуатации. Изъятие части популяции, не превышающее ее восстанови-

тельных возможностей, предотвращает перенаселение, предохраняет среду обитания от деградации и стимулирует процессы воспроизводства, позволяя достичь наибольшей продуктивности.

«Основной принцип ведения охотничьего хозяйства – запасы основных видов должны доводиться до оптимального уровня и поддерживаться на нем» (Данилов и др., 1966), с чем я полностью согласен. Стратегия управления ресурсами коз и других видов копытных в охотничьем хозяйстве, следовательно, заключается в том, чтобы *быстро* довести их численность до *оптимального* уровня и из года в год поддерживать население на этом уровне, получая максимум продукции, в том числе за счет рационального соотношения особей разного пола и возраста в добыче и в репродуктивной части популяции.

Проверенный на практике путь восстановления и сохранения ресурсов копытных, о чем я уже не раз писал, таков:

- максимальное сокращение потерь животных от браконьеров, хищников, в многоснежные зимы, от болезней, паразитов и транспорта путем проведения эффективных охранных и биотехнических мероприятий;

- формирование высокопродуктивных (средневозрастных) группировок оптимального размера, соответствующего кормовой емкости угодий (с учетом объемов подкормки);

- оптимизация промысла: преимущественная добыча малопродуктивных, менее жизнестойких и склонных к эмиграции особей младших возрастных групп (преимущественно сеголетков и части годовалых зверей); элиминация старых животных; селективный отстрел в других возрастных группах.

При необходимости увеличения ресурсов применяют следующие меры:

- усиливают охрану;

- резко уменьшают численность крупных хищников;

- увеличивают объемы качественной подкормки;

- запрещают охоту до достижения уровня промысловой плотности, определяемой специалистами для каждого вида в районе или в конкретном охотничьем хозяйстве;

- обеспечивают щадящий режим эксплуатации (предельная минимизация объема и сроков добычи, запрет или минимизация добычи взрослых особей, неприменение загонных способов охоты и др.) вплоть до достижения оптимальной плотности, определяемой специалистами для каждого вида в районе или в конкретном охотничьем хозяйстве.

При плотности населения, превышающей оптимальную:

- увеличивают объем добычи;

- увеличивают добычу взрослых особей;

- увеличивают сроки охоты;

- применяют загонные способы охоты;

- увеличивают численность крупных хищников;

- ограничивают (или запрещают) подкормку.

В отечественном охотничьем хозяйстве применяется последний сценарий управления, но ... *при чрезмерно низкой численности копытных.*

Охотничье хозяйство страны стоит перед выбором – или по-прежнему довольствоваться ресурсными «крохами», оставшимися после волков, браконьеров, многоснежных зим и иррациональной эксплуатации популяций, или *реформировать* хозяйство: изменить систему организации и управления им, изменить стратегию, принци-

пы, методы и способы управления ресурсами копытных, косуль в частности, и увеличить их численность и, соответственно, добычу в несколько раз.

Подчеркну, что увеличение (оптимизация) численности – не самоцель, а необходимая *ресурсная основа* охотничьего хозяйства, основа его экономики, успешной охоты и удовлетворения потребностей охотников, а также гарантия сохранения популяций и видов.

ПРИНЦИПЫ, МЕТОДЫ И СПОСОБЫ

Экология и поведение европейской и сибирской косуль, как показано выше, *сходны*. Этот вывод имеет принципиальное значение для охотничьего хозяйства, позволяя применять *одинаковые* методы и способы управления их ресурсами.

Учет

Для учета косуль пока нет достаточно точного и надежного метода (Штуббе, Данилкин, 1992; Boscardin, 1999; Maillard et al., 1999; Дунишенко, 2012; и др.), но, несмотря на это, нельзя отказываться от оценки численности, поскольку это основа хозяйственного использования. В зависимости от местных условий предпочтение следует отдавать одному из методов (в лесу, например, зимнему маршрутному учету по следам или прогонам, в агроценозах – визуальному учету с автотранспорта, легкомоторных самолетов, вертолетов, мотодельтопланов, радиоуправляемых авиамodelей) или комбинации нескольких (ЗМУ, прогоны, визуальный учет на подкормочных и контрольных площадках, учет с помощью фотоловушек, и др.). Определение «предшествующей» численности на основе многолетней статистики добычи, широко распространенное в западноевропейских странах, в России практически непригодно из-за чрезмерного объема браконьерской добычи.

В последние десятилетия учет копытных и других охотничьих животных во многих регионах России, к сожалению, стал, судя по многочисленным публикациям и личным сообщениям охотоведов-практиков, профанацией, что в значительной мере препятствует разумному управлению их ресурсами. В связи с этим желательно провести широкую практическую апробацию перспективной альтернативной методики учета и квотирования добычи охотничьих животных, предложенной В.М. Глушковым (2013).

Определение оптимальной и промысловой численности

Оптимальная численность. Критериев и оценок оптимальности, как и трактовок термина «оптимальная численность» («оптимальная плотность»), множество (Юргенсон, 1959, 1968; Данилов и др., 1966; Кузякин, 1989, 2014; Перовский, 2003; Гапонов, 2006; Данилкин, 2006, 2009; Давыдов, Рожков, 2009; Машкин, 2012а,б; Мельников, 2013; и др.), и нет смысла приводить и обсуждать их здесь. Замечу лишь, что отсутствие унифицированной терминологии – одна из основных проблем охотоведения и источник многочисленных дискуссий. Тем не менее, несмотря на разногласия, большинство охотоведов, судя по публикациям и опросам, в отношении диких копытных приходят к следующему.

Для каждой популяции «существует» своя *оптимальная* (наиболее благоприятная, соответствующая чему-либо) численность, зависящая от многих экологических

факторов, среди которых ведущее место занимает пища. При низкой плотности населения кормовые ресурсы недоиспользуются и продуктивность группировки будет ниже возможной, а при чрезмерной запасы корма быстро истощаются, что ведет к голоданию особей, падежу, снижению плодовитости, массовой эмиграции и усилению ущерба лесному и сельскому хозяйствам. Баланс между численностью животных и потребляемыми ими кормовыми ресурсами – это и есть некий «оптимальный» уровень, соответствующий емкости угодий. Однако в связи с возможным ущербом численность копытных животных в охотничьих угодьях должна соответствовать интересам не только охотничьего, но и лесного и сельского хозяйств. Отсюда выводится понятие *хозяйственно-целесообразной* (или *хозяйственно-допустимой*) плотности их населения, при которой вред для лесного и сельского хозяйств не должен превышать допустимых размеров или же может быть надежно предотвращен с помощью имеющихся средств. На практике эти понятия обычно *эквивалентны оптимальной плотности* (Юргенсон, 1959, 1966, 1968; Давыдов, Рожков, 2009). Оптимальность, как видим, в значительной мере определяется не только экологическими факторами, но и хозяйственными потребностями и возможностями.

Под оптимальной численностью (плотностью населения) копытных в охотничьем хозяйстве, следовательно, понимают такой ее уровень, *соответствующий емкости угодий*, при котором биологическая продуктивность популяций максимальна, нет признаков деградации животных, а вред лесному и сельскому хозяйствам не превышает допустимых пределов. Но как, каким методом определить (вычислить) этот *условный* оптимальный уровень?

Некоторые известные российские охотоведы, ссылаясь на Уатта (1971), считают, что многолетняя средняя численность природной популяции теоретически примерно соответствует ее оптимальной численности, и этот тезис приводят в качестве доказательства необходимости интенсивной эксплуатации (увеличения норм добычи) нынешнего населения копытных. С таким мнением можно было бы согласиться для природных экосистем с минимальным антропогенным вмешательством или в случаях, когда человек умело ведет охотничье хозяйство, долгое время поддерживая численность зверей на высоком хозяйственно-целесообразном уровне, как, например, в Западной Европе или в США. Однако в России охотничий и хищнический пресс на популяции копытных таков, что некоторые виды или истреблены совсем, или *депрессивны многие десятилетия*. Поэтому принимать мизерные цифры их многолетней средней численности за оптимальные, по меньшей мере, глупо, и эта ошибка очень дорого обходится животному миру и охотничьему хозяйству.

Другие охотоведы, видимо понимая это, пытаются определить оптимальную численность копытных на основе бонитировки и исходя из кормовой емкости охотничьих угодий, следуя известному «правилу минимума», впервые примененному в экологии А.Ф. Миддендорфом. К примеру, если запас летних кормов для косуль допускает обитание 100 голов на 1000 га, а запас зимних кормов – только 10, то естественная емкость угодий, по этому правилу, будет определяться фактором среды, имеющимся в минимуме, т.е. равняться 10 особям.

На этой основе российские специалисты разработали шкалы оптимальной численности копытных на 1000 га лесных охотничьих угодий (табл. 50). По ним в средних по качеству угодьях 2–4-го бонитетов, что типично для многих районов России, возможно обитание 3–8 лосей, 5–16 благородных оленей, 20–65 косуль и 4–12 кабанов. Эти цифры в несколько раз выше имеющейся ныне плотности населения копытных в охотничьих угодьях, и их пытаются оспаривать некоторые охотоведы-теорети-

Таблица 50. Шкалы оптимальной численности копытных на 1000 га лесных охотничьих угодий*

Вид	Бонитет				
	I	II	III	IV	V
Лось	<u>Более 10</u>	<u>10–6</u>	<u>6–4</u>	<u>4–2</u>	<u>Менее 2</u>
	13	8	5	3	1
Благородный олень	<u>Более 20</u>	<u>20–12</u>	<u>12–8</u>	<u>8–2</u>	<u>Менее 2</u>
	30	16	10	5	1
Европейская косуля	<u>Более 80</u>	<u>80–50</u>	<u>50–30</u>	<u>30–10</u>	<u>Менее 10</u>
	100	65	40	20	5
Кабан	<u>Более 15</u>	<u>15–10</u>	<u>10–6</u>	<u>6–2</u>	<u>Менее 2</u>
	20	12	8	4	1

* По: Основы охотоустройства. М., 1966; Рекомендации по комплексному ведению лесного и охотничьего хозяйства специализированными лесхозами Федерального органа управления лесным хозяйством России. М., 1997; Рекомендации по определению оптимальной численности копытных (дендрофагов) в лесном фонде Российской Федерации. М., 2001. В числителе – максимальные и минимальные значения, в знаменателе – средний показатель оптимальной численности.

ки и охотничьи чиновники, не лучшим образом управляющие ресурсами.

Метод определения оптимальной численности дендрофагов исходя из кормовой емкости угодий, как известно, сложен, трудоемок, субъективен и неточен. Большая часть животных находит пищу не только в лесу, но и в открытых биотопах: на полях, лугах, в степи. Поэтому важен выбор принципа расчета. Расчет плотности населения на *пригодную* для обитания вида территорию будет гораздо точнее, нежели на общую площадь охотничьих угодий. Для лося, благородного и пятнистого оленей его целесообразнее вести на 1000 га лесных угодий, а для европейской и сибирской косуль – на лесные и полевые угодья (за вычетом площади пашен). В Белоруссии, например, емкость лесных угодий для европейской косули, рассчитанная по запасам корма, – около 150 тыс. особей, в совокупности с агроценозами – не менее 250 тыс. (Тышкевич, 2001). В интенсивном охотничьем хозяйстве и такой подход недостаточен, поскольку хозяйство может и должно искусственно увеличить кормовую емкость угодий, если необходимо увеличить население копытных. Соответственно, оптимальную их численность следует рассчитывать с *учетом объема заготовленных на зиму кормов*.

Однако запасы пищи – не единственный и даже не основной лимитирующий фактор среды для копытных. В России массовая их гибель обычно происходит не от недостатка естественного корма, а из-за его недоступности (за исключением лося) в многоснежные и гололедные зимы. Лимитирующими факторами могут быть также крупные хищники, антропогенное влияние, конкуренты, защитные условия, а чаще всего определяющим является их *совокупное* воздействие (Данилкин, 2009). Следовательно, необходимо оценивать не только кормовую емкость, но и *емкость среды обитания* – «совокупность биотических и абиотических условий, обеспечивающих благополучное существование популяций животных в процессе реализации их жизненного цикла» (Машкин, 2012а). Однако «охотоведение пока не располагает объективными цифровыми данными по влиянию отдельных «факторов» и факторов среды и их совокупностей на условия обитания животных» (Кузякин, 2014).

Поскольку емкость угодий (или среды обитания) существенно меняется во времени, то и оптимальная численность не может быть неизменной. Из этого следует, что расчет емкости угодий нужно проводить регулярно, или, учитывая его трудоемкость,

сложность и неточность, вообще *отказаться* от него. Для практических целей вполне достаточно определить примерный уровень оптимальной численности на основе *опыта* с учетом тенденций продуктивности и динамики группировок и состояния среды обитания. Важнейшие ориентиры экспертной оценки – имеющаяся плотность населения животных на особо охраняемых природных территориях и в лучших охотничьих хозяйствах региона, а также известная плотность, при которой снижаются репродуктивные способности и качество популяций, а ущерб лесу и сельскому хозяйству становится ощутимым или нетерпимым.

Разумеется, из-за разнокачественности среды обитания и разных хозяйственных целей уровни оптимальной численности *не могут быть одинаковыми* в разных странах, регионах и охотничьих хозяйствах. Тем не менее порядок рекомендуемых величин все же сходен.

Для косуль в обычные годы дефицит кормов очевиден лишь при очень высокой их численности. В Литве при плотности их населения 150–350 особей на 1000 га наблюдалась полная деградация зимних пастбищ в лиственных лесах с примесью ели. В смешанных елово-лиственных лесах и сосновых лесах с примесью лиственных пород переиспользование пастбищ происходит при плотности в 60–80 голов (Падайга, 1965, 1971). Вредоносная деятельность этих копытных в лесу ощутима при плотности, превышающей 60–70 (заметна при плотности более 10) особей, но при обильной зимней подкормке ущерб обычно незначителен. Потравы сельскохозяйственных культур ничтожны или терпимы повсеместно. Плодовитость косуль при плотности 50–200 экземпляров на 1000 га пригодной площади остается высокой, трофейное качество при зимней подкормке зверей, как показали наши эксперименты в вольерах и в естественных условиях в Курганской области, не ухудшается.

В Германии оптимальной считается плотность населения европейской косули от 40 (VI бонитет) до 120 особей на 1000 га (Stubbe, Passarge, 1979), на Украине – от 10 до 70 (Рудышин и др., 1979). В Белоруссии, где условия обитания косуль далеко не лучшие, этот показатель, рассчитанный по запасам корма, составляет в лесхозах 30–60, а рекомендуемая оптимальная плотность – 40–50 голов на 1000 га пригодных угодий (Тышкевич, 2001). В России в лесных охотничьих угодьях 1–4-го бонитета оптимальная плотность от 20 до 100 экземпляров (табл. 50). Средний показатель емкости для 1–4-го бонитета угодий М.С. Шевнина (2012а) оценивает, *иным методом*, в 20–80 особей на 1000 га. Допустимая плотность европейской косули в лесостепных заповедниках (при совместном обитании с лосем и кабаном) – 60–70 голов на 1000 га лесопокрытой площади (Гусев, 1989). В «Методических указаниях по проведению регуляционных мероприятий в республиканских заказниках Главохоты РСФСР» (1984) рекомендовано поддерживать плотность населения этого вида на уровне 30 особей. В Восточной Сибири, по кормовым расчетам М.Н. Смирнова (1978), для большинства биотопов оптимальна плотность 10–20 (примерно такие же цифры для *неорганизованного* хозяйства Сибири дает М.А. Лавов, 1976), допустима 25–30, а в *спортивных охотничьих хозяйствах при подкормке и отсутствии или минимуме хищников* – до 50 голов. В Приморском крае плотность в 40–50 экземпляров близка к оптимальной, а в 60–70 – становится ущербной для леса (Коньков, 2005а,б). «Региональную» плотность менее 10 особей на 1000 га следует считать, по образному выражению В.В. Гапонова (2006), «экологической аномалией», следствием неумелого управления охотничьими чиновниками ресурсами косуль.

Во многих европейских странах (табл. 37 и 48), российских заповедниках, заказниках и лучших охотничьих хозяйствах (табл. 43) имеющаяся плотность населе-

ния косуль составляет 30–100 особей на 1000 га, что на один-два порядка выше нынешнего среднего уровня в наших охотничьих угодьях (табл. 42). В многоснежной Курганской области средняя плотность достигла 25, а в передовых охотничьих хозяйствах уже два десятилетия поддерживается на уровне 50–100 особей, хотя по охотустроительным расчетам кормовой емкости эти показатели должны быть ниже на порядок.

Исходя из рекомендаций специалистов по копытным, практического опыта, продуктивности и состояния популяций и возможного ущерба лесу, ориентировочная оптимальная плотность населения европейской и сибирской косуль в *организованном* охотничьем хозяйстве России, следовательно, лежит в диапазоне от 20–30 до 100 особей на 1000 га охотничьих угодий, а по моему многолетнему опыту – в пределах 50–100 особей на 1000 га *пригодных* угодий. В «бесхозных» охотничьих угодьях, конечно же, эти показатели недостижимы. Однако даже по расчетам естественной емкости угодий (среды обитания) средняя плотность не должна быть ниже 10 особей на 1000 га пригодных угодий.

Оптимальную численность (плотность) некоторые охотоведы почему-то считают *максимальной*, что ошибочно даже по определению. Обычно же специалисты по копытным рассматривают максимальную численность как *предельно допустимую*, граничащую с перенасыщением, при которой кормовые ресурсы на пределе истощения, а продуктивность и качество популяции начинает снижаться, что ближе к истине. В Западной Европе, например, во многих частных охотничьих хозяйствах при обильной подкормке и защите лесонасаждений плотность населения европейской косули достигает нескольких сотен особей на 1000 га, что, однако, уже негативно отражается на продуктивности и качестве группировок, в которых довольно много малорослых особей и самцов с небольшими или уродливыми рогами. По этой причине в ряде стран максимальные уровни плотности населения копытных ограничены законодательно, а превышение их карается штрафными санкциями. В России тоже были введены такие ограничения. По приказу Минприроды № 138 от 30 апреля 2010 г. (Приложение 2) нормативная максимальная численность лося – 18, благородного оленя – 40, европейской косули – 100, сибирской – 80 особей на 1000 га охотничьих угодий. Сравните эти показатели с имеющейся ныне средней плотностью населения!

Промысловая численность. Помимо определения оптимальной численности, существует другая немаловажная проблема – определение уровня, при котором следует прекращать охоту при снижении поголовья, или, напротив, разрешать эксплуатацию ресурсов при росте популяции. Этот уровень обычно называют *промысловым*. В наиболее известной охотоведам книге «Основы охотустройства» под редакцией Д.Н. Данилова (1966), например, резонно рекомендуется прекращать промысел лося, когда плотность его населения снижается до 2, а зайцев – до 20 голов на 1000 га (стр. 135).

Косули, на мой взгляд, нуждаются в жесткой охране до достижения уровня плотности их населения, близкого к 10 особям на 1000 га *пригодных* угодий. В конкретном охотничьем хозяйстве умеренное хозяйственное использование их ресурсов целесообразно лишь при плотности более 20 особей.

Уровни промысловой численности, как и оптимальной, разумеется, *не могут быть одинаковыми* для разных видов животных, в разных регионах и охотничьих хозяйствах в силу разнокачественности угодий, изменчивости среды обитания и разных хозяйственных задач.

Но это – теория, а как осуществляется оптимизация управления ресурсами косуль, планирование и нормирование добычи в частности, на практике?

Планирование и нормирование добычи

Казалось бы, что в последние полвека при ежегодном легальном изъятии 2–6% учетного населения косуль состояние их ресурсов в России нормой добычи не регулируется (Глушков и др., 2008). Однако лицензионный отстрел, как показано выше, весьма избирательный. Он оказывает существенное влияние не только на численность, но и на структуру группировок, и поэтому значительно более ущербный для популяций, чем принято считать. К объему ежегодной легальной добычи следует также добавлять около 30–40% потерь подранков и искалеченных животных, а также десятки тысяч погибших сеголетков-сирот (примерно 150% от числа добытых самок старше года). В конечном счете потери популяций от легальной охоты минимум в 2 раза выше официально регистрируемых. А есть еще и нелегальный отстрел, превышающий легальный в несколько раз, значительные потери от хищников и в многоснежные зимы, и др. При таких масштабных факторах смертности даже при минимальном легальном изъятии в 2–6% население косуль, как и других копытных, не раз сокращалось, а в целом его рост в XX и начале XXI вв. был мизерным (Данилкин, 2009а).

Вне всякого сомнения, и численность, и добыча косуль и других копытных были бы гораздо выше, если бы не были приняты антиэкологические по сути инструкции, нормирующие и регулирующие охоту на этих зверей, особенно по возрасту.

История нормирования. До конца XIX в. планирования и нормирования добычи косуль, в отличие от лося, в России, видимо, не было. Позднее действовали гласные и негласные запреты на добычу самок и сеголетков копытных, истоки которых можно найти в законе об охоте 1892 г. (Данилкин, 1999).

В XX в. планирование использования ресурсов копытных велось от достигнутой численности по региону (области, краю, республике). Любая численность (10000, 1000 или 100 особей) считалась промысловой, и зверей добывали, даже если плотность их населения была на один-два порядка ниже оптимального уровня. Исключением стали лишь «Временные нормативы плотности населения основных охотничье-промысловых видов диких копытных животных» (М., 1988). По ним плотность населения косуль в большинстве регионов считалась хозяйственно-целесообразной с уровня не менее 10–20 особей на 1000 га охотничьих угодий, причем в сноске подчеркивалось, что *«использование ресурсов возможно только в тех хозяйствах, где плотность животных на 1000 га составляет не менее 10–20 голов»*. Эта, в целом неплохая, ведомственная нормативная установка, разработанная ЦНИЛ Главохоты РСФСР с учетом некоторых моих рекомендаций (программа «Косуля», 1986; письмо Института эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова РАН № 2-21 от 04.03.86 г. в Главохоту РСФСР), в условиях начавшейся в 90-е годы охотхозяйственной дезорганизации, к сожалению, исполнялась лишь в нескольких регионах, включая Зауралье, где численность косуль увеличивалась даже в этот разрушительный период (рис. 61).

Инструкцией «О порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР» (1971 г.) плановый отстрел оленьих разрешался в размере 10% от численности, независимо от пола и возраста, с учетом сохранения естественно сложившегося половозрастного соотношения популяции, при этом рекомендовано воздерживаться от отстрела самок с сеголетками. Однако это замечательное положение повсеместно не выполнялось по сугубо материальной причине – охотники и охотничьи организации были заинтересованы в отстреле наиболее крупных взрослых особей, дающих больше мяса. Но при этом ежегодно массово гибли сеголетки-сироты, оставшиеся без матерей, убитых охотниками.

По аналогичной инструкции Главохоты РСФСР 1984 г. норма добычи косуль осталась прежней (до 10% от послепромысловой численности с учетом хозяйственного прироста стада), самцов во время гона – не более 5% от общего объема добычи в осенне-зимнем сезоне охоты. Доля добычи сеголетков косуль, в отличие от остальных оленьих и кабана, не была установлена, что неизбежно приводило к реализации лицензий только на отстрел взрослых особей и к масштабным потерям молодых зверей.

Казалось, что проблему необходимости уменьшения добычи взрослых животных (сохранения репродуктивного ядра популяций) за счет увеличения добычи сеголетков копытных можно было решить введением лицензий, дифференцированных по стоимости в зависимости от возраста животных (Распоряжение Правительства РФ от 19.06.94 г. N 939-р). Тем не менее этот нормативный акт не позволил увеличить отстрел сеголетков косуль из-за отсутствия норм их добычи в действующей инструкции Главохоты РСФСР 1984 г. В связи с этим, по нашей просьбе, 06.08.1996 г. Охотдепартамент РФ издал приказ № 26, в котором полномочия установления лимитов добычи молодняка косуль адресовал субъектам Российской Федерации. Однако уполномоченные органы субъектов приказ своего ведомства откровенно игнорировали (Данилкин, 1995, 1996б,в, 2006, 2011б; Останин, 1996).

Аргумент ученых о том, что в России при ежегодной добыче десятков тысяч взрослых самок копытных гибнут сотни тысяч сеголетков-сирот чиновниками не воспринимается. Почему? Ключевым в этой проблеме был и остается денежный интерес: федеральный и региональные охотдепартаменты заинтересованы в реализации более дорогих лицензий на отстрел взрослых особей, и им, естественно, невыгодно увеличивать лимит добычи сеголетков и выдавать (продавать) дешевые лицензии (разрешения) на добычу сеголетков. Им нужна сиюминутная выгода, чтобы показать Правительству РФ и губернаторам, что и они могут «зарабатывать» деньги. Ущерб же государству от таких охотничьих «бизнесменов» исчисляется, по самым скромным подсчетам, миллиардами рублей.

Проблему преимущественной добычи сеголетков копытных удалось сдвинуть с мертвой точки лишь после проведения первой федеральной экологической экспертизы лимитов добычи охотничьих животных (2005 г.), рекомендовавшей дифференциацию отстрела копытных по возрасту. В охотничий сезон 2005/06 гг. доля сеголетков лося, косуль (табл. 49) и кабана в общем объеме добычи копытных в России увеличилась, соответственно, с 15 до 43, с 21 до 74 и с 43 до 80%, что позволило сохранить репродуктивное поголовье и в дальнейшем увеличить ресурсы копытных (Данилкин, 2009а). Однако вскоре экологическая экспертиза лимитов добычи охотничьих животных была отменена, и чиновники Охотдепартамента Министерства сельского хозяйства РФ, возглавляемого В.В. Мельниковым, вернулись к привычным для них методам «управления» ресурсами копытных.

Позднее свою нормативную лепту внесло Министерство природных ресурсов и экологии РФ. По приказу МПР № 138 от 30 апреля 2010 г. (Приложения 1 и 2) изъятие ресурсов косуль и других видов оленьих допускалось при плотности их населения до 2 особей на 1000 га пригодных угодий, а *минимальная* их численность в отдельном охотничьем хозяйстве, при которой возможно определение квот добычи (т.е. промысловая численность), устанавливалась по специальной формуле в размере 33 особей. Нормативы допустимого изъятия чиновники с *одинаковым* шагом «привязали» к плотности населения, невзирая на *разную* плодовитость и выживаемость видов. Норма добычи сеголетков была ограничена 20%, а норма добычи взрослых самцов во время

гона увеличена в 5 раз – до 25% от квоты. Для других копытных, включая сайгу, популяция которой находится на грани уничтожения, показатели плотности не установлены, но норматив допустимого изъятия обозначен четко – от 3% и выше (табл. 51).

Этот приказ, как и следовало ожидать, был подвергнут жесткой критике и быстро изменен. Чиновники увеличили норму добычи сеголетков косуль до 50% (что недостаточно), кабана – до 80% от квоты и «улучшили» нормативы допустимого изъятия (приказ МПР от 20 декабря 2010 г. № 554 – табл. 52). Изъятие ресурсов большинства видов оленьих стало нормативным при плотности их населения ... до 1 особи на 1000 га пригодных угодий, или, фактически, при любой численности. Для наглядности пред-

Таблица 51. Нормативы допустимого изъятия ресурсов диких копытных по приказу Минприроды России № 138 (Приложение 1), 2010 г.

Наименование охотничьего ресурса	Показатель численности (особей) на 1000 га охотничьих угодий, пригодных для обитания данного вида	Показатели норматива допустимого изъятия, % от численности животных на 1 апреля текущего года по данным государственного мониторинга охотничьих ресурсов и среды их обитания*
	до 2	от 3 до 5
	от 2 до 4	от 5 до 7
Лось, благородный олень (европейский, кавказский, марал, изюбрь), лань, пятнистый олень, косули европейская и сибирская	от 4 до 6	от 7 до 8
	от 6 до 10	от 8 до 10
	от 10 до 15	от 10 до 12
	от 15 до 20	от 12 до 14
	более 20	от 14 до 18
Дикий северный олень	Не устанавливается	от 3 до 18
	до 4	от 3 до 30
Кабан	от 4 до 8	от 30 до 40
	от 8 до 16	от 40 до 50
	более 16	от 50 до 80
Кабарга, туры, муфлон, серна, сибирский горный козел, снежный баран, сайгак, овцебык, гибриды зубра с бизоном и домашним скотом	Не устанавливается	от 3 до 5

*Норматив допустимого изъятия копытных животных в возрасте до 1 года, без разделения по половому признаку, для лося, благородного и пятнистого оленей, лани, европейской и сибирской косуль – до 20%, для кабана – от 40% до 60% от квоты. Норматив допустимого изъятия взрослых самцов этих видов оленьих во время гона, с неокостеневшими рогами (самцов марала, изюбря, пятнистого оленя, дикого северного оленя) – не более 25% от квоты.

Таблица 52. Нормативы допустимого изъятия ресурсов диких копытных по приказу Минприроды России № 554, 2010 г.

Наименование охотничьего ресурса	Показатели численности (особей) на 1000 га охотничьих угодий, пригодных для обитания данного вида	Нормативы допустимого изъятия, % от численности животных на 1 апреля текущего года по данным государственного мониторинга охотничьих ресурсов и среды их обитания*
	до 1	3
Лось, благородный олень (европейский, кавказский, марал, изюбрь), пятнистый олень, косули европейская и сибирская	от 1 до 2	5
	от 2 до 4	7
	от 4 до 6	8
	от 6 до 8	10
	от 8 до 10	12
	от 10 до 12	15
	от 12 и более	18
Кабан	Не устанавливается	от 3 до 80
Дикий северный олень	Не устанавливается	от 3 до 18
Кабарга, туры, муфлон, серна, сибирский горный козел, снежный баран, сайгак, овцебык, гибриды зубра с бизоном и домашним скотом, лань	Не устанавливается	от 3 до 5

*Норматив допустимого изъятия копытных животных в возрасте до 1 года, без разделения по половому признаку, для лося, благородного и пятнистого оленей, лани – до 20%, кабана – от 40% до 80%, европейской и сибирской косуль – до 50% от квоты. Норматив допустимого изъятия взрослых самцов для лося, благородного и пятнистого оленей, лани, европейской и сибирской косуль во время гона, с неокостеневшими рогами (самцов марала, изюбря, пятнистого оленя, дикого северного оленя) – не более 25% от квоты.

ставим, что в вольер площадью 1000 га выпустили одну косулю или одного оленя с целью их разведения, и сразу же ... убили по действующему нормативу.

Федеральные охотничьи чиновники «забыли» о необходимости определения не только оптимальной, но и промысловой численности. Сравним: добыча копытных в Белоруссии *не планируется*, если плотность населения лося, благородного оленя и кабана менее 3, а косули европейской – *менее 5 особей* на 1000 га *охотничьих угодий* (при пересчете на пригодные для данных видов угодья цифры будут выше).

При плотности населения оленей более 20 (приказ № 138) и от 12 и более (приказ № 554) особей на 1000 га пригодных угодий установлен *предел изъятия* – 18%, что тоже абсурдно.

Все это никак не увязывается ни с теорией, ни с рекомендациями ученых ВНИИ-ОЗ и «Центрохотконтроля» Охотдепартамента РФ (Давыдов, Рожков, 2009), ни со здравым управленческим смыслом. В любом случае эти, мягко говоря, нелогичные, непродуманные, непросчитанные нормы, обязательные для исполнения в регионах, привели к сокращению уровня воспроизводства копытных, что негативно отразилось на темпах роста их численности.

Фактически в России долгое время шла и до сих пор осуществляется эксплуатация *депрессивных* популяций копытных, причем из них нормативно изымают преиму-

ществено взрослых особей, т.е. легально уничтожают репродуктивное ядро (и, судя по некоторым учебным пособиям, этому учат студентов-охотоведов и биологов!). Отсюда, во многом, и печальный ресурсный и охотничий результат!

В связи с этим, видимо, целесообразно еще раз более детально рассмотреть *иные* принципы нормирования добычи.

Принципы нормирования. Слабое опромышление снижает рентабельность охотничьего хозяйства и может привести к нежелательному увеличению населения дичи. Чрезмерная эксплуатация ведет к уменьшению численности, продуктивности, негативным изменениям половой, возрастной и генетической структуры группировок и, в конечном счете, к их биологической деградации. Целенаправленным воздействием на половой и возрастной состав можно существенно увеличивать или уменьшать биологическую продуктивность популяций.

Как показывают наши расчеты и практика успешных охотничьих хозяйств, «пороговое» нормирование (запрет охоты до достижения промысловой плотности насе-

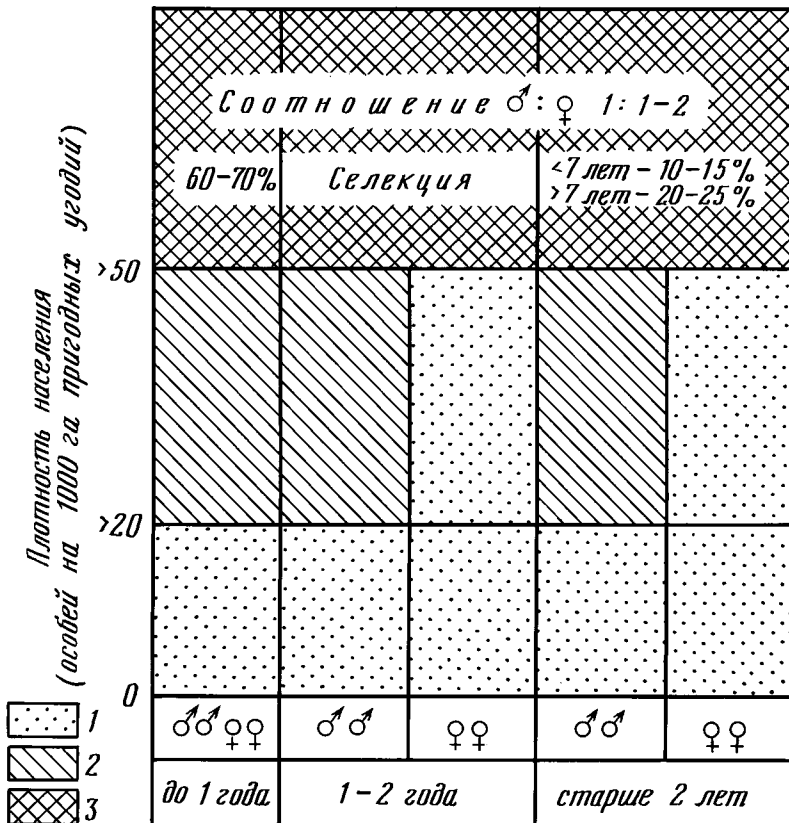


Рис. 63. Принципы «порогового» нормирования добычи европейской и сибирской косуль в зависимости от уровня плотности их населения в конкретном охотничьем хозяйстве. 1 – запрет промысла; 2 – выборочный отстрел; 3 – регулирование численности (% – доля особей, планируемых к отстрелу от общего объема добычи).

ления, минимальное выборочное изъятие до достижения оптимальной численности и существенное увеличение норм добычи по ее достижении), экономически значительно выгоднее постепенного увеличения норм добычи в зависимости от растущей численности, поскольку в последнем случае быстрый рост поголовья копытных невозможен.

Соответственно, до достижения промыслового уровня плотности (примерно 20 особей на 1000 га *пригодных* угодий в конкретном охотничьем хозяйстве) охоту на косуль, включая всевозможные лазейки, нужно закрывать. Очень умеренная (1–5% от «учетной» численности по нарастающей в зависимости от плотности) выборочная добыча возможна, если плотность населения достигла промыслового уровня (рис. 63). При этом доля сеголетков в объеме добычи должна составлять *не менее* 80–90%.

Обычно эти цифры вызывают недоумение – если применять такие рекомендации на практике, то можно уничтожить весь молодняк! Редко до кого из руководящих охотничьих чиновников с первого раза доходит основное условие – общий объем добычи косуль при низкой плотности населения ограничен 1–5% от «учетной» численности. Следовательно, при осенней доле сеголетков в популяции почти в 50% из них изымут лишь незначительную часть (менее 10%), а оставшегося молодняка сверхдостаточно для покрытия убыли взрослых особей.

Почему нужно отстреливать преимущественно сеголетков? Выше приведены примеры массовой гибели сеголетков косуль (десятки тысяч особей) в многоснежные и гололедные зимы. Добывая их, мы сокращаем зимнюю смертность и, кроме того, сохраняем продуктивных взрослых животных, которые могут быть отстрелены по выделенной квоте. При этом мы несколько проигрываем в объеме получаемой мясной продукции, но зато многократно выигрываем в сохранности зверей, плодовитости и темпах роста численности.

В идеале возможный воспроизводственный потенциал самки-сеголетка косули, которая станет беременной лишь на втором году жизни и родит на третьем году лишь одного теленка, – 142 потомка за 10 лет, а взрослой самки, которая приносит каждый год в среднем два косуленка, – 232 особи. Разница в воспроизводстве за один и тот же срок – 90 особей. Возможные потери (или выигрыш в случае сохранения взрослых самок) охотничьего хозяйства только на этом при численности самок в 1000 голов составят 90000, при численности в 100000 – 9000000 особей!

Но и это не все. Добыв взрослую самку косули, лося или оленя, охотник уничтожает также 1–2 эмбриона (будущих телят) и 1–2 сеголетков, которые без матерей в суровых условиях России чаще не выживают (если и выживут, то будут малорослыми и дадут слабое потомство), а всего одним выстрелом – 3–5 особей. При расчете потенциальных потерь с учетом воспроизводства потомков самки за период ее жизни эти цифры увеличиваются на порядки.

Ежегодный массовый отстрел взрослых особей приводит не только к заметному сокращению репродуктивного ядра группировок и снижению темпа воспроизводства, но и к уменьшению числа оседлых зверей и увеличению числа мигрантов (молодых животных). Соответственно подвижность зверей увеличивается, а управление популяциями затрудняется.

Для охотоведов, планирующих к отстрелу преимущественно взрослых особей и плохо осознающих пагубность своей деятельности для животного мира, приведу наглядный пример из крестьянской практики, выработанной веками. Крестьянин сохраняет свою корову до ее старости, и каждый год, помимо молока, получает от нее одного или двух телят, которых забивает на мясо. А если же он по каким-то причинам

лишится коровы, то от ее оставшегося в живых теленка он не получит ни молока, ни приплода еще два года.

Аргументы моих оппонентов тоже весьма интересны и убедительны. Охотоведы В.К. и В.В. Мельниковы (2008), заинтересованные в увеличении квот на отстрел взрослых животных для своего «трофейного» бизнеса, подсчитали, что увеличение доли отстрела сеголетков косуль с 40% до 80% в общем объеме добычи приводит к увеличению темпов роста численности всего лишь на 5% в год. «Стоило ли из-за этого огород городить. ... Уничтожить одного волка – равносильно тому, что поймать почти 20 браконьеров или увеличить квоту отстрела сеголетков с 50 до 80% при исходной численности ее в 1000 особей. Такова, к сожалению, вся эффективность рекомендаций Данилкина» (стр. 42).

«Огород городить», однако, стоит даже из-за 1%, а из-за 5% – тем более. Подсчитаем. В России сейчас более 900 тыс. косуль. Если при исходной численности в 1000 особей условно уничтожен 1 волк или «пойманы» 20 браконьеров, то при 900000 косуль – *900 волков или 18000 браконьеров ежегодно*. А если учесть, что по моим рекомендациям после федеральной экологической экспертизы лимитов добычи охотничьих животных 2005/06 гг. доля сеголетков косуль в объеме добычи в реалии выросла не с 50 до 80% (на 30%), а с 21 до 74% (на 53%), то темпы роста популяций будут значительно выше расчетных и, следовательно, приводимые здесь цифры будут еще большими (Данилкин, 2009а,б).

Как видим, эффективность рекомендаций, даже по расчетам оппонентов, весьма внушительная. Теперь подсчитайте, какой ущерб популяциям копытных и охотничьему хозяйству нанесли и продолжают причинять «мельниковы», запрещая или нормативно ограничивая добычу сеголетков и нещадно эксплуатируя депрессивные популяции (табл. 51 и 52). И что поразительно, большинство охотоведов бездумно и безропотно исполняют такого рода приказы федеральных и региональных охотничьих чиновников.

Нормативного ограничения добычи сеголетков копытных, косуль в частности, быть не должно! Целенаправленный выборочный отстрел косуль в зависимости от их пола и возраста абсолютно реален (табл. 49) и уже давно осуществляется во многих хороших организованных охотничьих хозяйствах (Данилкин, 2006, 2009а,б, 2011б).

По достижении группировками оптимальной плотности населения, добычу косуль *увеличивают* до уровней, позволяющих поддерживать численность в относительно стабильном состоянии длительное время. Обычно они заметно ниже уровня воспроизводства вида, поскольку в любом случае имеет место естественная смертность. Долю сеголетков в добыче при этом нужно уменьшать за счет увеличения отстрела взрослых животных, т.е. уровень их изъятия должен быть *лабильным* в зависимости от изменения уровня плотности населения.

Собственно *регуляционные* мероприятия, основной задачей которых является приведение численности животных в соответствие с имеющимися кормовыми запасами, обычно необходимы, если их плотность становится выше 50 особей на 1000 га пригодных угодий (рис. 63).

Разумеется, приводимые выше (рис. 63) цифры плотности населения косуль сугубо *ориентировочные* (концептуальные), чего, к сожалению, не понимают некоторые охотоведы. На практике они могут быть выше или ниже в зависимости от качества (емкости) угодий и охотхозяйственных задач. Обращаю также внимание охотоведов на то, что в предлагаемых мной принципах порогового нормирования добычи косуль плотность их населения рассчитана на 1000 га *пригодных*, а не охотничьих

угодий (что не одно и то же), и не для регионов, а для *конкретных* охотничьих хозяйств. При пересчете на 1000 га охотничьих угодий рекомендуемые цифры плотности будут существенно меньшими.

При предельно высокой плотности населения западноевропейские специалисты рекомендуют изымать из популяции около 30–50% весенней численности (40–70% сеголетков, 10–15% годовалых особей, 25–35% взрослых самцов, 15–30% самок от общего объема добычи). В нашем охотничьем хозяйстве необходима существенная корректировка этих норм с учетом больших потерь в многоснежье, от браконьеров и крупных хищников: при значительно меньшем объеме добычи предпочтительнее максимальное изъятие из популяции именно сеголетков.

Очень важно правильно нормировать и регулировать добычу взрослых самцов, особенно во время гона. Практически у всех видов диких копытных соотношение полов при рождении близко 1:1, но затем происходит существенный сдвиг в сторону увеличения числа самок, что связано с повышенной естественной смертностью более подвижных, драчливых и менее осторожных самцов от травм, хищников и в результате трофейной охоты на них. Особенно велика половая диспропорция после суровых зим, более губительных для самцов. И поэтому после многоснежных зим доля изъятия взрослых самцов из популяции должна быть минимальной.

Косули в период размножения – сугубо территориальные животные. В отличие от многих видов оленей – стадных во время гона, соотношение полов в их популяциях нужно поддерживать быть близким 1:1–2. Нормативное увеличение добычи взрослых (трофейных) самцов до и во время гона (до 25% от квоты) при *массовой* их добыче в осенне-зимний период – большая *ошибка* охотничьих чиновников Минприроды России, которая со временем неизбежно приведет к биологической деградации популяций.

Промысел мигрирующих популяций косуль целесообразнее планировать исходя из общей численности, ежегодно определяя квоты добычи для каждого конкретного охотничьего хозяйства на пути миграции и в местах зимовок. Разумеется, и в мигрирующих группировках должен быть дифференцированный по полу и возрасту отстрел зверей, преимущественно молодняка, при максимально щадящем режиме для половозрелых самок. М.Н. Смирнов (1990а, 1993, 1994, 2000б), например, рекомендует для копытных Южной Сибири охотничье воздействие, приближающееся по структуре к средним видовым показателям естественного отхода: для косули в частности процентное соотношение отстреливаемых самцов, самок и сеголетков – 25–30 : 25–30 : 40–50. По моему мнению, доля добычи сеголетков и в этом случае должна быть существенно большей.

В принципе при наличии разнообразных сведений о конкретной группировке можно построить имитационные математические модели управления ею, включающие и экологические, и экономические критерии, т.е. смоделировать «оптимальное» охотничье хозяйство.

Однако любые планы, лимиты, нормативы и модели, даже безупречно научно обоснованные, в отечественном охотничьем хозяйстве не будут «идеальными» прежде всего из-за неточности учета живых и добытых животных, или, другими словами, из-за вранья. В стремлении увеличения квот добычи при скудных ресурсах одни охотпользователи (как и охотничьи чиновники) научились показывать нужную им численность не выходя в поле на учеты, другим надо получить всего лишь одну-две «лицензии» для прикрытия, и по ним они отстреливают столько копытных, сколько захотят или смогут, а в незакрепленных угодьях учет, как правило, и вовсе не проводится.

В целом складывается впечатление, что федеральные чиновники пока не в состоянии оптимизировать управление ресурсами охотничьих видов. Ошибочное централизованное планирование и нормирование добычи негативно отражается на состоянии всего охотничьего хозяйства страны. В этой ситуации отрадной становится давняя российская традиция – неисполнение нелепых законов, планов и нормативов. Лучший результат, как показывает практика, получают те охотоведы и охотничьи хозяйства, которые идут своим курсом, следуя науке, здравому смыслу и передовому опыту.

Формирование зимнего «стада»

Прокормить сотни или тысячи косуль в конкретном охотничьем хозяйстве в течение длительного зимнего периода весьма накладно экономически и трудно физически. Следовательно, зимняя численность зверей должна быть минимально необходимой, но это поголовье должно обладать максимальным воспроизводственным потенциалом. Важно, что при одной и той же численности, но при разном половом и возрастном составе, продуктивность популяции будет разной.

В зиму нужно оставлять в основном репродуктивное ядро – взрослых беременных самок и крупных самцов-производителей. Чем больше в группировке доля средневозрастных самок, тем выше ее продуктивность. При необходимости быстрого увеличения поголовья соотношение полов должно быть 1:2 в пользу самок, при необходимости стабилизации или сокращения, а также в охотничьих хозяйствах, специализирующихся на трофейном бизнесе, – близкое 1:1.

Дифференцированный подход к формированию зимнего стада по возрасту животных диктуется и другими причинами. Бессмысленно кормить зимой всех сеголетков, значительная часть которых все равно погибнет к весне, поскольку их растущий организм требует гораздо больше энергии, чем получает с пищей. Они легко доступны для крупных хищников и, кроме того, весной большинство молодых особей в любом случае эмигрируют из района, в котором родились, и уйдут из охотничьего хозяйства.

Сроки охоты

В разных странах сроки охоты косуль не одинаковы, но в большинстве из них дифференцированы по полу и возрасту животных и сезонам года. В многочисленных западноевропейских популяциях самцов отстреливают преимущественно с мая – июня по октябрь, самок и детенышей – с сентября – октября по декабрь – январь. Отстрел самцов ведется только в те сроки, когда они *имеют рога*, т.е. исключительно в селекционных и трофейных целях (Штуббе, Данилкин, 1992).

Сроки охоты – важный инструмент управления ресурсами косуль, но позиции отечественных ученых и охотничьих чиновников в этом отношении обычно противоположны. Ученые увязывают их с плотностью населения копытных и объемом добычи, ратуют за их сокращение, особенно при низкой численности. Чем короче сроки, тем меньше воровство под прикрытием лицензий и беспокойство для зверей, которые затрачивают меньше энергии на вынужденные перемещения и не покидают свои участки обитания. Охотничьи чиновники и пользователи животным миром доводы о сокращении сроков охоты обычно встречают в «штыки», поскольку выполнить план

отстрела в короткое время сложнее. И с этим доводом трудно не согласиться – действительно невозможно или трудно добыть зверя при плотности населения менее 1 особи на 1000 га, если след встречается через 10–50 км один от другого или если копытных нет в лесу вовсе. Идеальный вариант для недальновидных чиновников и охотпользователей, но не для популяций, – почти круглогодичная охота, как было всего столетие назад.

С позиций науки, при численности (плотности населения), не достигшей промыслового уровня, охота на косуль и других копытных должна быть закрыта до устранения основных причин, вызвавших депрессию популяций. В охотничьих хозяйствах, в которых плотность достигла промыслового уровня, ее следует разрешать на короткий срок (до месяца). При плотности, близкой к оптимальной, охотничий сезон можно увеличивать до трех месяцев, а при чрезмерном поголовье – продлять за счет летних сроков. С 1 января охоту на оленях желательно закрывать на всей территории страны.

Наиболее подходящие сроки массовой добычи косуль и других копытных с целью получения мяса – октябрь – декабрь. В этот период животные наиболее упитанны, позднее их вес резко уменьшается. При раннем (октябрь и ноябрь) массовом отстреле сокращается число потребителей корма, и его больше останется особям, выжившим после сезона охоты, что в целом благоприятно скажется на качестве и продуктивности популяций, на сохранении биотопов и будет способствовать снижению вреда, наносимого лесному хозяйству. При ранних сроках охоты повышается производительность труда охотников, возможны безошибочное определение пола и возраста животных и селективный отстрел.

В реалии в середине XX в. косуль в России отстреливали, невзирая на пол и возраст, лишь в осенне-зимний период. По инструкции о порядке добычи диких копытных животных по разрешениям (лицензиям) на территории РСФСР (М., 1984) установлены предельные сроки добычи самцов и самок – с 1 октября по 15 января, самцов европейской косули во время гона – с 15 июля по 15 августа, сибирской – с 25 августа по 25 сентября.

Постановлением Правительства Российской Федерации от 10 января 2009 г. № 18 сроки «добывания» дифференцированы по регионам. Однако принцип половозрастной дифференциации при этом остался прежним: все половозрастные группы европейской косули – с 15 октября по 31 декабря, сибирской – с 1 октября – 15 ноября по 31 декабря – 15 января; взрослых самцов европейской косули – с 15 мая по 31 октября (Калининградская область), остальные регионы – с 1–15 июля по 15 августа, сибирской – с 1–25 августа по 15–30 сентября.

Сроки охоты на взрослых самцов косуль (а также на самцов других видов копытных), как видим, были существенно увеличены, и их по-прежнему разрешалось добывать и в осенне-зимний период, когда они уже сбросили рога. Охотничий пресс на них, следовательно, возрос очень существенно, что вызвало обоснованное беспокойство за судьбу пока еще качественных популяций, резкую критику и отмену правил «добывания».

По новым правилам охоты (приказ Минприроды России от 16 ноября 2010 г. № 512) добыча косуль (все половозрастные группы) разрешена с 1 октября по 31 декабря; взрослых самцов европейской – с 20 мая по 10 июня, сибирской – с 25 августа по 20 сентября. Затем сроки охоты на взрослых самцов европейской косули были значительно расширены – их разрешено добывать с 20 мая по 20 июня и с 15 июля по 15 августа (Приложение к приказу МПР РФ от 10.12.2013 г. № 581). Большая разница в

Таблица 53. Рекомендуемые сроки трофейной охоты на зрелых самцов косуль в разреженных популяциях

Вид	Сроки гона	Твердые рога у взрослых самцов		Рекомендуемые сроки трофейной охоты
		очистение	сбрасывание	
Европейская косуля	Середина июля – сентябрь	Апрель	Середина октября – ноябрь	Сентябрь – октябрь
Сибирская косуля	Август – сентябрь	Май	Конец октября – ноябрь	Сентябрь – 15 ноября

установленных чиновниками МПП сроках охоты на самцов европейской и сибирской косуль с биологических позиций необъяснима, да и сами сроки далеки от здравого смысла.

При трофейном направлении охотничьего хозяйства, конечно же, *абсурдно добывать взрослых самцов, когда они уже сбросили рога*. В противном случае, как показали наши исследования в Курганской области, охотники нередко отстреливают элитных особей «на мясо», существенно снижая тем самым потенциальных доход охотничьего хозяйства от трофейной охоты.

При низкой численности (плотности населения) не стоит вести трофейную охоту на взрослых самцов *до и во время гона*, и вот почему. Охотники, как уже отмечалось выше, стремятся добыть крупного зверя с самыми большими рогами. Но именно мощные самцы имеют преимущество в размножении и, как правило, являются лучшими производителями, оставляющими наибольшее число потомков. При их элиминации самки вынуждены спариваться с более слабыми самцами, а их потомство, как доказано многовековой животноводческой практикой, хуже по качеству. При длительном трофейном прессе неизбежна биологическая деградация популяций и ухудшение трофейных показателей (Данилкин, 2010, 2013б; Тышкевич, 2011; Байдавлетов, Байдавлетов, 2012; Савельев, 2012; Шевнина, 2012б; и мн. др.). Уменьшение числа взрослых самцов до гона и в период спаривания, кроме того, приводит к увеличению яловости самок, что негативно отражается на воспроизводстве.

В разреженных популяциях косуль без большого вреда для них ограниченный выборочный отстрел зрелых самцов возможен лишь с конца срока гона, когда лучшие самцы уже оплодотворили самок: с сентября по 1–15 ноября (табл. 53). Два – два с половиной месяца в году – вполне достаточный срок для трофейной охоты. В популяциях с высокой плотностью его можно увеличить в разумных пределах.

Селекционный отстрел копытных, в принципе, необходимо вести круглогодично, но при сегодняшнем никудышном устройстве отечественного охотничьего хозяйства это предложение могло бы привести к еще большему круглогодичному браконьерству. Поэтому на данном этапе его предпочтительнее осуществлять в разрешенные для охоты сроки.

Способы охоты

Наиболее эффективна охота на косуль из засидок, на «манок», с подхода, подъезда на транспорте (его практикуют повсеместно, несмотря на запрет) и загонами (Штуббе, Данилкин, 1992).

Однако в интенсивном охотничьем хозяйстве от загонных охот, несмотря на их спортивно-массовые достоинства, желательно отказаться полностью или хотя бы существенно уменьшить их масштаб, применяя только в тех местах, где нет подкормки, т.е. нужно прекратить выгонять зверей в самый тяжелый для них зимний период из лучших кормовых угодий в худшие. При уменьшении фактора беспокойства подвижность животных сократится, и, соответственно, уменьшится их смертность от хищников, браконьеров, в водоемах и на автостадах. В выигрыше будут те охотничьи хозяйства, которые удержат репродуктивное поголовье на своей территории.

Нельзя применять для охоты на копытных гончих и своры собак, которые разгоняют дичь. В морозные дни животные, разгоряченные преследованием собак, простужаются и нередко погибают от пневмонии, а при недостатке кормов уже не могут восстановить затраченную энергию. В районах, где необходимо восстановление численности косуль, нужно ограничивать охоту с гончими даже на зайцев и лисицу. Культивирование мелких собак, работающих по кровяному следу, напротив, следует приветствовать, это существенно уменьшит долю недобранных подранков.

В настоящее время в странах с развитым охотничьим хозяйством косуль добывают в основном с помощью нарезного оружия калибров 6,5, 7 и 8 мм и снарядов, скорость которых при попадании в цель составляет не менее 800 м/с. Применение картечи при стрельбе из гладкоствольного оружия *запрещено*. В России, напротив, их отстреливают в основном из гладкоствольного оружия картечью и из полуавтоматического и автоматического нарезного оружия, сделанного на базе армейских образцов, что дает много (до трети) подранков, которые затем гибнут или становятся неполноценными. И эта проблема требует безотлагательного решения.

Подкормка как способ сохранения животных, повышения продуктивности и трофейного качества популяций

Нужно ли подкармливать копытных, косуль в частности? Этот вопрос все чаще задают отечественные охотоведы, указывая на практику отказа от подкормки зверей в отдельных странах и на рекомендации некоторых российских ученых, проповедующих то же самое.

Сторонники такого подхода почему-то обычно «забывают» не только о разном климате, но и о разных целях управления популяциями. В США и ряде европейских стран численность копытных сейчас настолько высока, что охотники, в отсутствие крупных хищников, уже не всегда могут остановить рост популяций. И чтобы предотвратить перенаселение и крах группировок, здесь применяют различные меры для снижения рождаемости и увеличения естественной смертности животных, в том числе и путем отказа от подкормки. В России цель управления ресурсами прямо противоположная – *увеличение* численности и максимальное сохранение копытных, что невозможно без зимней подкормки. Обсудим эту проблему подробнее.

Численность косуль и других копытных неоднократно резко сокращалась во многих районах России из-за массовой гибели в многоснежные и гололедные зимы, и затем для восстановления ресурсов требовались десятилетия. Локальные потери, как показано выше, возникают вовсе не из-за уменьшения продуктивности растительности и не из-за недостатка естественного корма (как полагают некоторые охотоведы), а в основном из-за *затрудненного доступа* к пище и воде. Сотни раз мне, как и многим

другим исследователям, приходилось видеть в снежных траншеях совершенно обесиленных зверей, которые не были в состоянии преодолеть даже несколько метров до ближайших кустов с прекрасным веточным кормом. Десятки раз мне самому приходилось с невероятными усилиями пробиваться через метровые сугробы, в полной мере ощущая, как нелегко приходится копытным в это время.

Задача сохранения животных в зимний период, казалось бы, могла быть решена прочисткой и прокладкой многочисленных дорог в охотничьих угодьях. Это, несомненно, обязательно нужно делать. Однако, как показывает практика, таким образом можно спасти лишь небольшую часть оказавшихся в беде зверей. Они рассредоточены по угодьям, и к каждой группе или зверю дорогу не проложишь.

Выход из этой ситуации только один – регулярная зимняя подкормка. Подкормка «смягчает» основной экологический фактор, находящийся в минимуме, что позволяет не только гарантированно сохранять животных, но и поддерживать плотность популяций на уровне, значительно превышающем природную кормовую емкость угодий. Другие, не менее важные задачи, которые решаются подкормкой, – сбережение естественного корма; снижение ущерба лесному и сельскому хозяйствам; концентрация зверей в нужном месте и в нужное время; удержание их на ограниченной территории и предотвращение миграций; улучшение физического состояния; повышение плодовитости самок; улучшение трофейных качеств самцов; профилактика заболеваний и лечение путем введения лекарственных средств и микроэлементов с кормом; учет поголовья; отлов; мечение; селективный отстрел и успешная охота. Несомненна и этическая сторона биотехники – оказание помощи животным, оказавшимся в трудном положении.

Тем не менее проводимая в большинстве охотничьих хозяйств подкормка косуль по-прежнему находится в противоречии с физиологическими и энергетическими потребностями этих животных и, нередко, приводит не к сохранению, а к их гибели. Поэтому придется еще раз рассмотреть ее биологические основы.

Биологические основы подкормки. У большинства зверей, погибших вблизи подкормочных площадок и стогов, желудки заполнены непережеванными и переваренными листьями веников или сеном (фото 16). Казалось бы, при наличии корма они не должны умирать. В чем же дело?

Еще в 50-е годы XX в. ученые установили, что суточное потребление сырых протеинов жвачными копытными должно составлять не менее 13–14%, а переваримость корма быть не ниже 68–70%. Критические уровни – 7–8% (для косуль – 5,5%) и 59%, после чего животные начинают голодать. При минимальных пороговых уровнях выжить могут лишь взрослые (прекратившие рост) животные (Smith et al., 1956; Dasmann, 1966; Ullrey et al., 1967; Eisfeld, 1974, 1976, 1985; Абатуров, 1999, 2005).

Доля сырого протеина в зимних кормах косуль нередко существенно ниже критического уровня (табл. 54), а переваримость их хуже, чем летом, в 1,8 раза (Drozd, 1979) и близка к критической. Поэтому зимние кормовые ресурсы этих животных определяются не количеством, а питательностью и возможностью переваривания пищи.

По мнению Айсфельда (Eisfeld, 1974, 1976, 1985), снабжение белком все же не самое «узкое место» в питании косуль. Решающий фактор – количество усваиваемой в единицу времени энергии, т.е. энергетическая ценность корма. При низкой энергетической ценности пищи или возрастающей потребности в энергии достигается такое состояние, когда из-за максимального заполнения рубца потребление корма не может быть увеличено, и возникает голод при переполненном желудке. Эта ситуация усугубляется с ростом плотности населения, поскольку косули выборочно выедают

Таблица 54. Содержание (%) воды и переваримых питательных веществ в некоторых зимних кормах диких копытных животных (по: Корма СССР, 1964; с изменениями)

Корм	Вода	Протеин	Белок	Жир	Клетчатка	Б.э.в.*
Трава	21,7	2,3	1,5	0,9	13,9	15,7
Сено:						
луговое	16,3	4,9	3,6	1,2	12,8	23,8
лесное	17,2	3,6	3,3	1,2	11,3	24,8
вики	15,5	12,4	9,9	1,3	12,7	18,0
гороха	16,2	12,8	9,3	1,5	11,7	20,7
донника	15,2	11,0	6,7	1,1	7,3	24,5
клевера	16,4	7,9	5,5	1,4	12,5	25,5
козлятника	16,4	16,8	1,5	0,6	10,6	25,4
люцерны	15,4	10,0	7,2	0,9	10,8	22,7
сои	16,9	9,3	4,7	0,7	11,7	25,9
эспарцета	14,9	10,4	5,7	1,5	9,5	27,3
Листья сухие:						
березы	13,3	3,2	2,6	4,1	3,6	26,6
ивы	12,5	3,4	2,5	2,3	4,5	38,7
Побеги и ветви:						
березы	43,3	0,5	0,3	0,2	4,9	9,4
ивы	47,6	2,0	1,4	2,7	3,3	12,9
сосны	50,6	0,2	0,2	2,3	5,5	12,5
Кора:						
осины	39,6	0,7	–	5,0	2,7	18,4
ивы	57,7	0,2	–	0,6	3,7	9,9
Лишайники	72,6	0,1	–	0,4	8,3	11,9
Зерно:						
пшеницы	13,0	10,4	0,1	1,7	1,6	61,7
ржи	13,1	10,6	9,8	0,9	0,8	49,8
овса	15,3	8,7	7,4	3,4	3,1	41,9

* Б.э.в. – безазотистые экстрактивные вещества.

наиболее ценные в кормовом отношении растения или их части, их количество уменьшается и соответственно снижается энергетическая ценность пищи. В конечном счете некачественное питание приводит к гибели части популяции.

При высокой плотности населения косули могут испытывать энергетическое голодание не только зимой, но и летом (Bobek, 1977), в результате чего воспроизводительный потенциал популяции заметно снижается. Дефицит летних кормов возместить нельзя, в то время как дефицит зимних кормов сравнительно легко компенсировать правильной подкормкой (Приедитис, 1985).

Массовая гибель копытных зимой, однако, происходит не только от недостатка калорийного корма, но и воды. Любопытные егеря и охотники, скорее всего, наблюдали, что зимой косули не едят высохшую траву, хотя ее запасы повсеместно велики. При наличии естественных кормов они проходят мимо висящих на виду веников и сена в кормушках ясельного типа, защищенных от снега (фото 17), но рядом, на дороге, охотно подбирают такое же, но более влажное сено. В лесу они кормятся толь-

ко мягкими одно-двухлетними побегами, хвоей в сильноморозные дни, копытят снег в поисках зимнезеленых растений, влажных опавших листьев и лишайников, а на полях скусывают зеленые озимые или влажные прикорневые части высокостебельных растений (фото 11–13), оставляя нетронутыми высохшие на морозе верхушки. Почему?

У жвачных животных, имеющих сложный четырехкамерный желудок, процесс пищеварения имеет такую особенность, как отрыгивание поглощенной пищи и ее вторичное пережевывание, что невозможно, если корм не будет влажным. Вода составляет $3/4$ – $4/5$ массы тела и до 75% от всех выделяемых организмом веществ. При нехватке в организме 10% воды от обычной нормы наступает расстройство его функций, а потеря 20% влечет смерть из-за обезвоживания и нарушения обмена веществ. Образование воды в результате окисления жира, крахмала или белка даже у крупных копытных невелико – 0,4–1,1 л, поэтому «метаболическая» вода не может удовлетворить потребности организма, особенно истощенного.

Зимой доля воды в травяной ветоши – около 20%, в древесно-веточных кормах – 40–50%, но в зимнезеленых и подснежных растениях достигает 70–80% (табл. 54), что близко к физиологической норме и содержанию воды (80–90%) в пищевой массе, находящейся в рубце косуль. В подснежных и зимнезеленых растениях, молодых древесных побегах и хвое, к тому же, содержится наибольшее количество незамерзшей воды, что позволяет животным экономить энергию при ее нагревании. По данным В.А. Чашухина (1978), лось, например, съедая 10 кг хвои сосны при температуре – 10°C, когда в ней содержится около 40% незамерзшей воды, затрачивает в среднем 150 ккал тепла на нагревание сухого вещества, 240 – на плавление льда и 235 – на нагревание воды до температуры своего тела. Большая часть энергозатрат (76%) при этом приходится на плавление льда (38%) и нагревание воды.

В энергетическом отношении диким копытным невыгодно употреблять в пищу растения, не содержащие незамерзшую воду, или использовать в качестве источника воды снег, на плавление которого требуются весьма существенные энергозатраты. Причем, на превращение снега в воду и нагревание ее до температуры тела звери нередко затрачивают энергии больше, чем получают с кормом (тем, кто сомневается – попробуйте съесть ежедневно минимум 1 ведро снега для получения нужного количества воды при потреблении сухой пищи!).

Очевидно, что стратегия выживания копытных, косуль в особенности, зимой основана на добывании и потреблении влажной, высококалорийной, легко переваримой пищи и максимальной экономии энергозатрат. Теперь посмотрим, вписывается ли в их жизненную стратегию «сухая» подкормка зверей в охотничьих хозяйствах?

В странах с мягким и влажным климатом (в Западной Европе) не возникает проблем, поскольку вода не замерзает круглогодично, однако и здесь животным выкладывают чаще всего влажные и сочные корма. В России очень длительный снежный период, замерзшие водоемы и, часто, недоступность естественного влажного корма. При острой нехватке естественных зимних кормов копытные скапливаются у кормушек с сухими кормами и стожков сена, нередко специально подсолненных. Доля сырого протеина в лесном и луговом сене и лиственных вениках всего 2–5%, а содержание воды – 12–17% (табл. 54), или 120–170 г в килограмме, а косулям нужно около 3–4 л воды. Снег, который звери жадно хватают здесь же у кормушек, не покрывает ее дефицита.

При длительном питании сухим малокалорийным кормом в отсутствие свободной воды у них нарушается процесс пищеварения, жвачки в частности, и водно-соле-

вой обмен. При этом в рубце диких жвачных повышается рН, резко уменьшается количество микроорганизмов, участвующих в процессе брожения (инфузорий в частности – Мачахтыров, 2009), ухудшается аппетит и увеличивается мобилизация энергетических резервов (Bassano, Mussa, 1998). Животные постепенно слабеют и погибают вблизи кормушек и стожков сена в конце зимы или, чаще, ранней весной в момент перехода на питание зеленым кормом.

В экспериментах косули при питании сухими кормами вволю (при наличии свободной воды) ежемесячно теряют до 9% массы тела (Приедитис, 1980; Prieditis, 1984), а гибель наступает после потери 40%. Низкокалорийное сено в их рационе без ущерба для здоровья может замещать лишь 1–2% естественных кормов (Падайга, 1971).

Нужно ли в таком случае подкармливать копытных зимой сухими кормами? Безусловно, но только такими, в которых содержание сырого протеина выше 7% (объемистые корма должны иметь энергетическую питательность не менее 10 МДж обменной энергии в 1 кг сухого вещества), при наличии естественной влажной пищи в лесу и на полях, или если поблизости есть незамерзшие водные источники. Предпочтительнее все же выкладывать влажные (50–80% воды) корма, обеспечивающее покрытие энергетических затрат и ежедневные потребности в воде.

Лучший («физиологический») корм для них – зеленый: озимые, отава трав и оставленные на корню и не вымерзшие под небольшим слоем снега сельскохозяйственные культуры, а также сенаж, зерносенаж, силос (не кукурузный) и сочные корма.

Исходя из биологии косуль, приоритеты биотехнических мероприятий должны быть следующими:

- сохранение и улучшение естественной кормовой базы;
- образование кормовых полей из высокопитательных культур и регулярное сенокосение в целях постоянного снабжения зверей зеленым кормом и качественным сеном;
- подкормка сочными или влажными кормами;
- подкормка сухими высококалорийными кормами;
- минеральная подкормка;
- устройство искусственных водоемов в засушливых районах.

Кормовые поля и культуры. В интенсивном охотничьем хозяйстве вся работа, связанная с искусственным кормлением диких копытных, должна быть, по возможности, механизированной, высокотехнологичной и направленной на получение максимума растительной продукции при минимальных затратах труда и денежных средств.

Большие объемы сравнительно дешевого качественного корма можно получать только на собственных или арендованных полях при наличии необходимой техники и при условии постоянных консультаций с агрономами. Руководители местных агрофирм и фермеры тоже могут оставить небольшую часть урожая на корню вблизи опушек и помочь с семенами и техникой. Охотпользователи, разумеется, не должны оставаться в долгу и вполне могут поделиться частью своей продукции.

Рекомендуемые культуры для высева на кормовых полях: люцерна, козлятник восточный, соя, рапс, топинамбур, донник, эспарцет, кормовые бобы, кормовая капуста, свекла, жарновец, сахалинская и забайкальская гречиха, амарант, синяк, горох, вика, тописолнечник, овес, озимая рожь, лядвенец рогатый, канареечник тростниковидный, силфия пронзеннолистная, перко и другие растения, содержащие максимум белка.

Из многолетних бобовых культур предпочтительнее высевать люцерну: при регулярном сенокосении или стравливании она в наших условиях сохраняется около 6–15

лет, урожайность – 30–50 т/га, что в 2–2,5 раза выше, чем у злаков, а по выходу протеина с 1 га посевов с люцерной не может сравниться ни одна культура. Наиболее влагоемкие корма – кормовая капуста и рапс, остающийся зеленым в осеннее и раннезимнее время. При сильных морозах, к сожалению, рапс белеет, теряя влагу (подснежные части остаются влажными), и пока не все ясно с его воздействием на организм косуль. Не менее ценен топинамбур, имеющий наибольшую биомассу и охотно поедаемый в любое время года. Из однолетних культур в большинстве районов оправдан поздний посев вико-горохово-овсяных, соево-овсяных или зерновых смесей, которые скашивают осенью зелеными или на стадии молочно-восковой спелости. Кукуруза как зимняя кормовая культура пригодна лишь в южных районах: при низких температурах она быстро выветривается, оставшиеся на корню сухие стебли и листья косули не едят, но охотно добывают из-под снега початки. Подсолнечник на корню они тоже игнорируют из-за малого содержания протеина и воды, зато шляпки, упавшие или специально поваленные на снег и как губка впитавшие влагу, становятся неплохим зимним кормом. В областях с сильноморозными зимами, в Сибири в частности, целесообразно культивировать озимую рожь (для повышения уровня протеина лучше высевать ее вместе с озимым горохом), которую животные едят с осени до лета.

Во многих учебных пособиях для егерей и охотоведов рекомендовано урожай на кормовых полях оставлять в зиму на корню. Однако мои исследования показывают, что в этом случае копытные используют от 1 до 20% биомассы, тогда как убранные и складированные (в копнах, стогах, под навесами) корма они утилизируют зимой на 70–100%. Оставлять на корню желательно не более 1–10% урожая в зависимости от посевной площади. В противном случае зимняя подкормка становится эффективной лишь для мышевидных грызунов.

Рекомендуемые многолетние культуры ежегодно обязательно скашивают непосредственно перед цветением, а затем еще раз или два – не только для образования резервного запаса сухого корма, но и для повышения влажности растений, остающихся на корню. На отаве и зеленых озимых звери пасутся постоянно и осенью, и зимой, тогда как перестоявшие и утратившие влагу культуры, даже излюбленные, перестают служить им источником корма. После первого скашивания не чисто бобовые и люцерновые травостои желательно подкормить азотными удобрениями (60–80 кг/га), что повысит их урожайность и количество сырого протеина. Последний укос можно производить и после первых морозов, оставляя урожай в валках на поле (рапса в особенности) или складывая в небольшие кучи под навесами на подкормочных площадках, на солнцепечных полянах или опушках, где корм оттаивает в оттепели или в начале весны.

Особо замечу, что в России на необрунных вовремя зерновых полях и на плантациях рапса, люцерны, козлятника, свеклы и других культур до сих пор остаются огромные запасы корма, которые можно с успехом применять для кормления диких копытных при минимальных затратах. Сбор урожая с таких брошенных полей, по согласованию с хозяевами, охотники и егеря могут вести вплоть до снега и даже после первого снега.

По согласованию с лесниками, целесообразно засеивать каждый свободный участок в лесу. Нормативами предусматривается образование 1 га кормовых полей на 1000 га охотничьих угодий, но при высокой плотности населения копытных этого недостаточно. Очень полезно дискование полей и подсев бобово-разнотравных смесей, а также удобрение отдельных луговых участков леса фосфатами и калийными солями, что приводит к увеличению кормовой емкости угодий в 2–5 раз. Не лишним будет омола-

живание кустарниковых и древеснокустарниковых зарослей. В принципе любые лесные рубки, посадки, рекультивации или реконструкции малоценных насаждений должны преследовать и биотехнические цели (Рекомендации по комплексному ведению лесного и охотничьего хозяйства специализированными лесхозами Федерального органа управления лесным хозяйством России. М., 1997). К сожалению трудности согласования этого процесса с владельцами лесного фонда таковы, что обычно сводят на нет все благие намерения специалистов охотничьего хозяйства.

Заготовка, хранение и скармливание кормов. Заготовка лиственных веников для косуль, несмотря на многочисленные рекомендации в учебниках по охотничьему хозяйству, *не нужна*, и вот почему. Для подкормки одного зверя необходимо ежедневно около 300–900 г сухого корма. Один среднего размера лиственный веник дает всего около 100 г пищи. Одному животному в день требуется минимум 3–4 веника, а на 100 зимних дней – 300–400 штук. Если в охотничьем хозяйстве около 1000 косуль, то, следовательно, для них нужно ежегодно готовить около 400000 веников! Для их изготовления требуется срубить тысячи деревьев. Приплюсуйте к этому немалые трудовые затраты и транспортные расходы, а в итоге – обезвоживание и гибель животных, если нет источника свободной воды.

Древесно-веточный корм для подкормки косуль можно найти на лиственных лесосеках, но транспортные расходы и трудозатраты на завоз его на подкормочные площадки, вывоз или сжигание остатков тоже не позволяют считать его основным. Замечу, что потенциальный запас кормов для копытных на лесосеках, обычно сжигаемый, огромен. Лишь одна срубленная осина диаметром 20–60 см дает от 40 до 450 кг веточного корма. Очевидно, что сохранение порубочных остатков до весны и подрубка осин должны быть одним из основных элементов биотехнических работ.

Типичный корм, выкладываемый в охотничьих хозяйствах для косуль в зимний период, – сено. Низкокалорийное злаковое луговое и злаково-осоковое лесное сено, подчеркну еще раз, непригодно для их зимней подкормки. Оно должно быть качественным, высококалорийным (люцерновое, из козлятника восточного, эспарцета, вико-овсяное и др.), мелколистным и, лучше, смешанным из разных видов трав. Чем скорее будет высушено сено, тем выше его качество. Самый распространенный способ полевой сушки трав в рассыпном виде, как известно, – самый нерациональный и приводящий к наибольшим потерям питательных веществ. Стебли бобовых культур нужно плющить, что ускоряет провяливание скошенной массы в 1,5–2 раза, а потери питательных веществ сокращаются на 15–20%. При повторном высушивании после дождя происходит резкое снижение качества сена: количество и переваримость белка, сахара и крахмала снижаются в 4–5, жира – в 2 раза. Заслуживает внимания технология заготовки рассыпного сена влажностью 25–30% с обработкой безводным аммиаком (10–15 кг/т), что предотвращает самосогревание скирды, повышает содержание белка и способствует сохранению урожая от грызунов. Более прогрессивная технология – прессование сена влажностью 20–25% из валков в тюки, рулоны или в рулоны, обмотанные полиэтиленовой пленкой, что позволяет сохранять питательность, значительно улучшает переваримость сырого протеина и снижает себестоимость корма примерно на 20–30%. Эта технология широко применяется в сельском хозяйстве западноевропейских стран и в передовых отечественных фермерских хозяйствах.

В наших условиях нельзя применять на практике известные рекомендации из монографии Б.А. Кузнецова «Биотехнические мероприятия в охотничьем хозяйстве» (1967), широко кочующие по учебникам охотоведения, охотничьим справочникам и публикациям охотоведов: «при укладке сена в стога желательны слои сена пересыпать

солью (3–5% от веса сена) или обрызгивать соевым раствором» и «во время сушки веники несколько раз смачивают или обрызгивают 10%-ным рассолом». Действительно, привлекательность подсолненного сена или листовенных веников возрастает, однако после этой пищи резко увеличивается потребность в воде (что видно по попыткам зверей поедать снег вблизи подкормочных площадок), которая не может быть удовлетворена при замерзших водоемах. Соответственно, при поедании снега резко повышаются энергозатраты, сводя на нет все благие намерения охотников. Другими словами – это «эффект селедки», последствия употребления которой хорошо известны всем. Однако если в охотничьем хозяйстве есть незамерзающие зимой водоемы с удобным доступом копытных к воде или искусственные источники, то умеренно подсаливать сено можно с целью лучшего его сохранения.

Хранить рассыпное, тюкованное или рулонное сено лучше в сараях, в худшем случае, – в стогах с подложкой из сг. Закладывать его в типовые ясельные кормушки (фото 17), обычно рекомендуемые для косуль и других оленьих во всех охотничьих изданиях, не следует. Они малогабаритны, весьма трудоемки в обслуживании, сено в них быстро выветривается, белеет, теряет последнюю влагу, и косули такую пищу не едят. Гораздо целесообразнее складировать корм под стационарными навесами. Сено из хранилищ желательнее раскладывать на снег рядом, а также оставлять на дорогах, тропах, солнцепечных опушках и полянах (фото 18). В оттепели оно станет более влажным и, соответственно, более привлекательным и полезным для косуль. Веревки, бечевки, шпагаты и проволоки в сене быть не должно, иначе они спутывают животных ноги, врезаясь в кожу до кости, или повисают на рогах, что приводит к гибели зверя, зацепившегося за дерево или куст. Не должно быть и полиэтилена, который копытные иногда съедают, получая заворот кишок.

Наблюдения за животными, игнорирующими сухие шляпки подсолнечника, стоящего на корню, но достающими из-под снега и охотно поедающими влажные шляпки, позволили нам разработать промышленную технологию подкормки косуль, которая с успехом применяется в Курганской области, где объемы выкладываемого корма исчисляются тысячами тонн. При уборке урожая подсолнечника комбайнами шляпки не дробят и не разбрасывают по полю, как раньше, а накапливают в бункере, а затем оставляют небольшими кучами на поле. После дождей они впитывают влагу и ранней зимой служат хорошим кормом. Однако после сильных морозов поверхность куч на полях смерзается, и эта пища становится недоступной для животных. Поэтому осенью егеря и охотники с помощью автопогрузчиков, тракторов и автомашин перевозят шляпки подсолнечника в лес и закладывают по несколько тонн под специально построенные навесы (фото 18). Корм здесь не смерзается и поедается практически полностью, за исключением высохших стеблей. Благодаря такой подкормке спасены от гибели десятки тысяч зверей, и у подкормочных комплексов со шляпками подсолнечника не было падежа косуль даже в катастрофическую зиму 1998 г. до тех пор, пока на них оставался корм. Замечу, что обмолоченные шляпки все же малокалорийны, и поэтому полезно дополнять эту пищу высокопротеиновыми кормами.

Стебли топинамбура высушить сложно. После срезки их подвяливают в поле и затем складывают под навесами или в хорошо проветриваемых сараях в кучки высотой до 1–2 м, или укладывают рядами на стеллажах, или ставят рядами между жердей. Отава этого растения, скошенного в июле, служит прекрасным зеленым осенне-зимним кормом.

Другой, более дорогостоящий, путь заготовки кормов – высокотемпературная сушка дробленых травянистых культур или древесно-веточной массы из отходов лесосек

для изготовления травяной и древесной муки, сечки, гранул, брикетов и кормосмесей в агрегатах типа АВМ, что обеспечивает максимальное сохранение, переваримость и усвояемость питательных веществ и витаминов, значительно увеличивает продуктивность животных, упрощает процесс раздачи корма и обеспечивает высокую экономическую эффективность. Травяная мука из козлятника восточного и рапса-00 по содержанию протеина превосходит зерновые культуры почти в 1,5 раза, а по количеству минеральных веществ – в 2,5–3 раза. Гранулы люцерны со специальными минеральными добавками и биологически активными веществами – основная пища косуль и оленей во многих европейских фермерских охотничьих хозяйствах. Нередко в их состав вводят антигельминтные препараты.

При возможности выбора все копытные отдают предпочтение более влажному белковому (из бобовых трав) корму – сенажу (45–60% воды) и неокислому силосу (65–85% воды). По кормовым достоинствам эти корма близки к зеленой массе трав. Лучший силос получается из смеси культур: подсолнечника с горохом, викой или кукурузой, овса с горохом или кукурузой, кукурузы с соей или горохом. Сенаж и зерносенаж готовят чаще из овса или ячменя с добавлением вики, гороха и подсолнечника. Основной консервирующий фактор, обеспечивающий сохранение растительной массы при герметичном хранении, – диоксид углерода (СО²). Технология сенажирования и силосования сравнительно проста и хорошо отработана в сельском хозяйстве. Измельченная (3–4 см) зеленая масса в силосных и сенажных траншеях и курганах, обработанная химическими или биологическими консервантами, тщательно утрамбовывается и сразу же укрывается со всех сторон полимерной пленкой для изоляции от воздуха и атмосферных осадков.

Сочные корма (сенаж, силос, корне- и клубнеплоды), раскладываемые зимой небольшими кучками на подкормочных площадках, обычно сильно промерзают и становятся несъедобными. Такую пищу предпочтительнее выкладывать небольшими порциями лишь в оттепели или весной в хорошо прогреваемых солнцем местах. Сочный корм во многом способствует постепенному переходу копытных с зимних кормов на зеленые весенние. Поэтому в сильноморозный период рацион зверей должен быть санным, в слабоморозный – смешанным, в весенний период – преимущественно сенажно-силосным.

Концентрированные корма (зерно и зерносмеси) и комбикорма богаты белком, и косули охотно, если привыкли к такому корму, поедают его. Замечу, что отечественные комбикорма специально разработаны лишь для домашних птиц всех видов и пернатой дичи, свиней всех возрастов, крупного рогатого скота, лошадей, овец и коз, растительноядных и плотоядных пушных зверей, лабораторных и комнатных животных, собак и домашних северных оленей. Дикие копытные животные остались за бортом технологического прогресса, и здесь обширное поле деятельности для технологов и бизнесменов.

Комбикорма, как показала практика, не могут полностью удовлетворить потребность копытных в необходимых питательных веществах. Их биологическая полноценность достигается за счет ввода премиксов (1–5% от массы комбикорма), в состав которых входят синтетические препараты витаминов, аминокислот и ферментов, соли минеральных веществ, антибиотики, антиоксиданты, природные минералы, иммуномодуляторы и другие биологически активные вещества, способствующие предупреждению заболеваний, связанных с недостатком витаминов и микроэлементов, нормализующие обмен веществ и энергии, повышающие переваримость корма и продуктивность животных. Наряду с комбикормами наша комбикормовая промышленность

выпускает белково-витаминный концентрат (БВК), который вводят в зерновые смеси от 25 до 50%, и белково-витаминно-минеральные добавки (БВМД), которые обычно вводят в комбикорм до 25–35% по массе. В чистом виде их использовать нельзя (подробнее о кормах и биологически активных кормовых добавках для животных см.: Мухина и др., 2008).

Зерно копытным нужно скармливать (но не хранить!) в дробленном или плющеном виде – так оно значительно лучше переваривается организмом. Комбикорма, отруби, муку, жмыхи и шрот они едят помногу, что нередко приводит к закупорке пищевода, прекращению жвачки и отрыжки, вздутию рубца и гибели зверей. Поэтому эти корма лучше давать небольшими порциями в смеси с силосом, сенажом и измельченными корнеплодами. Концентрированные корма выкладывают в кормушки и на кормовые столы, приподнятые над землей на высоту их груди, или на снег для повышения влажности.

Все корма коз должны быть не только калорийными, но и качественными. Их качество обычно определяют по запаху и цвету. Сено должно быть зеленым и душистым. Доброкачественный силос пахнет как квашеные яблоки. Затхлый и гнилостный запах, наличие плесени, серый, буроватый или бурый цвет сена, сенажа, силоса и зерновых кормов – очевидные признаки их непригодности.

Подкормка коз в охотничьих хозяйствах должна быть регулярной и обильной на протяжении всего осенне-зимнего и ранневесеннего периода. Для одного зверя требуется примерно 0,5–1,5 кг сочного, 0,2 кг концентрированного корма и около 1 кг высококачественного сена в день. В период интенсивного роста рогов и в последние два месяца беременности самок существенно увеличивают долю концентрированных кормов и комбикормов с биологически активными кормовыми добавками, жмыхом и шротом – до 0,5–0,7 кг в день на одну козу. Не лишним в это время будет добавление в корм костной, мясо-костной и рыбной муки, кормового преципитата, монокальцийфосфата, диаммонийфосфата, толченого мела и добавок кормовых минеральных комплексов (ДКМК).

Следует учитывать, что козы к новому корму привыкают весьма длительное время. Иногда для того, чтобы пища стала обыденной, требуются недели, месяцы, а иногда и годы.

Размещение подкормки. Как показано выше, стратегия выживания копытных, коз в особенности, зимой основана на добычании влажной пищи и максимальной экономии энергозатрат. Эти важные обстоятельства, к сожалению, не всегда учитываются в отечественном охотничьем хозяйстве. Повсеместно зверей подкармливают у охотничьих вышек, расположенных, как правило, вблизи населенных пунктов, где живет егерь и есть удобный подъезд. Животные вынуждены почти ежедневно совершать многокилометровые переходы от убежищ до мест подкормки, затрачивая при этом энергии гораздо больше, чем получают со скудной пищи. При такой подкормке они быстро худеют и погибают от истощения. Кроме того, на переходах их подстерегают браконьеры, волки, собаки. Людям невдомек, что, располагая кормовые пункты вдали от основных убежищ и источника воды, они не сохраняют, а губят копытных.

Подкормочные площадки (навесы) желателно размещать на опушках возле кормовых полей и в типичных зимних местах обитания животных. Причем, закладывать корм под навесы желателно до установления снежного покрова, иначе часть зверей эмигрирует, или в глубокоснежье далеко не все из них смогут найти пищу. Возле каждого навеса нужно оборудовать солонец, а под крышей или на ней можно соорудить площадку для подкормки глухаря зерном. Постепенно возле каждого подкормочного

комплекса формируются и зимой концентрируются десятки косуль, которые выживают даже в самые экстремальные зимы.

Сенажные и силосные хранилища тоже предпочтительнее размещать в зимних стациях косуль. В этом случае звери будут кормиться непосредственно из траншей или курганов, в которых корм не смерзается даже в сильные морозы из-за выделяемого тепла. Иногда в траншеях скапливаются десятки косуль. Важно при этом предотвратить вскрытие животными корма сверху и с боков, что обычно приводит к его промерзанию, загрязнению экскрементами и порче.

Косули охотнее посещают подкормочные площадки с хорошим обзором, устроенные в высокоствольных малоснежных сосняках, на солнцепечных полянах и опушках. Во всех случаях предпочтительнее оборудовать их вблизи незамерзающих ручьев и рек. Чем больше в хозяйстве кормовых полей, кормовых площадок и солонцов, тем равномернее животные распределяются по угодьям, тем меньше стравливают они естественный корм вокруг и тем ниже риск распространения болезней и заражения гельминтами. При высокой плотности населения косуль желательнее иметь одну площадку на 100 га. Подкормку, как и солонцы, не следует размещать в посадках и вблизи них во избежание потрав, а также у оживленных транспортных магистралей, что нередко приводит к гибели зверей. В глубокоснежье к ним набивают тропы снегоходами или прочищают дороги тракторным плужным снегоочистителем, что значительно облегчает животным передвижение и доступ к естественному и выкладываемому корму.

О правильности выбранного места для подкормки и привлекательности корма судят по посещаемости площадок животными. Следы копытных являются прекрасным индикатором уровня ведения охотничьего хозяйства.

Минеральная подкормка. Косулям, так же как и другим животным и человеку, для нормального функционирования организма требуется определенное количество минеральных веществ, содержание которых в растениях в разные сезоны неодинаково.

Как показали исследования ученых, А.М. Паничева (1987а-в, 1990, 1998) в частности, летние корма копытных содержат мало клетчатки и натрия, зато содержание калия в сочной траве в 1000 раз больше, чем в огрубевшем корме. Избыточное поступление калия и магния может быть причиной плохой усвояемости в организме других элементов. Избыток воды в мягких сочных кормах резко повышает выведение с разжиженными экскрементами минеральных веществ, в том числе наиболее дефицитного натрия. При резкой смене рациона с началом вегетации происходит нарушение кислотно-щелочного баланса организма и пищеварения, и поэтому весной нередко наблюдается массовая гибель ослабленных за зиму животных.

Дефицит натрия, кальция и других минеральных солей в природе восполняется при посещении копытными естественных сухих, грязевых, минерализованных водных и искусственных солонцов, а также при поедании водных и болотных растений и ила. Съеденный грунт, особенно глина, связывает воду, что способствует нормализации формирования экскрементов и сокращает потери организмом ценных минеральных и органических веществ, и поэтому звери наиболее охотно посещают места, где на поверхность выходят глинистые пласты, хотя содержание натрия и других минеральных элементов в них невелико. Сорбционное действие землистых литогенных веществ (кудюритов) направлено на захват и вынос из пищеварительного тракта избыточных ионов калия, магния и, видимо, фосфора. Именно поэтому максимум литофагальной активности зверей повсеместно отмечается во время вегетации растительности – поздней весной и в начале лета. Кроме того, кудюриты могут служить для

животных источником необходимых микроэлементов. Минеральные сорбенты, особенно содержащие натрий, способны также эффективно инактивировать ядовитые вещества, имеющиеся в некоторых растениях. Кудюриты, следовательно, влияют не только на минеральный обмен, но и на обмен веществ в целом. Поэтому периодичность литофагии связана не только с сезонностью вегетации растительности, но и с физиологическими изменениями в организме животных. Потребность в минеральном питании усиливается во время линьки, роста рогов, при беременности и лактации, истощении, болезнях, травмах и ранах.

В целом биологическое действие землистых литогенных веществ, по мнению А.М. Паничева, многофакторное: сорбционное, ионообменное, каталитическое и биоэнергетическое. Минералы способствуют регуляции ионного равновесия в организме и нейтрализуют токсическое действие избытка калия и (или) магния, особенно заметное в период вегетации растительности, а поедание глины способствует регулированию биохимических и микробиологических процессов.

Во многих районах в вегетирующих растениях мало не только натрия, но и марганца, фосфора, меди, цинка, кобальта, йода, кальция и других элементов. При дефиците марганца в пище, например, затруднена фиксация кальция и, несмотря на большие размеры тела, рога у самцов копытных будут короткими; дефицит магния приводит к хрупкости костей; кальция – к рахиту, но его избыток может ослабить рост рогов. Минеральное питание, следовательно, должно быть не только достаточным, но и сбалансированным. Поэтому охотоведам нужно знать геохимический состав местных кормов и дефицитных микроэлементов в них. Консультации можно получить у местных или областных зоотехников и животноводов, которые уже давно применяют для домашнего рогатого скота не только каменную соль, но и солевые брикеты с добавками недостающих микроэлементов и антигельминтных препаратов, в частности феноиазина. Эти брикеты полезны и для диких копытных.

Когда минеральных солей недостаточно, звери вынуждены перемещаться в их поисках. Поэтому, если вы хотите удержать копытных в своих угодьях, в них должно быть не только много качественного корма, но и много солонцов – минимум один на каждые 1000 га, а для косуль, учитывая их территориализм, – предпочтительнее 1 на 100 га. Рассредоточение солонцов поможет существенно уменьшить браконьерский отстрел копытных, весьма успешный и значительный при их минимуме.

Различные типы и способы устройства искусственных натриевых солонцов для копытных детально описаны практически во всех пособиях для егерей и охотоведов. Хотелось бы лишь еще раз обратить внимание работников охотничьего хозяйства на то, что поваренная соль в чистом виде, не смешанная с природными цеолитами, менее эффективна в качестве минеральной добавки, и такой солонец будет неполноценным. Кроме того, легко доступная для копытных рассыпная и брикетированная соль, съеденная не в меру, может стать причиной их гибели. Смертельные дозы хлористого натрия для лошади и коровы, например, – около 1000 г, для овцы и свиньи – 75–150 г.

В охотничьих угодьях целесообразно устраивать мощные долговременные глиняные солонцы, для чего в естественных выходах глиняных пластов или в привезенных кучах глины пробивают ломом или бурят отверстия, в которые засыпают десятки килограммов соли или ее раствора. Неплохо «работают» глиняные солонцы, оборудованные в деревянных срубах, напоминающих детские песочницы. В черноземной зоне страны соль можно мешать с землей – кладзем минеральных веществ. Очень полезны для копытных белая глина (каолин) и осадочная горная порода диатомит (инфузорная земля, горная мука, кизельгур). Не лишним будет вводить в солонцы моно-

кальцийфосфат, диаммонийфосфат, динатрийфосфат, вермикулит, сапропель и минеральные смеси. Нормы введения минеральных добавок определяются количеством недостающих элементов в растительности конкретного района.

Посредством минеральных добавок в натриевые солонцы, как показывают отечественные и зарубежные эксперименты, можно несколько улучшить трофейное качество самцов косуль. Охотовед Зейского района Амурской области К.А. Морозов (1982), например, таким образом повысил продуктивность и трофейные качества местной популяции сибирской косули (эксперимент, к сожалению, проведен в отсутствие контроля). Им предложен также оригинальный метод устройства солонцов. В стволе поваленной толстой осины бензопилой выпиливают 30-сантиметровое углубление длиной около 2 м. В образовавшееся корыто, установленное на земле, засыпают 15 кг глины, 9 кг поваренной соли, 6 кг монокальцийфосфата, затем снова столько же глины. Сверху равномерно вносят водный раствор микроэлементов, рекомендованных зоотехниками (в Амурской области – сернокислая медь, хлористый кобальт и йодистый калий). Полученную смесь заливают 10–15 л воды и перемешивают лопатой. Чтобы звери не опрокидывали корыто, к нему с торцов прибивают жерди.

Минеральные добавки, однако, не панацея, в том числе и в трофейном деле – для косуль гораздо важнее все же качественные влажные корма.

Влияние питания на рост и развитие рогов. Рога у самцов косуль, в отличие от других оленьих, ежегодно растут зимой в самый неблагоприятный период жизни. Их развитие, поэтому, всецело зависит от зимнего питания животных, а качество трофеев во многом определяется условиями зимовки популяции.

Например, средняя масса трофеев (рога вместе с черепом без нижней челюсти), добытых иностранными охотниками в Курганской области ($n = 333$), в благоприятный для косуль период в 1991–1994 гг. достигала 884 г; после относительно многоснежных зим 1995 и 1996 гг. она уменьшилась до 790 и 798 г; после мягкой зимовки 1997 г. выросла до 865 г, а после экстремально многоснежной и голодной зимы 1998 г. уменьшилась до 784 г. В Каргапольском районе в 1992–1994 гг. 11 из 23 трофеев весили 1000 г и более (ср. масса 963 г), в 1997 г. такими были 10 трофеев из 31 (ср. 921 г), тогда как в 1998 г. – только 3 из 36 (ср. 802 г). В Долматовском районе средняя масса 17 трофеев в 1992–1994 гг. была на уровне 840 г, в 1996 г. – 787 г ($n = 15$), в 1997 г. достигала 902 г ($n = 13$), а в 1998 г. составила всего 729 г ($n = 12$). В следующие за экстремальной зимой несколько лет трофеи тоже были далеко не лучшего качества.

Однако эти весьма показательные цифры ни в коей мере не отражают истинного положения, поскольку охотники за трофеями изымают из популяции преимущественно лучших самцов копытных с самыми большими рогами. Голодная зимовка 1998 г. сказалась на развитии рогов у самцов косуль курганской группировки гораздо более существенно. У сильно исхудавших особей их рост в феврале – марте практически прекратился: основания рогов были затянуты мягкой кожей без волос или, в лучшем случае, длина пантов не превышала высоту ушей. У большинства зверей формирование рогов завершилось с опозданием на 1–2 месяца, и рога были «слабыми» не только в 1998 г., но и в последующие годы. Тем не менее у самцов, живших возле подкормочных комплексов со шляпками подсолнечника, у стожков люцерны, вики и гороха, развитие рогов было в норме даже в эту экстремальную зиму.

Вывод из этого очевиден – качественная зимняя подкормка зверей необходима не только для их сохранения, но и для выращивания хороших трофеев. В той же Курганской области, благодаря воплощению в практику обозначенной выше стратегии и приемам управления популяциями, включая обильную качественную подкормку, удалось

не только более чем на порядок увеличить численность косули, но и существенно улучшить трофейное качество местной группировки. Рекордные трофеи с массой 1470, 1530 и 1640 г добыты в нашем экспериментальном Каргапольском районе, где апробированы и внедрены новые технологии подкормки и где ежегодные объемы заготавливаемого высококалорийного и влажного корма исчисляются сотнями тонн (фото 18).

Обращаю особое внимание специалистов на тот факт, что при подкормке зверей высокое трофейное качество курганской группировки сохраняется даже при высокой плотности ее населения – около 50–100 особей на 1000 га пригодных угодий.

В заключение дам еще один совет охотоведам: не кормите животных по шаблону, экспериментируйте – ищите наиболее эффективные корма, белково-витаминные и минеральные добавки и способы подкормки, организуйте собственное кормопроизводство, комбикормов в частности, и не экономьте на качественных кормах, иначе вы больше потеряете из-за снижения плодовитости, массы тела и рогов и гибели измельчавших и исхудавших зверей, а потомство даже элитных родителей не будет высокопродуктивным.

Уменьшение негативного воздействия на биоценозы

С изменением экономических отношений, произошедшим в России в конце XX в., важной проблемой для охотничьего хозяйства стало и предотвращение негативного воздействия животных на среду обитания и уменьшение ущерба лесному и сельскому (теперь уже, в значительной мере, фермерскому) хозяйствам.

Косули могут приносить определенный вред лесу, сельскохозяйственным посевам (минимальный по сравнению с другими копытными) и уничтожать запасы сена, заготовленные для домашних животных. Как уменьшить ущерб?

Человек разумный практически решил проблему сохранения сена – рачительные хозяева увозят его в населенные пункты прежде наступления зимы. Для сохранения древесных посадок, наряду с ограждениями (см.: Рекомендации по комплексному ведению лесного и охотничьего хозяйства специализированными лесхозами Федерального органа управления лесным хозяйством России. М., 1997), в том числе и электрошоковыми, с успехом используют пластиковые трубы, разрезанные вдоль, которые не препятствуют росту деревьев (фото 21), а также разнообразные репелленты (имеются десятки запатентованных наименований). Доступным репеллентом является кровь сельскохозяйственных животных в чистом виде или в смеси с навозом, а также смеси глины, навоза, извести, креолина, лизола, дегтя и др.

Основные профилактические меры, которые проводят все заинтересованные в предотвращении ущерба стороны: регулярная искусственная подкормка, размещение в лесах и вдоль опушек отвлекающих кормовых полей и подкормочных площадок, повышение продуктивности естественных угодий, но главное – поддержание плотности населения копытных на оптимальном (хозяйственно-целесообразном) уровне.

Регулирование численности крупных хищников

Крупные хищные звери, безусловно, имеют полное право на существование, и не только в заповедниках, но их численность в российских охотничьих угодьях, как показано выше, явно чрезмерна. Каждый из них ежегодно уничтожает от нескольких до нескольких десятков голов копытных. Закономерность проблемы «хищники – копыт-

ные – охотничье хозяйство» очевидна – чем больше первых в угодьях, тем меньше вторых и, соответственно, скуднее добыча охотников и хуже экономика охотничьих хозяйств.

Особенно пристальный контроль необходим за популяциями волка, плодовитость которого, как у кабана (5–11 щенков на самку), а ежегодный потенциальный прирост достигает 100–150%. В труднейшие для страны послевоенные годы XX в. поголовье сильно размножившегося хищника, благодаря мобилизующим государственным мерам (ежегодная добыча составляла 37–44 тыс. особей, что превышало прирост), было быстро сокращено. В 60–70-е годы волчье население находилась на относительно стабильном уровне в 8–10 тыс. при среднегодовой добыче близкой к 70% от «учетной» численности. В 80-е годы численность хищника заметно увеличилась при среднегодовом изъятии в 46%, а в 90-е бурно росла при добыче в 27%, причем в ряде областей этот показатель не превышал 10–15%. В настоящее время, по сведениям Центрохотконтроля, население этого хищника увеличилось до 60 тыс.

Многолетняя практика борьбы с волком показывает, что его численность можно быстро уменьшить лишь в том случае, если ежегодная добыча будет не менее 75–80% от учетного поголовья. Следовательно, ежегодное изъятие 20–30% населения вида, как в настоящее время, – еще один пример бездарного управления ресурсами охотничьих животных и растраниживания государственных и общественных средств.

В России, по сведениям Министерства сельского хозяйства, в 2001–2002 гг. расходовали на борьбу с волком по 17 млн рублей, а подсчитанный урон достигал 132 и 144 млн. По моим расчетам, общий ущерб от волка, с учетом упущенной выгоды, выше, как минимум, на порядок, а специалисты Охотдепартамента РФ оценивают его (при численности вида около 50 тыс. особей) в 10 млрд рублей в год (Берсенев и др., 2010; Берсенев, Кульпин, 2011).

Гораздо эффективнее было бы, как в послевоенные годы, всем миром при государственной финансовой поддержке сократить численность волка за несколько лет до приемлемого уровня в 10 тыс. особей, и затем поддерживать ее на этой планке обычными охотничьими способами, восстановив утраченную систему страховых вознаграждений, а также поощрение охотников бесплатными лицензиями на отстрел копытных. Важно, чтобы добыча волка была выгодной для охотника и охотпользователей – только в этом случае можно рассчитывать на действенную и постоянную регуляцию численности хищника.

Экономия денежных средств, с учетом сохранения поголовья диких и домашних копытных и резкого уменьшения выплат премий, могла бы исчисляться миллиардами рублей. К примеру, в США в начале XX в. за 6 лет уничтожено не менее 300 тыс. волков и койотов, что способствовало бурному росту численности диких и домашних копытных, а каждый затраченный на борьбу с хищниками доллар принес 12 долларов чистой прибыли (Соловьев, 1925).

В советское время охотничьи чиновники ежегодно получали большие премии за организацию истребления волка. Отличниками соревнования обычно становились начальники охотничьих управлений, на подведомственной территории которых численность и, соответственно, добыча хищника была максимальной. По логике, лучшими следовало бы признавать тех, в чьих охотничьих угодьях поголовье волка была минимальным, а «рекордсменов» нужно было увольнять с работы в связи со служебным несоответствием. Этого принципа нужно придерживаться и в наши дни.

Поголовье бурого медведя в ряде областей, где необходимо восстановление ресурсов копытных, тоже следует регулировать более жестко.

Большой урон популяциям косуль наносят также рысь и лисица, и их численность при необходимости восстановления ресурсов копытных тоже нужно существенно ограничивать. Бродячих собак и волко-собачьих гибридов в охотничьих угодьях быть не должно.

Профилактика болезней

Чем выше уровень ведения охотничьего хозяйства, тем больше плотность населения диких копытных и их концентрация у водопоев, кормовых полей, подкормочных площадок и солонцов и тем меньше воздействие на популяции таких факторов естественного отбора, как крупные хищники, погода и снежный покров. При высокой плотности резко возрастает возможность развития опасных заболеваний, циркуляции инвазий и увеличивается вероятность гибели животных. Этому необходимо активно противодействовать путем оптимизации численности, отстрела больных и ослабленных особей и проведения регулярных ветеринарных мероприятий.

Чаще всего в повседневной практике охотоведы сталкиваются с проблемой оставшихся в живых «подранков», травматизма самцов диких копытных во время гона, с простудными заболеваниями, гельминтозами и пищевыми отравлениями. Подранков, конечно же, по возможности, нужно не допускать, а если они появились – изымать. Предотвратить травматизм и простудные заболевания зверей в природе практически невозможно. Переломы и вывихи шейных позвонков смертельны. Животных с открытыми переломами тоже выбраковывают. Закрытые переломы, даже конечностей, срстаются, если зверей не беспокоить. Вакцинации и дегельминтизации косуль и других оленьих, в отличие от кабана, обычно не требуется, но если уровень зараженности по каким-то причинам высок, то следует применить на подкормочных площадках необходимые препараты (обычно такие же, как и для крупного рогатого скота).

Некоторый ущерб поголовью, фермерскому в частности, наносят кормовые отравления. Основные источники отравлений – испорченные корма, растительные яды и агрохимикаты. Зернофураж, зерноотходы, комбикорма, корне- и клубнеплоды, сено, сенаж и силос чаще всего поражаются микроскопическими грибами-плесенями, продукты жизнедеятельности которых (микотоксины) резко снижают питательную ценность корма (содержание протеина – на 20%, жира – на 60, витамина В12 – на 50, лизина – на 40%), негативно воздействуют на эндокринную, экзокринную и иммунную системы организма и вызывают тяжелые заболевания (микотоксикозы) животных. Типичные их проявления: расстройство пищеварения, отказ зверей от корма или снижение его потребления, снижение показателей продуктивности и воспроизводства, учащение инфекционных заболеваний. Рост и развитие плесневых грибов в зерновом корме ускоряется при высокой влажности и нарушении целостности оболочки зерен (Лимаренко и др., 2007). Меры профилактики: не приобретать зараженное зерно или зерноотходы, не хранить долго дробленое и влажное зерно, всемерно защищать хранилища от влаги, не делать хранилища в металлических емкостях типа цистерн, на стенках которых постоянно образуется конденсат, тщательно вычищать кормушки. Главное – исключить заплесневелые и загнившие корма из рациона животных. И, опять-таки, при пищевых отравлениях животным помогут глинистые адсорбенты (бентониты, цеолиты, алюмосиликаты), т.е. глиняные солонцы, достоинства которых обсуждены выше.

Отравления косуль растительными ядами редки, но случаются, особенно при поедании рапса-00 (см. выше). Возможны они и при избыточном применении минераль-

ных удобрений, особенно азотных, что приводит к повышенному содержанию нитратов, нитритов, цианогенных соединений и других ядовитых веществ в растениях. При поедании кормов, легко подверженных брожению (капусты, корне- и клубнеплодов, ботвы, бобовых культур), возможно вздутие рубца. При признаках тимпании зверей преследуют, заставляя передвигаться легкой рысцой.

Советы по профилактике заболеваний и лечению животных можно получить в ветеринарных стационарах. К рекомендациям местных ветеринаров, тем не менее, следует относиться с большой осторожностью – большинство из них никогда не работали с дикими копытными и, нередко, их советы, мягко говоря, непрофессиональны.

Предотвращение потерь косуль в агроценозах и на транспортных магистралях

Косули приспособилась к жизни в окультуренных ландшафтах, однако жизнь в агроценозах чревата постоянной опасностью, исходящей не только от охотников и хищников. Потери дичи при механизированной уборке культур и при неправильном хранении и применении химикатов весьма значительны (см. выше).

Для предотвращения массовой гибели зверей под ножами и колесами сельскохозяйственных машин разработаны специальные агротехнические приемы уборки урожая. В частности, обработка поля от центра к краям, а не наоборот, как повсеместно практикуется у нас, или хотя бы с противоположной стороны от опушки позволяет животным своевременно перемещаться на соседние участки или в лес, и эти приемы должны неукоснительно соблюдаться. Для выпугивания затаившихся косулят и другой дичи сельхозмашины оборудуют специальными приспособлениями: впереди кошилка на металлической штанге крепят пружинящие рейки или гибкие стальные прутья (через 12 см), образующие гребенку, а в сторону нескошенного участка выносят штангу с волочащимися цепями и консервными банками, издающими сильный шум, или навешивают на ней яркое полотнище. В эксперименте, проведенном в ФРГ на 200 га сенокосных угодий, с помощью таких приспособлений спасено 83 косуленка, 9 зайцев и 96 фазанов. Перед тем как луг будет скошен, необходимо организовать его прочесывание и выпугивание дичи силами охотников, любителей природы и школьников. Чучела, белые полотнища, бумажные мешки, шелестящие предметы со световыми отражателями, фонари, установленные вечером накануне косьбы, тоже будут способствовать отпугиванию зверей и птиц.

Следует учитывать, что фермеры или механизаторы вряд ли по собственной инициативе станут применять менее удобные им агротехнические приемы или дооборудовать сельхозорудия специальными отпугивающими приспособлениями. Значит, необходим постоянный контроль и техническая помощь со стороны самих охотников и работников охотничьих хозяйств. Защитные устройства для оснащения сельхозмашин желательно предусматривать еще на стадии их проектирования.

Постоянный контроль нужен также за хранением и использованием минеральных удобрений (азотных, калийных и фосфорных) и средств защиты растений от сорняков и вредителей. Основную опасность представляют открыто лежащие на опушках или полях кучи удобрений, которые звери принимают за солонцы, протравленное зерно и распыление химикатов с самолетов.

Предотвращение потерь дичи на транспортных магистралях – тоже сложная задача, однако некоторые профилактические меры возможны. Особое внимание обра-

щают на размещение кормовых полей, подкормочных площадок, солонцов и водопоев – они не должны находиться вблизи дорог. Участки постоянных переходов животных через магистрали обозначают предупреждающими знаками и ограничивают скорость автомобилей до 60–80 км/ч. В местах, где случаи столкновений с копытными особенно часты, устанавливают с двух сторон двухметровый сетчатый забор с яркой полосой сверху, хорошо заметной издали. Различные отпугивающие средства – чучела, столбики с рефлекторами, зеркала и другие приспособления, как показала практика, малоэффективны.

Акклиматизация и реакклиматизация

Искусственное расселение копытных, как показала практика, обычно не приводит к увеличению поголовья и восстановлению ареалов животных, если не созданы необходимые условия для их нормальной жизни. А если они созданы, то оставшиеся в живых животные естественным путем способны быстро занять пустующую экологическую нишу и увеличить свое население и без расселения. «Освежение» крови, проводимое без достаточного научного обоснования, нигде не принесло желаемого трофейного результата. Зато негативные последствия такой работы очевидны: гибридизация, *изменение генофонда*, неясность таксономического статуса образованных группировок, изменение качества аборигенных популяций и невозможность достоверной идентификации трофеев без специальных исследований. Следует учесть также дороговизну этого мероприятия, сложность отлова, транспортировки и передержки, гибель значительной части отловленных животных, распространение паразитов и болезней.

Масштабная работа по акклиматизации и реакклиматизации европейской и сибирской косуль, проведенная советскими охотоведами в XX в., привела к образованию смешанных популяций в Восточной Европе (см. выше). Нужно ли ее продолжать, и что делать со смешанными популяциями?

Европейская косуля полностью восстановила и значительно расширила свой исторический ареал. Поэтому расселять ее где-либо нет надобности. Она, к тому же, вряд ли будет многочисленной в многоснежных районах на севере и востоке своего современного ареала в России, и, скорее всего, со временем ее вытеснит отсюда более пластичная сибирская форма. Дальнейшая реакклиматизация сибирской косули в ее исконном историческом ареале на Русской равнине возможна, но эта дорогостоящая работа при сегодняшней негативной ситуации в охотничьем хозяйстве нужна лишь в ограниченных масштабах, в основном для заполнения охотничьих парков.

Некоторые охотоведы, специализирующиеся в трофейном деле, предлагают уничтожить «рукотворные» смешанные популяции, что абсолютно не имеет смысла, поскольку на Русской равнине соприкасаются и накладываются один на другой естественные ареалы европейской и сибирской косуль.

Замечу, что охотоведы-«преобразователи» существенно изменили также генофонд кабана (Данилкин, 2002; Давыдова и др., 2013); благородного оленя (Данилкин, 1999; Кузнецова и др., 2012, 2013) и многих других охотничьих видов. Пора бы, наконец, задуматься о негативных генетических последствиях интродукции и реинтродукции (хотя бы в плане охотничьего трофейного дела – Данилкин, 2010) и прекратить практику «смешивания» разных форм!

Полевая (видовая, половая, возрастная, трофейная) идентификация

Охотоведы, егеря и охотники должны знать особенности развития животных, индивидуальную и географическую изменчивость рогов (см. выше), уметь различать европейскую и сибирскую косуль и их трофеи, уметь определять возраст и трофейное качество животных в полевых условиях.

Идентификация европейской и сибирской косуль и их трофеев. Это особенно необходимо в Восточной Европе, где обитает и европейская, и сибирская косули, есть смешанные популяции и гибридные особи.

Европейская косуля мельче сибирской (табл. 55), однако в полевых условиях достоверно различить их весьма сложно. Идентификация реальна лишь по окраске метатарзальных желез: у первых они темно-бурые или темно-коричневые, у вторых – рыжеватые, почти не отличающиеся от окраски конечностей (фото 5). Другие важные отличительные признаки – размеры и форма рогов и длина зубных рядов. У первой длина альвеолярного ряда коренных зубов верхней челюсти в среднем равна 53–62 (известный максимум – 67), нижнего – 60–67 (72) мм, у второй – 64–69 и 71–76 мм соответственно. Череп с зубными рядами, превышающими 67 (верхний) и 72 (нижний) мм, длиной рогов более 30 см и их размахом более 24 см достоверно принадлежит сибирской косуле. Наибольшая достоверность видовой идентификации животных и трофеев может быть получена, однако, лишь при сравнении комплекса признаков (табл. 55).

При затруднениях (гибридные особи) и в спорных случаях не обойтись без анализа митохондриальной ДНК этих зверей (его можно сделать в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН). Поэтому при отстреле в Восточной Европе, как вам кажется, европейской косули с рекордными или медальными рогами необходимо заспиртовать небольшой (2–5 г) кусочек мяса.

Идентификация особей этих видов по следам или визуально в зимний (учетный) период, когда рога у самцов находятся на стадии роста, невозможна, и на практике нередко приводит к «открытиям». Европейскую косулю, например, охотоведы «обнаруживали» в Заволжье, на Урале и даже в Сибири.

Определение пола и возраста. Определение пола животных в летний период, когда самцы носят рога, а самки безроги, не сложно. Основной отличительный признак самцов, сбросивших рога осенью, – свисающий под брюхом пучок волос вокруг препуция, а также более «короткая» и толстая шея. Самки опознают по висающему пучку волос, закрывающему мочеполовое отверстие, который четко выделяется на заду желтым пятном на фоне белого зеркала (рис. 64).

Определение возраста косуль – более сложная проблема. На расстоянии с уверенностью можно опознать только сеголетков, самок старше года и самцов старше двух лет.



Рис. 64. Отличительные половые признаки самцов (верхний ряд) и самок косуль в зимний период.

Таблица 55. Морфометрические и морфологические отличия европейской и сибирской косуль («ключи») для видовой идентификации)

Признаки	Европейская косуля				Сибирская косуля			
	взрослые самцы		взрослые самки		взрослые самцы		взрослые самки	
	M*	lim	M*	lim	M*	lim	M*	lim
Длина тела, см	108–130	86–139	107–130	75–140	128–144	119–162	126–144	114–159
Высота в холке, см	66–85	54–96	66–85	55–90	81–94	78–106	82–91	75–100
Обхват туловища, см	64–82	56–84	64–79	57–90	76–94	71–110	75–91	72–103
Длина уха, см	13–15	12–16	12–15	12–16	13–16	12–18	13–15	13–18
Длина ступни, см	34–42	32–43	34–41	31–44	39–45	37–47	37–43	34–45
Масса, кг	24–32	15–39	22–32	15–39	35–50	27–70	32–47	28–55
Максимальная длина черепа, мм	192–213	179–224	190–212	171–227	214–244	207–269	219–239	209–254
Максимальная ширина черепа, мм	91–96	73–102	86–92	78–99	95–106	91–120	92–100	88–105
Длина носовых костей, мм	54–67	43–73	53–66	39–73	69–80	57–90	74–80	64–88
Длина верхнего ряда зубов, мм	54–62	50–67	53–62	46–67	64–69	55–75	64–69	57–75
Длина нижнего ряда зубов, мм	62–66	57–72	60–67	56–71	71–76	65–83	71–76	67–85
Барабанные камеры			Маленькие				Большие	
Длина рогов, см	17–26	7–30	-	-	28–33	16–48	-	-
Размах рогов, см	8–14	2–24	-	-	17–30	6–47	-	-
Число отростков	3, редко 4		-	-	3–7		-	-
Форма рогов	Прямые, слабо лировидные		-	-	Лировидные		-	-
“Жемчужины”	От основания до 1-го отростка		-	-	От основания до 2-го отростка		-	-
Окраска головы летом	Серая или бурая, резко отличающаяся от ярко-рыжей окраски туловища				Рыжеватая, не отличающаяся резко от окраски туловища			
Окраска волос на метатарзальных железах	Темно-бурая, темно-коричневая, резко отличающаяся от рыжей окраски конечностей				Рыжеватая, почти не отличающаяся от окраски конечностей			

*Разные популяции.

Сеголетки легко отличаются от взрослых размерами тела и более темной окраской головы и туловища в зимнем меху (не всегда). Годовалые особи обоих полов менее массивны по сравнению с взрослыми, их ноги кажутся длинными, круп слегка приподнят сзади, голова узкая, шея тонкая и длинная, при движении поставлена почти вертикально, морда темная. Двухлетние самцы внешне выглядят более крепкими, чем годовалые, однако все еще стройными, на носу выражено светлое пятно. Туловище средневозрастных самцов кажется приземистым, ноги короткими, шея толстая, мощная, наклоняющаяся к низу с возрастом. Престарелые самцы и самки костисты, тощи, при спокойной ходьбе держат шею почти параллельно земле (рис. 65), из-за седых волос светлеет окраска головы и туловища, самки кажутся длинномордыми, у самцов на брюхе заметно выделяются сильно отвисшие волосы вокруг препуция. Молодые особи вылинивают первыми, старые – последними. Старые звери, в отличие от молодых, всегда более осторожны, выходят на кормежку последними и держатся отдельно.

Рога тоже служат отличительным признаком возраста у самцов (рис. 66). Отсутствие отростков свидетельствует о том, что эти рога первые, но у части хорошо разви-

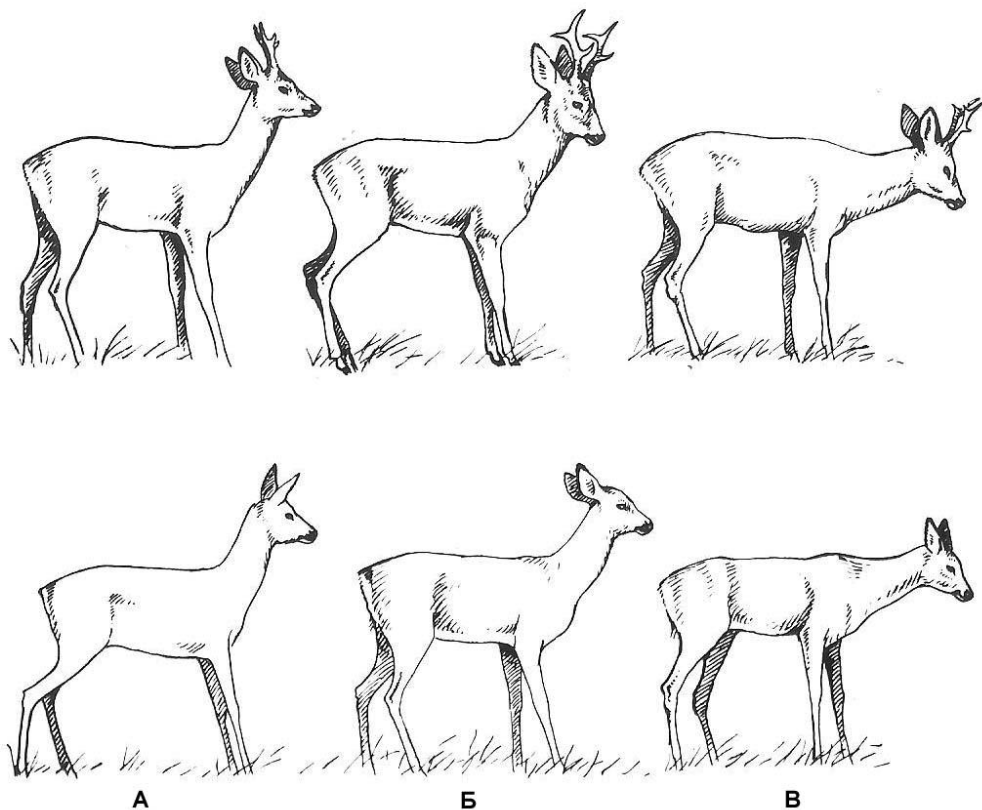


Рис. 65. Возрастные отличия телосложения у самцов и самок косуль.

А – молодые, Б – средневозрастные, В – старые особи.

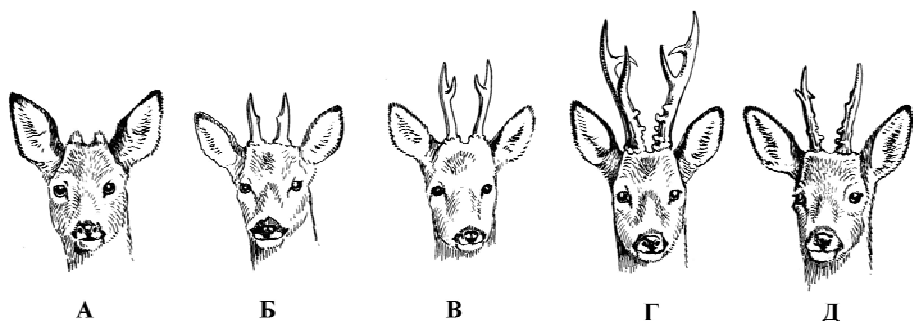


Рис. 66. Возрастная изменчивость рогов у самцов косуль.
А – сеголетка; Б – годовалый; В – одно-двухлетний; Г – средневозрастной; Д – старый.

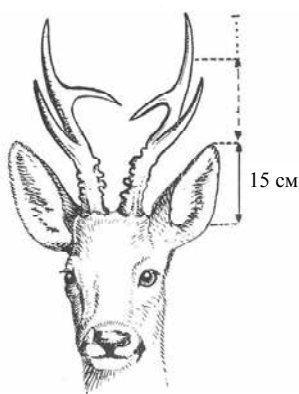


Рис. 67. Определение примерного размера рогов самцов косуль в полевых условиях.

тых годовалых особей уже имеются два и, изредка, три отростка (фото 7). У двухлетних особей обычно два отростка, но нередко особи и с тремя. У средневозрастных животных типичные рога трехотростковые, их основания и стержни утолщены. Чем больше возраст, тем толще и короче, в связи с ежегодным сбрасыванием, основания рогов. У старых самцов рога деградируют, отростки малы или исчезают, рога из-за редукции оснований кажутся «посажеными» на череп.

Определение размера рогов. Примерную длину рогов у самцов косуль в полевых условиях легко определить, соизмеряя их с длиной ушей (рис. 67). Средняя длина уха взрослой европейской косули равна 13 см, сибирской – 15 см. Этот способ измерения пригоден и для других видов копытных с учетом длины их ушей.

Селекция

Охотничьи звери в условиях рыночной экономики стали живым товаром, и чем он качественнее, тем дороже можно его продать. Выращивание качественных животных с высокими трофейными показателями становится основным стимулом развития современного охотничьего хозяйства, но успех в этом деле вряд ли возможен без «селекции» (*выбора, отбора, но не выведения в данном случае*).

Генофонд видов и фенотип животных формировались в результате естественного отбора многие тысячелетия. В природе только самые крупные, сильные звери с большими рогами способны победить соперников, захватить лучшие территории и больше самок и оставить свое потомство. Известный принцип эволюции – изменчивость, наследственность, отбор – лежит и в основе любой «селекционной» работы.

Основные критерии при выборочном отстреле косуль – качество особей, соответствующее тому или иному возрасту, и качество популяции в целом. Важнейшие признаки определения качества – размер и масса тела, размер рогов, физическое состоя-

Таблица 56. Изменчивость длины нижней челюсти (мм) сеголетков (самцов и самок) в курганской группировке сибирской косули в ноябре и декабре разных лет

Год	Месяц	n	M±m	lim	σ
1994	Ноябрь	105	164,2±0,6	147,0–175,7	5,7
1995	–"	116	164,3±0,4	150,5–175,2	4,6
1994	Декабрь	76	167,1±0,7	153,0–178,7	6,2
1995	–"	19	165,9±1,2	153,4–174,1	5,2
1996	–"	31	167,2±0,9	150,7–174,1	5,0
1998*	–"	70	163,3±0,7	149,6–177,9	6,1

*После многоснежной зимы 1997/98 гг.

ние и репродуктивные возможности животных. Между массой тела и степенью развития черепа и рогов существует тесная корреляция. Отбор особей по массе непременно скажется и на качестве трофеев.

Каждый зверь должен визуальнo сравниваться по этим параметрам с другими особями того же возраста, а группировка – по сравнению со средними показателями других группировок этого подвида или вида (средние популяционные показатели см. выше). Надежными биологическими индикаторами состояния популяции могут быть масса тела, длина нижней челюсти особей, размеры и масса рогов самцов (Eiberle, 1965; Приедитис, 1985; Рандвээр, 1989).

О качестве приплода можно судить по длине нижней челюсти сеголетков, добытых в одном и том же месяце в разные годы. Потомство, появившееся на свет после многоснежных зим, обычно мельче и слабее (табл. 56), и большинство таких особей нужно изымать из популяции.

Если морфометрические параметры популяции уменьшаются, необходимо искать причину ухудшения ее состояния. Признаки вырождения обычны в сильно разреженных охотниками и изолированных популяциях животных, особенно при малой доле взрослых самцов, в результате чего отдельные особи далеко не лучшего качества оставляют чрезмерную концентрацию своих потомков, которые затем спариваются друг с другом. В небольших группировках при частых близкородственных скрещиваниях происходит закрепление одних аллелей при одновременной утрате других. Этот генетико-автоматический процесс изменения частоты генов в популяции в ряду поколений, приводящий, как правило, к снижению изменчивости популяций, получил название «дрейфа генов». В неизолированных популяциях диких копытных, к счастью, много мигрирующих особей, что обеспечивает необходимый приток генов.

Специалистам охотничьего хозяйства, следовательно, необходимо не только поддерживать плотность населения косуль на высоком уровне, но и следить за количеством качественных взрослых самцов в популяциях. В деградировавшие изолированные группировки необходим завоз качественных самцов из других районов при элиминации местных зверей.

Ухудшение качества и уровня воспроизводства популяций чаще все же связано с чрезмерной плотностью населения дичи, недостатком качественного корма или массовым заражением животных эндопаразитами. Сокращение поголовья до оптимальных размеров, селективный отстрел, качественная подкормка и необходимые ветеринарные мероприятия, как правило, приводят популяцию в нормальное состояние.

Продолжительность жизни отдельных маркированных косуль в природе достигает 15–17 лет, но в эксплуатируемых группировках они редко живут больше 10 лет.

Масса тела, рогов и наивысшая воспроизводительная способность у этих зверей максимальны в возрасте от 3 до 7–9 лет, после чего начинается деградация. Соответственно эксплуатируемую популяцию нужно поддерживать в обозначенном средневозрастном диапазоне, изымая большую часть молодых и всех старых особей, что позволит также существенно сократить их очень высокую зимнюю смертность.

Основные принципы селекции просты. На племя оставляют самых крупных, мощных, жизнестойких средневозрастных животных с максимальным репродуктивным потенциалом и, напротив, изымают из популяции худших по качеству. Выбраковке подлежат:

– животные с явными признаками болезни (растрепанная или свалывающаяся шерсть вне периода линьки, кашель, чрезмерное истощение, хромота, сторбленность, запачканный зад, ненормальное поведение);

– подранки и травмированные звери;

– уродливые особи;

– особи с сильно задержанной линькой и аномальной окраской;

– старые звери;

– сеголетки, оставшиеся без матерей;

– позднородившие самки с их приплодом;

– семьи с плохими качественными показателями;

– самые слабые детеныши в семьях или группах;

– неполноценные самцы: комолые, с многоствольными, «париковыми», «бараньими», уродливыми, несимметричными, слабыми и деградированными рогами;

– мелкие для своего возраста животные.

В охотничьем хозяйстве разных странах приняты различные пороги возрастных классов косуль. Однако на практике обычно достаточно различать 4 возрастные категории: сеголетки (до 1 года), годовалые, средневозрастные и старые.

Выборочный отстрел сеголетков несложен, поскольку осенью и зимой семья держится вместе и есть возможность сравнения. Слабейшего детеныша отстреливают невзирая на его пол, из двойни изымают одного, из тройни – двух, оставляя самого крупного.

Среди годовалых особей особенно тщательно отбирают самцов – выбраковывают всех особей с рогами, вершины которых ниже кончиков ушей и без видимых отростков.

Среди самок сохраняют самых крупных, крепкой конституции, наиболее плодовитых и жизнестойких средневозрастных особей. Старые опытные животные, уцелевшие при очень непростых условиях жизни, тоже весьма полезны для группировок, а их плодовитость практически до смерти не меньше, чем у молодых. Тем не менее сильно исхудавших старых особей нужно изымать, иначе они все равно погибнут зимой.

Выбраковку взрослых самцов косуль (старых, с маленькими, тонкими, уродливыми, кривыми, несимметричными и деградировавшими рогами) важно произвести до начала гона. Это вызвано следующими обстоятельствами. Взрослые самцы – сугубо территориальные животные в весенне-летний период. Однажды заняв территорию, они, как правило, удерживают ее всю жизнь, и кроют, в первую очередь, самок, живущих на их летних участках обитания. Пространственная структура популяции в летний период выглядит как «сотовая» система – в каждой «клетке» размером от нескольких десятков до 1–2 сотен гектаров есть хозяин территории, порой не самого лучшего качества, который до глубокой старости изгоняет со своих владений всех молодых

самцов. При выбраковке некачественного взрослого самца у качественного молодого зверя появляется возможность закрепиться на освободившейся территории. В противном случае молодые самцы вынуждены эмигрировать, что вряд ли хорошо для конкретного охотничьего хозяйства. Хорошие егеря обычно знают территории каждого взрослого самца, и отбор их по качеству не вызывает проблем.

Главное в «селекционной» работе в популяциях косуль, как, впрочем, и у всех видов копытных, – бережное отношение к элитным самцам. Многие западноевропейские популяции деградировали именно из-за длительного выборочного отстрела особей с большими рогами. Ценность живого элитного самца для популяции и охотничьего хозяйства многократно превышает стоимость трофея. Поэтому таких самцов желательно добывать лишь на стадии начала деградации рогов (в возрасте старше 7–9 лет) и не ранее второй половины гона – они должны успеть оставить качественное потомство.

Однако и в «селекции» нужно знать меру: она должна быть совместимой с динамикой естественного отбора и не должна быть направлена на преднамеренное изменение генофонда популяции.

Фермерское разведение

Сибирскую или европейскую косуль целесообразно разводить во всех фермерских охотничьих хозяйствах (Данилкин, 2011а). Эти животные грациозны, красивы и очень популярны у охотников и экологических туристов. Они сравнительно легко переносят перенаселенность и, как показал наш опыт, при хорошем кормлении неплохо размножаются даже при плотности 4–7 особей на 1 га. Ресурсный потенциал охотничьего фермерства в России – сотни тысяч особей как минимум.

Основные проблемы фермерского разведения косуль:

- разрешительная система, чиновничий произвол и коррупция;
- зверей пока сложно приобрести;
- их стоимость непомерно высока;
- при отлове, перевозке, передержке и содержании возможна гибель значительной части зверей (в основном из-за неумелого обращения с животными, неправильного ухода и кормления);
- взрослые самцы летом территориальны и агрессивны, не терпят соперников, доставляют большое беспокойство беременным и лактирующим самкам (в небольших вольерах их приходится отделять от самок), некоторые из них бывают опасными для людей;
- косулям нужны высококачественные корма, злаковое сено для них непригодно.

В вольерах предпочтительнее разводить сибирскую косулю. Ее масса в 1,5–2 раза больше, чем европейской, она легче переносит многоснежные и морозные зимы и имеет лучшее трофейное качество. Вместе эти виды содержать не стоит из-за проблем гибридизации (см. выше). Однако научный и натуралистический интерес в их совместном разведении, несомненно, есть, и немалый.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состояния и использования ресурсов косуль и других копытных в России (Данилкин, 1999, 2002, 2005, 2006, 2009, 2010, 2011) не оставляет сомнений в том, что их скудность и низкая биологическая продуктивность популяций вызваны непрофессионализмом управления на федеральном и региональном уровнях. Основные системные ошибки:

- неадекватная законодательная и нормативная база;
- неэффективная организация охотничьего хозяйства;
- слабая охрана животного мира или ее отсутствие;
- чрезмерная численность хищников в охотничьих угодьях;
- эксплуатация депрессивных популяций копытных;
- преимущественный отстрел взрослых особей обоего пола, что приводит к нарушению половозрастной структуры и омоложению группировок, снижению уровня воспроизводства и массовой смертности сеголетков-сирот;
- отсутствие системы сохранения животных в многоснежные и гололедные зимы.

Пора, наконец, осознать, что этап простого «сбора урожая» в охотничьих угодьях закончился, и пришло время перехода к интенсивным формам ведения охотничьего хозяйства, расширенному воспроизводству и рациональному использованию ресурсов диких копытных, к управлению условиями их обитания.

При более разумном устройстве охотничьего хозяйства и осмысленном управлении ресурсами численность и добычу косуль и других копытных в России *реально увеличить в несколько раз*. При этом очень важно, в связи с выбранным охотничьими чиновниками «трофейным» курсом и массовой «охотой на самцов с высокими трофейными достоинствами», сохранить качественные популяции с адаптивным генофондом.

В «Положении об охотничьих трофеях в Российской Федерации» (2010), подготовленном специалистами ВНИИОЗ, Росохотрыболовсоюза и экспертами СИС, есть замечательная установка для охотоведов: *«В процессе охоты подавляющее количество трофейных особей, являющихся наиболее ценными производителями, должно быть сохранено. ... Являясь конечным продуктом и имея цену, охотничьи трофеи влияют на окупаемость затрат охотничьих хозяйств, с одной стороны, а с другой стороны – при неумелом отстреле животных могут стать причиной деградации целых популяций»* (стр. 4).

Поэтому повторю еще раз: доблесть охотника и, тем более, егеря или охотоведа, не в том, чтобы добыть самого крупного зверя с самыми большими рогами (большого ума и сноровки для уничтожения племенного поголовья, особенно во время гона, не надо!), а в том, чтобы изъять из популяции худшую и наименее жизнестойкую (сеголетка, старого зверя) особь. Только так, изымая наименее жизнестойких и неполноценных в чем-то особей и максимально сберегая лучших, можно предотвратить деградацию группировок крупной дичи и значительно увеличить их продуктивность благодаря сохраненным средневозрастным животным.

Успеха в сохранении, увеличении и неистощимом использовании ресурсов диких копытных и других охотничьих видов можно достичь лишь при коренном *реформировании* охотничьего хозяйства страны!

ЛИТЕРАТУРА

- Абатуров Б.Д.* Параметры качества корма как показатели обеспеченности пищей и устойчивости популяций растительноядных млекопитающих // VI съезд териол. о-ва. М., 1999. С. 3.
- Абатуров Б.Д.* Кормовые ресурсы, обеспеченность пищей и жизнеспособность популяций растительноядных млекопитающих // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1251–1271.
- Абраменок П.П.* Дикие копытные звери Прибайкальского природного национального парка // Эколого-географическая характеристика зооценозов Прибайкалья. Иркутск, 1995. С. 111–121.
- Абрамов К.Г.* Копытные звери Дальнего Востока. Хабаровское кн. изд-во, 1954. 128 с.
- Абрамов К.Г.* Копытные звери Дальнего Востока и охота на них. Владивосток: Приморское кн. изд-во, 1963. 131 с.
- Аверин Ю.В.* Экология козули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в Ильменском заповеднике // Тр. Ильменского заповедника. 1949. Вып. 4. С. 9–62.
- Аверин Ю.В.* Главнейшие изменения в видовом составе фауны млекопитающих и птиц Молдавии в XVII–XX столетиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960а. Т. 65, вып. 2. С. 5–12.
- Аверин Ю.В.* Некоторые изменения в составе охотничье-промысловой фауны Молдавии за последние столетия // Охрана природы Молдавии. 1960б. Вып. 1. С. 125–132.
- Адамович В., Ойцось И.* Причины гибели козули в Вольнской области // Охота и охотничье хоз-во. 1963. № 4. С. 27–28.
- Айзин Б.М.* Копытные // Охотничье-промысловые звери Киргизии. Фрунзе, 1969. С. 78–111.
- Айыы У.-А.* О роли хищных млекопитающих в экономике Республики Саха (Якутия) // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012а. С. 489–490.
- Айыы У.-А.* Рысь Якутии нуждается в немедленной охране // Там же. 2012б. С. 493–494.
- Алексеева Л.И.* Териофауна раннего антропогена Восточной Европы. М.: Наука, 1977. 216 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 300)
- Алексеева Л.И.* Териофауна верхнего плейстоцена Восточной Европы (крупные млекопитающие). М.: Наука, 1990. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 455)
- Алексеева Э.В.* Млекопитающие плейстоцена юго-востока Западной Сибири. М.: Наука. 1980. 137 с.
- Алексеева Э.В., Горбунов С.В.* К истории изучения четвертичной фауны острова Сахалин // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). М., 2007. С. 12.
- Алмэшиан Х.А.* Лесное хозяйство и дикие копытные в Румынской Народной Республике // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 118–123.
- Андреева Е.Г., Петренко А.Г.* Древние млекопитающие по археозоологическим материалам Среднего Поволжья и Верхнего Прикамья // Из археологии Волго-Камья. Казань, 1976. С. 137–189.
- Антипин В.М.* Млекопитающие Казахстана. Копытные. Алма-Ата: Казгосиздат, 1941. Т. 3. 107 с.
- Антипов Е.И.* Зимнее питание марала и козули в Западном Саяне // Исследования компонентов лесных биогеоценозов Сибири. Красноярск, 1976. С. 37–40.
- Антонов А.Л.* Состояние популяций копытных кедрово-широколиственных лесов Приамурья при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1999. 23 с.
- Арабули А.Б.* Кочевки европейской козули (*Capreolus capreolus capreolus* Linne) в Кахетии и вызывающие их причины // Зоол. журн. 1963а. Т. 42, вып. 7. С. 1113–1115.
- Арабули А.Б.* О питании европейской козули (*Capreolus capreolus capreolus* L.) на Цив-Гомборском хребте // Сообщ. АН ГССР. 1963б. Т. 30, № 4. С. 467–474.

- Арабули А.Б.* Косуля в Восточной Грузии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1966. 22 с.
- Арабули А.Б.* К изучению экологии косули (*Capreolus capreolus* L.) на Кахетинском Кавкасионии // Тр. Ин-та зоологии АН ГССР. 1967. С. 166-199. (Материалы к фауне Грузии. Вып. 2.)
- Арабули А.Б.* Дикая свинья, косуля и олень в Абхазии. Тбилиси, 1972. 99 с. На груз. яз.
- Арабули А.Б.* Кабан, косуля и олень на Малом Кавказе. Тбилиси, 1977. 82 с. На груз. яз.
- Аргунов А.В.* История формирования ареала и современное распространение сибирской косули в Якутии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2007а. С. 27–28.
- Аргунов А.В.* Факторы динамики численности косули в Центральной Якутии // Там же. Киров, 2007б. С. 29–30.
- Аргунов А.В.* Использование и охрана косули в Якутии // Вестн. охотоведения. 2007в. Т. 4, № 2. С. 207–210.
- Аргунов А.В.* Экология сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) в Центральной Якутии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Благовещенск, 2009. 22 с.
- Аргунов А.В.* Репродуктивные параметры сибирской косули на севере ареала // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012. С. 53–54.
- Аргунов А.В.* Формирование ареала и современное распространение сибирской косули (*Capreolus pygargus*, Cervidae) в Якутии // Зоол. журн. 2013. № 3. С. 346–452.
- Аргунов А.В., Степанова В.В.* Структура рациона сибирской косули в Якутии // Экология. 2011. № 2. С. 144–147.
- Арнаутовский И.Д., Сенчик А.В., Тоушкин А.А.* Характеристика кормовых ресурсов и особенностей питания сибирской косули в Приамурье // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2007. С. 215–217.
- Ахметов А.А.* О миграциях сибирской косули (*Capreolus pygargus*) в Северном Казахстане // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012. С. 372–373.
- Бабак Т.В., Туманов И.Л., Кожяев А.А.* Современное положение и статус вида *Capreolus capreolus* (L.) на Северо-Западе России // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 78–79.
- Бадер Н.* Некоторые вопросы палеогеографии Урала и Северо-Восточной Европы в свете археологических данных // Материалы по четвертичному периоду СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 2. С. 140–149.
- Байдавлетов Р.Ж.* Радиональное использование ресурсов основных охотничье-промысловых животных Казахстанского Алтая как основа сохранения их биоразнообразия // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012. С. 276–277.
- Байдавлетов Р.Ж., Байдавлетов Е.Р.* Развивать трофейное дело в Казахстане // Там же. 2012. С. 274–276.
- Байкалов А.Ф., Семенов Г.К.* Авиачет численности косули в Хакасии // Проблемы охотничьего хозяйства Красноярского края. Красноярск, 1971. С. 104–108.
- Балейшис Р.М., Блузма П.П.* Возрастная изменчивость рогов косули в Литве // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 6. С. 3–9.
- Балейшис Р.М., Прусайте Я.А.* Питание европейской косули в небольшом лиственном лесу Северной Литвы в 1975–1976 гг. // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. 1980. Т. 1 (89). С. 85–91.
- Банинчиков А.Г.* Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 669 с.
- Барабаш-Никифоров И.И.* Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронежское кн. изд-во, 1957. 370 с.
- Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н.* Териология (учебное пособие). М.: Высш. шк., 1963. 396 с.
- Баранчев Л.М.* Массовые непериодические миграции косуль в Амурской области // Миграции животных. М., 1962. Вып. 3. С. 26–36.
- Бараташвили Т.* Рысь в Боржомском заповеднике // Охота и охотничье хоз-во. 1982. № 2. С. 12–13.

- Барышников Г.Ф., Гарутт В.Е., Громов И.М. и др. Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 456 с.
- Баскин Л.М. Поведение копытных. М.: Наука, 1976. 295 с.
- Бекенов А.Б., Байдаветов Р.Ж., Грачев Ю.А. Ресурсы диких копытных в Казахстане и перспективы их использования // Вестн. АН Республики Казахстан. 1992. Вып. 7. С. 19–24.
- Белов С.Н., Николаев В.В., Унжаков В.В., Юдин Б.С. Движение численности копытных в Новосибирской области и определяющие ее факторы // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 67–69.
- Белоусов Н.И. Некоторые аспекты экологии косули в условиях высокогорий // Проблемы экологии позвоночных Сибири. Кемерово, 1978. С. 164–171.
- Белый В.И. Состав и распределение охотничье-промысловой фауны млекопитающих Якутии // Промысловая фауна и охотничье хозяйство Якутии. Якутск, 1963. Вып. 1. С. 5–19.
- Бельшев Б.Ф. Распространение косули в Западной Сибири // Охотник Сибири. 1934. № 11/12. С. 27.
- Белянин В.Н. Размещение и численность косули в Жигулевском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 63.
- Белянин В.Н. Волки в Жигулях // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 86–87.
- Белянин В.Н. Материалы по смертности копытных в Жигулевском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980а. С. 122–123.
- Белянин В.Н. Размещение и численность косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в Жигулевском заповеднике // Физиологическая и популяционная экология животных. Изд-во Саратовского ун-та, 1980б. Вып. 6 (8). С. 186–189.
- Бербер А.П. Охотничье-промысловые ресурсы Казахстана (учет, охрана, воспроизводство и использование). Караганда, 2008. 456 с.
- Берсенев А.Е., Кульпин А.А. Проблема регулирования численности волка в Российской Федерации // Государственное управление ресурсами. Охота и охотничьи ресурсы Российской Федерации. Спецвыпуск, 2011. С. 157–160.
- Берсенев А.Е., Кульпин А.А., Губарь Ю.П. Волк и численность охотничьих видов копытных // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных Евразии. М., 2010. С. 33–40.
- Бибикова В.И. Из истории голоценовой фауны позвоночных в Восточной Европе // Природная обстановка и фауна прошлого. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. Вып. 1. С. 119–146.
- Бибикова В.И. О смене некоторых компонентов фауны копытных на Украине в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 6. С. 67–72.
- Бионкур А.А. О состоянии ружейного дела в России // Природа и охота. М., 1901. Кн. 8. С. 10–16.
- Блузма П.П. Половые различия и возрастные изменения веса и размеров тела *Capreolus capreolus* (Cervidae) в Литве // I Междунар. конгр. по млекопитающим. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 1. С. 72–73.
- Блузма П.П. Косуля в Литве (эколого-морфологическая характеристика): Дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 30 с.
- Боесков Г.Г. Кариотип сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) с северной границы ареала // Докл. АН. 1998. Т. 359, № 5. С. 713–715.
- Боесков Г.Г., Данилкин А.А. О таксономическом статусе сибирской косули (*Capreolus pygargus*, Cervidae) Центральной Якутии // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 9. С. 1080–1083.
- Болденков С.В., Крайнев Е.Д., Галака Б.А. О завозе на Украину дальневосточных кабана, пятнистого оленя и косули // Пути повышения эффективности охотничьего хозяйства. Иркутск, 1971. Ч. 1. С. 41–43.
- Большаков В.Н., Корытин Н.С., Марков Н.И., Погodin Н.Л. Копытные (Mammalia, Artiodactyla) на Среднем Урале. Екатеринбург, 2009. 160 с.
- Борейко В.Е. Дон Кихоты. История. Люди. Заповедники. М.: ЛОГАТА, 1998. 288 с.
- Борисов Б.П., Гибет Л.А., Губарь Ю.П. и др. Фонд охотничьих угодий и численность основных видов диких животных в РСФСР. М., 1992. 97 с.
- Борисов Б.П., Володина О.А., Губарь Ю.П., Ломанова Н.В., и др. Состояние ресурсов охотничьих копытных животных, медведей, соболя, бобра, выдры и их добыча в Российской Федерации в 2003–2008 гг. М., 2007. 96 с.

- Браунер А.А.* К какому виду принадлежат косули Южной России и Крыма? // Зап. Крымского о-ва естествоиспыт. Симферополь, 1915. Т. 5. С. 112–114.
- Браунер А.А.* Сельскохозяйственная зоология. Киев: Укриздат, 1923. 436 с.
- Браунер А.А.* Про сибірську козулю // Україн. мислив. та рибалка. 1928. № 10. С. 33.
- Бромлей Г.Ф.* Отряд копытные // Млекопитающие Зейского заповедника. Владивосток, 1984. С. 107–117.
- Бромлей Г.Ф., Кучеренко С.П.* Копытные юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука, 1983. 305 с.
- Бутурлин С.А.* Настольная книжка охотника. Свердловск: Издание Уральского обл. к.-п. союза охоты, 1924. 256 с.
- Брюсов А.Я.* Свайное поселение на р. Модлоне и другие стоянки в Чарозерском районе Вологодской области // Матер. и исслед. по археологии СССР. 1951. № 20. С. 7–76.
- Вангенгейм Э.А.* Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Азии. М.: Наука, 1977. 171 с.
- Вангенгейм Э.А., Флеров К.К.* Систематический обзор основных отрядов млекопитающих. Отряд Artiodactyla. Парнопалые // Стратиграфия СССР. Четвертичный период. М., 1982. П/т 1. С. 326–329.
- Варнаков А.П.* Олени и косуля в Волгоградской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 68–69.
- Ватолин Б.А.* Размещение, численность и влияние экологических факторов на популяцию косули в ландшафтах Брянской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 69–70.
- Верещагин Н.К.* Млекопитающие Кавказа. М.; Л: Изд-во АН СССР, 1959. 703 с.
- Верещагин Н.К., Барышников Г.Ф.* Ареалы копытных фауны СССР в антропогене // Тр. Ин-та зоологии АН СССР. 1980. Т. 93. С. 3–20.
- Верещагин Н.К., Русаков О.С.* Копытные северо-запада СССР. Л.: Наука, 1979. 309 с.
- Вершинин А.А.* Расселение охотничьих животных в Подмоскowie // Вопросы повышения продуктивности охотничьих угодий. М., 1969а. С. 50–99.
- Вершинин А.* Расселение дичи в Подмоскowie // Охота и охотничье хоз-во. 1969б. № 8. С. 10–13.
- Ветлицин П.И.* О «ходовой» козе в Амурской области // Природа и охота. 1902. № 11. С. 1–8.
- Вислобокова И.А.* О местонахождениях эоплейстоценовых млекопитающих в Павлодарском Прииртышье // Геология и геофизика. Новосибирск, 1973. № 5. С. 123–125.
- Вислобокова И.А.* Ископаемые олени Монголии // Тр. Совместной сов.-монг. палеонтол. экспедиции. М.: Наука, 1983. Вып. 23. 78 с.
- Вислобокова И.А.* Ископаемые олени Евразии // Тр. Палеонтол. ин-та. 1990. Т. 240. 208 с.
- Вислобокова И.А., Калмыков Н.П.* К истории косуль // Палеотериология. М.: Наука, 1994. С. 214–235.
- Владышевский Д.В.* О факторах численности европейской косули // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 3. С. 438–443.
- Владышевский Д.В., Ельский Г.М.* Некоторые закономерности зимнего питания оленя и косули // Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск, 1974. С. 87–102.
- Волох А.М.* Особенности формирования южной границы современного ареала европейской косули на Украине // V съезд Всесоюз. териол. о-ва АН СССР. М., 1990. Т. 1. С. 122–123.
- Волох А.М.* Крупные млекопитающие Южной Украины в XX ст. (динамика ареалов, численности, охрана и управление): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев., 2004. 36 с.
- Волох А.М.* Динамика ареала косули (*Capreolus capreolus*) в Украине // Вестн. охотоведения. 2007. Т. 4, № 1. С. 35–43.
- Габрашианский П.* Заразный энцефаломиелит у косуль // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 640–642.
- Гайдук В.Е., Кузьмич А.И., Блоцкая Е.С.* Влияние антропогенных факторов на охотничье-промысловых зверей в Брестской области // Антропогенное воздействие на популяции животных. Волгоград, 1986. С. 124–134.
- Гапонов В.В.* Научные основы увеличения численности копытных на юге Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 52 с.
- Гарозс В.* Косули: почему их мало в наших лесах // Наука и техника. 1987. № 1. С. 14–15.
- Гаросс В.* Парнокопытные Латвии // Охота и охотничье хоз-во. 1969. № 1. С. 14–15.

- Гаросс В.Я.* Влияние рысей и волков на латвийскую популяцию косули // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 257–261.
- Гарутт В.Е.* Фауна неолитической стоянки Кулытты // Ленские древности. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 3. С. 178–185.
- Гасилин В.В.* Фауна крупных млекопитающих Урало-Поволжья в голоцене: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 16 с.
- Гатих В.С.* Распространение и численность диких копытных на территории Припятского заповедника // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 73–74.
- Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* Млекопитающие Советского Союза. // Парнокопытные и непарнокопытные. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. 776 с.
- Гладков Н.А., Никольский Г.В.* Материалы к познанию фауны млекопитающих среднего и нижнего течения реки Амударья // Тр. гос. зоол. музея МГУ. 1935. Т. 2. С. 3–16.
- Глушков В.М.* Лось. Экология и управление популяциями. Киров, 2001. 317 с.
- Глушков В.М.* Система мониторинга ресурсов и определения квот сезонной добычи основных видов охотничьих животных для совершенствования охотпользования. Киров: ВНИИОЗ, 2013. 38 с.
- Глушков В.В., Гревцев В.И., Козловский И.С., Колесников В.В. и др.* Нормирование использования ресурсов охотничьих животных. Киров, 2008. 176 с.
- Голишова В., Обртел Р., Кожсена И., Данилкин А.* Питание // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992. С. 124–139.
- Горбачев С.Н.* Млекопитающие Орловской губернии по новым данным 1910–1914 гг. // Материалы к познанию природы Орловской губернии. 1915. № 21. С. 1–13.
- Гордиюк Н.М.* Особенности экологии копытных Башкирского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 24 с.
- Гордиюк Н.М.* Плодовитость копытных Южного Урала // Промысловые звери РСФСР (про странственные и временные изменения населения). М., 1982. С. 216–232.
- Гордиюк Н.М.* Взаимоотношения копытных в Башкирском заповеднике // Там же. 1986. С. 70–81.
- Гордиюк Н.М.* Особенности взаимоотношений копытных и крупных хищников Южного Урала: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 48 с.
- Гордиюк Н.М.* Взаимоотношения копытных животных и крупных хищников Южного Урала. Миасс, 2002. 477 с.
- Горегляд Х. С.* Основы борьбы с болезнями диких животных // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 575–579.
- Граевская Б.М., Золотарева Н.Н., Данилкин А.А., Елфимова С.С.* Сравнительное исследование метаболизма европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*Capreolus pygargus* Pall.) косуль // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 332–333.
- Граевская Б.М., Золотарева Н.Н., Елфимова С.С.* Биохимическая характеристика видового статуса европейской и сибирской косуль // Докл. АН СССР. 1988. Т. 303, № 5. С. 1259–1261.
- Графодатский А.С., Шаршов А.А., Шутов В.В.* Добавочные хромосомы косуль Алтая // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1989. Ч. 1. С. 147.
- Графодатский А.С., Шаршов А.А., Шутов В.В.* Кариотипические взаимоотношения Cervidae // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 4. С. 101–113.
- Грачев Ю.А., Смирнова Э.Д.* Вертикальное распространение и кочевки копытных в Таласком Алатау // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 82–83.
- Гречушкин Ю.С., Харченко В.И., Молодан Г.Н., Мглинец С.М.* Современное состояние популяций копытных Донецкой области // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 78–79.
- Гришанов Г.В., Романов Ю.М.* Охотничьи животные Калининградской области. Калининград. 2007. 203 с.
- Гришин Ю.С.* Бронзовый и ранний железный века Восточного Забайкалья. М.: Наука, 1975. 135 с.
- Громов В.И.* Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит) // Тр. Ин-та геол. наук. Сер. геол. 1948. Вып. 64. № 17. 521 с.

- Громов В.С. Морфологическая изменчивость, поведение и систематика косули: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986а. 27 с.
- Громов В.С. О различиях в окраске тела у европейской (*Capreolus capreolus*) и сибирской (*C. pygargus*) косуль // Зоол. журн. 1986б. Т. 65, вып. 11. С. 1693–1703.
- Громов В.С. Возрастные и сезонные потребности в кормах и энергии у европейских (*Capreolus capreolus*) и сибирских (*C. pygargus*) косуль // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. М., 1988а. Ч. 2. С. 495–508.
- Громов В.С. Закономерности роста европейских (*Capreolus capreolus*) и сибирских (*C. pygargus*) косуль // Зоол. журн. 1988б. Т. 67, вып. 9. С. 1381–1392.
- Громов В.С., Данилкин А.А. Взаимоотношения самки с детенышами у сибирской косули // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1984. С. 93–107.
- Громов В.С., Скулкин В.С. Географическая изменчивость неметрических признаков черепа косули (*Capreolus capreolus*) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 6. С. 911–923.
- Громова В.И. Остатки млекопитающих из раннеславянских городищ вблизи г. Воронежа // Материалы и исследования по археологии СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Вып. 8. С. 113–123.
- Громова В.И. Краткий обзор млекопитающих Европы. М.: Наука, 1965. 144 с.
- Гурский И.Г. Кабан, косуля, лось и благородный олень в Северо-Западном Причерноморье // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 79–80.
- Гурский И.Г., Назаренко Л.Ф. Воздействие волка на численность косули в Причерноморской степи // Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Киров, 1969. Ч. 2. С. 168–169.
- Гусев А.А. Трофодинамическая характеристика популяций копытных Центрально-Черноземного заповедника // Растительные животные в биогеоценозах суши: Материалы Всесоюз. совещ., Валдай. М., 1984а. С. 129–131.
- Гусев А.А. Роль диких копытных в функционировании биогеоценозов Центрально-Черноземного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984б. 19 с.
- Гусев А.А. Животные на заповедных территориях. Воронеж: Центр.-Черноземное кн. изд-во, 1989. 207 с.
- Давыдов А.В., Рожков Ю.И. Определение лимитов (объемов) добычи диких копытных животных: методика расчета и ее обоснование // Вестн. охотоведения. 2009. Т. 6, № 2. С. 197–210.
- Давыдова Е.Е., Варнаков А.П., Данкверт С.А., Солтынская И.В. и др. Молекулярно-генетическая дифференциация подвидов и других форм кабана (*Sus scrofa* L.) на территории России // Вестн. охотоведения. 2013. Т. 10, № 1. С. 44–52.
- Даль С.К. Материалы по систематике и биологии крымской косули // Зап. Крымского о-ва естествоиспыт. 1930. Т. 12. С. 64–127.
- Данилкин А.А. Звуковая сигнализация сибирских косуль // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 239–243.
- Данилкин А.А. Внутрипопуляционная структура и поведение сибирской косули: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 24 с.
- Данилкин А.А. Поведение европейских косуль при троплении // Прикладная этология. М.: Наука, 1983. Т. 3. С. 41–42.
- Данилкин А.А. Ресурсы косули в СССР и их рациональное использование // Промысловая териология М.: Наука, 1982. С. 108–115.
- Данилкин А.А. Косули в России: меры охраны и воспроизводства // Охота и охотничье хоз-во. 1985а. № 3. С. 16–18.
- Данилкин А.А. Карิโอотипы косуль (*Capreolus* Gray) Евразии. Гипотеза о видообразовании // Докл. АН СССР. 1985б. Т. 285, № 6. С. 1513–1516.
- Данилкин А.А. Современные ареалы европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль // Там же. 1985в. Т. 283, № 3. С. 749–752.
- Данилкин А.А. Европейская и сибирская косули: подвиды или виды // Охота и охотничье хоз-во. 1986а. № 7. С. 16–18.
- Данилкин А.А. Гибридизация европейской и сибирской косуль // Там же. 1986б. № 9. С. 16–18.

- Данилкин А.А. Современные представления о систематике косуль (*Capreolus* Gray) и их распространении // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986в. Т. 1. С. 53–54.
- Данилкин А.А. Экология и систематика косуль Евразии (биологические основы рационального использования и охраны): Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1989. 670 с. (Автореф. дис. ... М., 1989. 47 с.).
- Данилкин А.А. Эмбриональная диапауза у косуль (*Capreolus*, Cervidae) и этологическая гипотеза ее возникновения // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 3. С. 120–124.
- Данилкин А.А. Ареал // Европейская и сибирская косули: Систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. М.: Наука, 1992а. С. 64–85.
- Данилкин А.А. Структура популяций // Там же. 1992б. С. 160–184.
- Данилкин А.А. Поведение // Там же. 1992в. С. 185–246.
- Данилкин А.А. Эволюция миграционного процесса у косуль // Докл. Акад. наук. 1994. Т. 338, № 6. С. 838–840.
- Данилкин А.А. Российская программа «Косуля»: итоги, проблемы, перспективы // Охота и охотничье хоз-во. 1995. № 2. С. 14–17.
- Данилкин А.А. Зимняя подкормка копытных: биологический аспект проблемы // Там же. 1996а. № 4. С. 12–14.
- Данилкин А.А. Охотничье законодательство и дикие копытные животные // Там же. 1996б. № 10. С. 4–6.
- Данилкин А. Что имеем - не храним ... // Охотник. 1996в. № 3. С. 6–7.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов: Олени (Cervidae). М.: ГЕОС, 1999. 552 с.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов: Свиные (Suidae). М.: ГЕОС, 2002. 309 с.
- Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Полорогие (Bovidae). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005а. 550 с.
- Данилкин А.А. Ресурсы диких копытных животных // Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005б. С. 158–167.
- Данилкин А.А. Дикие копытные в охотничьем хозяйстве (основы управления ресурсами). М.: ГЕОС, 2006. 366 с.
- Данилкин А.А. Динамика населения диких копытных России: гипотезы, факторы, закономерности. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009а. 310 с.
- Данилкин А.А. Управление ресурсами охотничьих животных: принципы и методы // Вестн. охотоведения. 2009б. Т. 6, № 1. С. 56–64.
- Данилкин А.А. Биологические основы охотничьего трофейного дела. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. 150 с.
- Данилкин А.А. Фермерское охотничье хозяйство. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2011а. 132 с.
- Данилкин А.А. Курганский опыт восстановления, сохранения и использования ресурсов сибирской косули // Вестн. охотоведения. 2011б. Т. 8, № 2. С. 179–187.
- Данилкин А. Госполитика, говорите ... // Охота – нац. охотничий журн. 2011в. № 3. С. 2–8.
- Данилкин А. О чем думал министр, подписывая указы? // Там же. 2011г. № 5. С. 12–15.
- Данилкин А. Государственное управление ресурсами дичи: нужно менять менеджеров и систему // Охота и охотничье хоз-во. 2012. № 5. С. 1–4.
- Данилкин А. Как организовать управление в сфере возобновляемых природных ресурсов // Охота – нац. охотничий журн. 2013а. № 2. С. 4–7.
- Данилкин А.А. О зоологическом «консервационизме» и охотничьем трофейном лоббизме // Вестн. охотоведения. 2013б. Т. 10, № 1. С. 88–94.
- Данилкин А.А., Баскевич М.И. Кариотипы косуль (*Capreolus pygargus*) Дальнего Востока // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 2. С. 314–317.
- Данилкин А.А., Блузга П.П. Численность // Европейская и сибирская косули: Систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. М.: Наука, 1992. С. 247–275.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А. От дискуссий – к действиям // Охота и охотничье хоз-во. 1987. № 4. С. 6–7.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н. Хоминг у мигрирующих сибирских косуль // Докл. Акад. наук. 1993. Т. 332, № 5. С. 664–666.

- Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н. К экологии мигрирующей популяции сибирской косули // Экология. 1994. № 6. С. 61–69.
- Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н., Семпере А. Социальная организация, поведение и экологические параметры мигрирующей популяции сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) // Изв. АН. Сер. биол. 1995. № 1. С. 48–61.
- Данилкин А., Дарман Ю., Фоменко П. Редкие хищники могут погибнуть от голода // Зов тайги. 2002. № 2 (61). С. 12–13.
- Данилкин А., Дуламцэрэн С. Косуля в Монголии // Охота и охотничье хоз-во. 1981. № 3. С. 44–45.
- Данилкин А.А., Звычайная Е.Ю., Холодова М.В. Какая косуля населяет Заволжье? // Вестн. охотоведения. 2012. Т. 9, № 2. С. 200–208.
- Данилкин А.А., Марков Г.Г. О систематическом статусе косуль (*Capreolus* Gray) Кавказа // Докл. АН СССР. 1985. Т. 283, № 1. С. 231–235.
- Данилкин А.А., Марков Г.Г. К таксономии косуль (*Capreolus pygargus* Pall.) Дальнего Востока, Восточной Сибири и Тянь-Шаня // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. Вып. 2. С. 315–318.
- Данилкин А.А., Марков Г.Г., Герасимов С., Николов Х. Краниометрическое исследование сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) // Докл. АН СССР. 1985. Т. 281, № 2. С. 503–506.
- Данилкин А.А., Марков Г.Г., Штуббе К., Стручков А.Ю. Морфометрический анализ // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992. С. 25–43.
- Данилкин А.А., Минаев А.Н. Пространственно-этологическая структура популяции европейской косули (*Capreolus capreolus*) в заповеднике «Лес на Ворскле» // Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных. М., 1988. Ч. 2. С. 509–538.
- Данилкин А., Останин В. Массовая гибель косули // Охота и охотничье хоз-во. 1998. № 7. С. 6–8.
- Данилкин А.А., Останин В.А., Стрекаловских В.А. Демографические параметры популяции сибирской косули в Зауралье и основные факторы, их определяющие // Экология. 2000. № 6. С. 432–437.
- Данилкин А.А., Собанский Г.Г., Стручков А.Ю. О таксономическом статусе косуль Алтая // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94, вып. 3. С. 3–6.
- Данилкин А.А., Чистова Т.Ю., Яценко В.Н., Чудиновская Г.А. О хромосомном полиморфизме косуль // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983. С. 37.
- Данилов Д.Н., Русанов Я.С., Рыковский А.С. и др. Основы охотоустройства. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 331 с.
- Данилов П.И. Появление кабана и косули в Карелии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1974. С. 158–160.
- Данилов П.И. Охотничьи звери Карелии: экология, ресурсы, управление, охрана. М.: Наука, 2005. 340 с.
- Данилов П.И. Аклиматизация и естественное расселение охотничьих зверей на Европейском Севере России // Вестн. охотоведения. 2010. Т. 7, № 2. С. 332–339.
- Данилов П.И., Панченко Д.В. Изменение распространения и численности копытных зверей на Европейском Севере России // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 88–92.
- Дарман Ю.А. Анализ смертности косули в Хинганском заповеднике // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М., 1982а. Т. 1. С. 182–183.
- Дарман Ю.А. Крупные хищники в Хинганском заповеднике // Охрана хищных млекопитающих Дальнего Востока. Владивосток, 1982б. С. 4–7.
- Дарман Ю.А. Биотопическое распределение косули Хинганского заповедника // Биология и хозяйственное использование промысловых зверей и птиц Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1983. С. 43–51.
- Дарман Ю.А. Биология косули Хинганского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 20 с.
- Дарман Ю.А. Млекопитающие Хинганского заповедника. Благовещенск, 1990. 164 с.
- Дворников М.Г. Динамика численности копытных Ильменского заповедника // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 82–83.
- Дворников М.Г. Факторы, определяющие смертность косули Ильменского заповедника // Воп-

- росы охотоведения. Пермь, 1982. С. 18–22.
- Дворников М.Г.* Экология и биогеоценотическая роль копытных в Ильменском государственном заповеднике им. В.И. Ленина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1984. 25 с.
- Дворников М.Г.* Роль млекопитающих в таежных и лесостепных экосистемах освоенных и охраняемых территорий камского бассейна: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Тольятти, 2010. 38 с.
- Деев П.* Естественноисторическое, географическое и хозяйственно-экологическое описание лесных дач Устькаменогорского, Бухтарминского лесничеств Семипалатинской области / Из Казенных лесов Акмолинской и Семипалатинской областей. Омск, 1911. Вып. 1. С. 1–23.
- Дежкин В.В.* Дикие копытные в Европе (численность и добыча) // Охота и охотничье хоз-во. 1980. № 12. С. 26–27.
- Дежкин В.В.* Охота и охотничье хозяйство мира. М.: Физ-ра и спорт, 1983. 104 с.
- Дежкин В.В.* Управление популяциями диких копытных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. М., 1985. Т. 13. С. 66–137.
- Дежкин В.* Дикие копытные в Европе // Охота и охотничье хоз-во. 1988. № 11. С. 41–43.
- Дежкин В.В.* Дикие копытные в Европе (численность и добыча) // Управление популяциями диких копытных животных. Киров, 1989. С. 35–47.
- Дежкин В., Кондратьева Л., Менькова Н.* Заготовки диких копытных в РСФСР // Охота и охотничье хоз-во. 1975. № 10. С. 3–6.
- Дементьев Г.П.* Козуля. М.; Л.: КОИЗ, 1933. 52 с.
- Демидов Г.* Хроника // Сов. охотник. 1940. № 6. С. 49.
- Денисов Г.В.* Итоги расселения копытных животных в РСФСР в девятой пятилетке // Тр. ВСХИЗО. М., 1978. Вып. 149. С. 24–49.
- Динесман Л.Г.* Вредная деятельность копытных в лесхозах СССР // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 5–24.
- Динесман Л.Г.* Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 165 с.
- Динесман Л.Г.* Изменение численности копытных в степях европейской части СССР в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 2. С. 3–14.
- Динник Н.Я.* Звери Кавказа. Ч. 1. Китообразные и копытные // Зап. Кавказского отд. Имп. Рус. геогр. о-ва. Тифлис, 1910. Т. 27, вып. 1. 540 с.
- Дмитриев В.В.* Копытные звери Алтайского заповедника и прилегающих мест (Восточный Алтай и Западные Саяны) // Тр. Алтайского заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 171–262.
- Дмитриев В.В., Золотовский М. В., Фолитарек С.С. и др.* Алтайский государственный заповедник. М., 1937. 103 с.
- Доппельмаир Г.Г.* Соболиный промысел на северо-восточном побережье Байкала. Улан-Удэ, 1926. 272 с.
- Дорогостайский В.* О морфологических особенностях сибирской расы дикой козы (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) // Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутском ун-те. 1927. Т. 3, вып. 2. С. 9–15.
- Дорофеев Ю.П., Кривошеев С.И., Шутов В.В., Шибанов В.В.* Численность копытных животных Алтайского экспериментального хозяйства СО АН СССР // Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы. Новосибирск: Наука, 1990. С. 245–247.
- Дорофеев Ю.П., Шибанов В.В.* Местные популяции марала и косули в Кузнецком Алатау // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 85–86.
- Драгоев П.* Проучвания върху биологията на сърната (*Capreolus capreolus capreolus* L.) // Горскостоп. наука. 1965. Год 2, № 6. С. 501–513.
- Дулицкий А.И., Кормилицин А.А., Кормилицина В.В.* Изучение копытных Крыма // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 88.
- Дулькейт Г.Д.* Распределение и миграции млекопитающих горной тайги Восточных Саян в зависимости от режима снежного покрова // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. 1959. Вып. 5. С. 101–111.

- Дулькейт Г.Д.* Значение рыси и россомахи как хищников в природном комплексе алтайской тайги // Преобразование фауны позвоночных нашей страны. М.: Изд-во МОИП, 1963. С. 147–152.
- Дулькейт Г.Д.* Охотничья фауна, вопросы и методы оценки производительности охотничьих угодий Алтайско-Саянской горной тайги // Тр. гос. заповедника «Столбы». 1964. Вып. 4. 352 с.
- Дунищенко Ю.* Всех ли нужно считать? // Охота – нац. охотничий журнал. 2012. № 5. С. 4–7.
- Дунищенко Ю.М., Долинин В.В., Голубь А.М.* Методика и результаты учета зверей, погибших в Хабаровском крае весной 2006 г. // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров. 2007. С. 126–128.
- Дуров В.В.* Динамика численности и сезонное размещение косули в Кавказском заповеднике // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 147–148.
- Дуров В.В.* Структура популяций лесных видов копытных и проблемы их сохранения в Кавказском заповеднике // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Новгород, 1990. Ч. 3. С. 219–222.
- Дымин В.А.* Воздействие хищников на диких копытных Верхнего Приамурья // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975а. С. 194–195.
- Дымин В.А.* Сезонные миграции косули в Верхнем Приамурье // Там же. 1975б. С. 92–93.
- Дымин В.А., Юдаков А.Г.* Воздействие рыси на промысловую фауну Верхнего Приамурья // Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск, 1967. С. 164–166.
- Егоров О.В.* Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 259 с.
- Егоров О.В.* Остатки фауны из многослойной стоянки Белькачи I // Многослойная стоянка Белькачи I и периодизация каменного века Якутии. М.: Наука, 1969. С. 202–204.
- Елпатьевский П.В., Паничев А.М.* Геохимические особенности зверовых солонцов Сихотэ-Алиня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 12–23.
- Ельский Г.М.* Экологическая избирательность угодий косулей при многоснежности // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 169–170.
- Ельский Г.М.* Поведение мигрирующих групп косули в подтаежной зоне Красноярского Приангарья // Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 108–110.
- Ельский Г.М.* Экологические особенности зимнего питания косули в сосновых лесах Красноярского Приангарья // Экология питания лесных животных. Новосибирск, 1978. С. 58–70.
- Ельский Г.М.* Типы зимних угодий изюбря и косули на Хамар-Дабане // Фауна лесов бассейна оз. Байкал. Новосибирск, 1979. С. 146–154.
- Ельский Г.М.* Косуля Красноярского Приангарья // Охота и охотничье хоз-во. 1983. № 3. С. 22–23.
- Ельский Г.М., Шишикин А.С.* Взаимоотношения хищных и растительноядных млекопитающих в местах зимних концентраций в Приангарье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 265–266.
- Емельянов А., Рыбалов В.* Косуля в Ставрополье // Охота и охотничье хоз-во. 1968. № 8. С. 13.
- Ермолова Н.М.* О фауне млекопитающих эпохи палеолита и неолита Прибайкалья // Материалы по этнографии. Л.: Всесоюз. геогр. о-во, 1963. Вып. 3. С. 27–64.
- Ермолова Н.М.* Териофауна долины Ангары в позднем антропогене. Новосибирск: Наука, 1978. 222 с.
- Естафьев А.А., Королев А.Н., Тюрнин Б.Н.* Охотничье-промысловая фауна европейского Северо-Востока (Состояние. Хозяйственное значение). Киров, 2008. 290 с.
- Жирнов Л.В.* К биологии косули Центрального Тянь-Шаня // Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. 1958. Т. 84, вып. 7. С. 137–149.
- Жиряков В.А.* Влияние крупных хищников на популяции диких млекопитающих в Алма-Атинском заповеднике // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 37–39.
- Жиряков В.А.* К экологии косули в Заилийском Алатау // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 155–156.
- Жиряков В.А., Джансынаев А.Д.* Снежный барс в Алма-Атинском заповеднике // Редкие животные Казахстана: Материалы по 2-му изд. Красной книги КазССР. Алма-Ата, 1986. С.

- Житенко П.В.* Свойства мяса диких животных // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 932–938.
- Загороднюк І.В.* Аловиди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяції з України // Вісн. Луганського держ. пед. ун-ту ім. Тараса Шевченка. 2002. № 1 (45). С. 206–222.
- Закиров А.* Хищные и парнокопытные // Позвоночные животные Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1974. С. 185–201.
- Залесов С.В., Белов Л.А., Бачурин И.Н., Толмачев А.А.* Численность копытных животных в Джабык-Карагайском бору // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 446–447.
- Залесский П.М.* Прошлое и современное распространение копытных в Западно-Сибирском крае // Охотник Сибири. 1934. № 7/8. С. 28.
- Зарудный Н.А.* Краткий очерк охотничьего промысла в Сырдарьинской области // Туркестан. сел. хоз-во. 1915. № 8. С. 756–778.
- Збруева А.В.* Свиногорское городище // Материалы и исследования по археологии СССР. № 1. Археологические памятники Урала и Прикамья. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 100–110.
- Збруева А.В.* История населения Прикамья в ананьинскую эпоху // Материалы и исследования по археологии СССР. № 30. Материалы и исследования по археологии Урала и Приуралья. Т. 5. М.: Изд-во АН ССР, 1952. С. 1–326.
- Збруева А.В.* Население берегов Камы в далеком прошлом // По следам древних культур. От Волги до Тихого океана. М.: Гос. изд-во культ.-просвет. лит-ры, 1954. С. 95–130.
- Зверев М.Д.* Млекопитающие Новосибирского района // Тр. Новосибирского зоосада. Звери и птицы Западной Сибири. 1937. Т. 1. С. 7–30.
- Звычайная Е.Ю., Данилкин А.А., Холодова М.В., Сипко Т.П., Бербер А.П.* Анализ изменчивости контрольного региона и гена цитохрома b мтДНК сибирской косули *Capreolus pygargus* Pall. // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 5. С. 511–517.
- Звычайная Е.Ю., Данилкин А.А., Холодова М.В., Сипко Т.П., Бербер А.П.* Гипотезы формирования филогеографической структуры номинативного подвида сибирской косули (*Capreolus pygargus pygargus*) // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012. С. 121–123.
- Звычайная Е.Ю., Кирьякулов В.М., Холодова М.В., Данилкин А.А.* О генофонде косуль (*Capreolus*) Подмосковья: анализ изменчивости контрольного региона мтДНК // Вестн. охотоведения. 2011. Т. 8, № 2. С. 168–172.
- Звычайная Е.Ю., Плахина Д.А., Данилкин А.А., Холодова М.В., Траутвайн И.Г., Друп А.И.* О генофонде ставропольской группировки косули // Вестн. охотоведения (в печати).
- Звычайная Е.Ю., Холодова М.В., Данилкин А.А.* Последствия расселения сибирской косули (*Capreolus pygargus*) в Восточной Европе. Молекулярно-генетический анализ контрольного региона мтДНК // Целостность вида у млекопитающих: изолирующие барьеры и гибридизация. М.: КМК, 2010. С. 39.
- Зейда Я., Данилкин А.А.* Среда обитания // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992. С. 86–100.
- Злобин Б.Д.* Редкие виды копытных Кировской области // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 264–265.
- Злобин Б.Д., Козловский Е.Е.* Резервы использования ресурсов копытных в Калининградской области // Охотоведение и природопользование. Киров, 1995. С. 60–61.
- Зырянов А.Н.* Дикие копытные животные заповедника «Столбы» и прилежащих районов // Вопросы экологии. Красноярск, 1975. С. 224–338. (Тр. гос. заповедника «Столбы». Вып. 10.)
- Зырянов А.Н.* Итоги изучения копытных животных в заповеднике «Столбы» // Охотничье хозяйство и заповедное дело. М.: Россельхозиздат, 1977. С. 24–30.
- Зюско А.Я., Смирнов К.В.* Повреждения подросту, наносимые копытными животными в условиях Челябинской области // Аграрный вестн. Урала. 2009. № 5. С. 86–89.
- Ильяхенко В.Ю.* Влияние Зейского водохранилища на наземных позвоночных животных горнотаежных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 18 с.

- Ишунин Г.И.* Млекопитающие (хищные и копытные) // Фауна Узбекской ССР. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. Т. 3. 231 с.
- Иностранцев А.А.* Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера. СПб., 1882. 241 с.
- Казневский П.Ф.* Расселение марала на Южном Урале // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 10. С. 1554–1564.
- Калмыков Н.П.* Фауна раннего плиоцена Западного Забайкалья // V съезд Всесоюз. териологического об-ва. М., 1990. С. 14–15.
- Калмыков Н.П.* Лоси в палеонтологической летописи юга Восточной Сибири // Лось в девственной и измененной человеком среде. Якутск, 2008. С. 39–42.
- Калниньш А.И.* Охота и охотничье хозяйство в Латвийской ССР. Рига: Латвгосиздат, 1950. 540 с.
- Кальке Г.Д.* Семейство Cervidae Gray, 1821 // Плейстоцен Тирасполя. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 137–156.
- Капитонов В.И.* Влияние летней засухи 1974 и 1975 гг. на копытных Казахского нагорья // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 163–165.
- Капланов Л.Г.* Биология и промысел лося в бассейне р. Демьянки // Лось и его промысел. М.: Главпушнина, 1935. С. 5–102.
- Карпенко А.В.* Биоэкологическое обоснование системы мероприятий защиты леса от вредного влияния косули в лесах левобережной лесостепи УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1977. 21 с.
- Карцов Г.П.* Беловежская пушча. Ее исторический очерк, современное охотничье хозяйство и Высочайшая охоты в Пушче. СПб., 1903. 414 с.
- Кашкаров Д.Н.* Животные Туркестана. Ташкент: УЗГИЗ, 1931. 448 с.
- Кийли Я.* Анализ факторов динамики численности косули // Изв. АН Эст. ССР. Биология. 1985. Т. 34, № 3. С. 216–225.
- Кириков С.В.* Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 412 с.
- Кириков С.В.* Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.); степная зона и лесостепь. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 175 с.
- Кириков С.В.* Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII–XIX вв.). Лесная зона и лесотундра. М., Изд-во АН СССР, 1960. 156 с.
- Кириков С.В.* Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Наука, 1966. 348 с.
- Кириков С.В.* Человек и природа степной зоны. М.: Наука, 1983. 128 с.
- Кириллин Е.В., Кривошапкин А.А.* Материалы по систематике сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) в Центральной Якутии // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). М., 2007. С. 196.
- Кирилов Н.* Охотничье хозяйство в Забайкальской области // Природа и охота. 1902. Янв. С. 32–40.
- Киселев А.А.* Косуля и рысь в Свердловской области // Охота и охотничье хоз-во. 1974. № 12. С. 16–17.
- Киселев А.А.* К морфологической характеристике косули двух популяций на Урале // Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1975. Вып. 96. С. 112–115.
- Киселев А.А.* Распространение и численность косули на Среднем Урале // Охотоведение (использование и охрана лесных копытных). М.: Лесн. пром-сть, 1976. С. 63–70.
- Киселев А.А.* Косуля на Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1979. 23 с.
- Киселев А.А.* Рост, строение и изменчивость рогов косули на Урале // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 109–130.
- Киселев А.А.* Косуля Среднего и Южного Урала // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург, 1992. С. 150–164.
- Ковалев А.А., Кармаев В.Н.* Гибель копытных животных в Ставропольском районе Самарской области в 1968–1996 гг. // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров, 1997. С. 116–117.
- Кожичев Р.* Сибирская косуля в Иркутской области: что делать? // Охота и охотничье хоз-во. 2002. № 12. С. 4–5.

- Козло П.Г. Морфофизиологические адаптации и структурно-функциональный анализ динамики популяций парнокопытных (Artiodactyla), проблемы их охраны и рационального использования в Беларуси: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 2001. 68 с.
- Козлов П.К. Монгольский заповедник Богда-Ула // Изв. Рус. геогр. о-ва. 1924. Т. 56, вып. 1. С. 169–173.
- Комиссаров М.А. Косули (европейская и сибирская) (*Capreolus capreolus* L., 1758; *C. pygargus* Pall., 1771) // Охотничьи животные России. М., 2010. Вып. 9. С. 16–21.
- Кононов С. Европейская косуля в Беларуси // Охота – нац. охотничий журнал. 2012. № 1. С. 20–23.
- Конт Р., Мяннил П., Кюбарсенн М., Ремм Я. Влияние рыси на свою главную жертву, косулю в Эстонии // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы. Петрозаводск, 2010. С. 127–128.
- Коньков А.Ю. Зимнее питание косули (*Capreolus pygargus tianschanicus*) в кедрово-широколиственных и широколиственных лесах Приморья // Тр. Лазовского гос. прир. зап-ка им. Л.Г. Капланова. 2005а. Вып. 3. С. 303–318.
- Коньков А.Ю. Влияние косули (*Capreolus pygargus tianschanicus*) на лесообразовательный процесс в долинах рек юго-восточного Приморья // Состояние особо охраняемых природных территорий. Владивосток: «Русский остров», 2005б. С. 95–99.
- Коньков А.Ю. Косуля (*Capreolus pygargus tianschanicus*) Лазовского заповедника: распространение, динамика численности и основные факторы, их определяющие // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 5. С. 43–49.
- Корелов М.Н. Фауна позвоночных Бостандыкского района // Природа и хозяйственные условия горной части Бостандыка. Алма-Ата, 1956. С. 259–325.
- Корнеев О.П. Визначник звивив УРСР. Київ: Рад. шк., 1952. 216 с.
- Корнилов И.П. Олени Восточной Сибири. Косуля // Вестн. естеств. наук. 1856. Т. 3, № 16. С. 494–504.
- Короткевич Е.Л. Поздненеогеновые олени Северного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 1970. 196 с.
- Короткевич Е.Л. Новый представитель рода *Procapreolus* на территории Северного Причерноморья // Вестн. зоол. 1974. № 6. С. 68–77.
- Короткевич Е.Л. Фоновые группы позднемиоценовых жвачных и история формирования гиппарионовой фауны Восточной Европы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984. 47 с.
- Короткевич Е.Л., Данилкин А.А. Филогения, эволюция, систематика // Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. М.: Наука, 1992. С. 8–21.
- Корш П. Дикие козы в Омской области // Сов. охотник. 1941. № 4. С. 33.
- Корытин Н.С. Проблемы управления промыслом млекопитающих // Спецвыпуск «Государственное управление ресурсами. Охота и охотничьи ресурсы Российской Федерации». М., 2011. С. 350–363.
- Корытин Н.С., Марков Н.И., Погодин Н.Л. Структура смертности копытных на Среднем Урале // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2007. С. 220–221.
- Косинцев П.А. Косуля из археологических памятников Урала и Западной Сибири (эпоха бронзы – средневековье) // Териология на Урале. Свердловск, 1981. С. 39–43.
- Косинцев П.А., Гасилин В.В. Вековая динамика фауны крупных млекопитающих Южного Урала // Вестн. ОГУ. 2008. № 12. С. 89–94.
- Косинцев П.А., Пластеева Н.А. Крупные млекопитающие Камского Приуралья в голоцене // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2009. Т. 114, вып. 5. С. 36–41.
- Котлов И.П. Приложение (карты плотностей населения копытных зверей) // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). 2011. Вып. 9. С. 211–218.
- Кошкарев Е. Валютные бараны и министерские волки Киргизии // Охрана дикой природы. 2002. № 1 (24). С. 26–32.
- Кривошапкин А.А., Аргунов А.В. Современное состояние численности сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) в Центральной Якутии // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2011. С. 279–280.

- Кривошапкин А.А., Попов А.Л.* Современное состояние и использование ресурсов сибирской косули в Центральной Якутии // Проблемы экологии и рационального использования природных ресурсов в Дальневосточном регионе. Благовещенск, 2004. Т. 1. С. 199–201.
- Кривошапкин А.А., Попов А.Л.* Современное состояние численности сибирской косули в Центральной Якутии // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2007. С. 266–268.
- Крыжановский В.И.* Благородный олень и косуля на Украине, их экология и перспективы хозяйственного использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1965. 27 с.
- Кузнецов А.* Изюбриный промысел и разведение изюбрей в Забайкальской области. Чита, 1899. 58 с.
- Кузнецов Б.А.* Зверовые промыслы Восточного Забайкалья // Тр. по лесн. опыт. делу Центр. лесн. опыт. станции. 1929. Вып. 6. С. 83–106.
- Кузнецов Б.А.* Млекопитающие Казахстана. М.: Изд-во МОИП, 1948. 226 с.
- Кузнецов Б.А.* Биотехнические мероприятия в охотничьем хозяйстве. М.: Экономика, 1967. 239 с.
- Кузнецова М.В., Данилкин А.А., Холодова М.В.* Филогеография благородного оленя (*Cervus elaphus*): данные анализа полиморфизма митохондриального гена цитохрома *b* // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 4. С. 1–8.
- Кузнецова М.В., Сурьев В.И., Коломейцев С.Г., Лихацкий Ю.П., Сипко Т.П., Холодова М.В.* Генетический статус благородных оленей (*Cervus elaphus*) Ростовской области и других регионов европейской части России: результаты анализа митохондриальной ДНК // Вестн. охотоведения. 2013. Т. 10, № 1. С. 53–65.
- Кузнецова М.В., Холодова М.В., Данилкин А.А.* Молекулярная филогения оленьих (Cervidae, Artiodactyla) // Генетика. 2005. Т. 41, № 7. С. 910–918.
- Кузнецова М., Холодова М., Данилкин А.* О генофонде благородного оленя // Охота – нац. охотничий журнал. 2013. № 3. С. 8–11.
- Кузьмина Е.И.* Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 49. С. 44–122.
- Кузякин В.* Оценка качества охотничьих угодий (бонитировка) // Охота – нац. охотничий журнал. 2014. № 2. С. 10–15; № 3. С. 22–27.
- Кузякин В.А.* К оценке качества и емкости охотничьих угодий // Современные проблемы охотничьего хозяйства. М., 1989. С. 15–27.
- Куражесковский Ю.Н.* К изучению экологии косули в лесных насаждениях засушливых областей // Охрана природы. М., 1952. Вып. 15. С. 122–126.
- Кучеренко С.П.* Копытные млекопитающие Амуро-Уссурийского района // Животный мир и охотничье хозяйство Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 97–125.
- Кучеренко С.П.* Волк юга Дальнего Востока // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 117–118.
- Кучеренко С., Зубков Ю.* Волк юга Дальнего Востока // Охота и охотничье хоз-во. 1980. № 1. С. 20–23.
- Кучеренко С., Швец В.* Косуля Амуро-Уссурийского края // Там же. 1977. № 3. С. 22–23.
- Лавов М.А.* Популяция косули на Витимском плоскогорье // Вопросы зоологии. Изд-во Томского ун-та, 1966. С. 206–207.
- Лавов М.А.* Косуля // Охота и охотничье хоз-во. 1970. № 8. С. 16–19.
- Лавов М.А.* Структура популяции косули на Витимском плоскогорье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971а. Т. 76, вып. 2. С. 56–59.
- Лавов М.А.* Моделирование изменения численности и состава стада косули // Там же. 1971б. Т. 76, вып. 4. С. 33–36.
- Лавов М.А.* Промысел копытных зверей в Красноярском крае и его экономическая эффективность // Всесоюз. науч.-произв. совещание по экономике и организации охотничьего хоз-ва СССР. Киров, 1973. С. 214.
- Лавов М.А.* Структура и воспроизводство популяции косули на Витимском плоскогорье // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИ03 «Охота, пушнина, дичь». Киров, 1974а. Вып. 43. С. 8–12.
- Лавов М.А.* Об изменении ареалов и численности копытных зверей в Средней и Восточной Сибири // Там же. 1974б. Вып. 44–45. С. 23–28.

- Лавов М.А.* Распространение и примерная численность копытных зверей в Красноярском крае // Вопросы экологии. Красноярск, 1975. С. 339–347. (Тр. гос. заповедника «Столбы». Вып. 10.)
- Лавов М.А.* Косуля // Охота на копытных. М.: Лесн. пром-сть, 1976. С. 64–102.
- Лавов М.А.* Косуля // Крупные хищники и копытные звери. М., 1978. С. 190–220.
- Лавов М.А.* Волки – мифы и действительность // Охота и охотничье хоз-во. 1982. № 7. С. 20–21.
- Лавров Н.П.* Распространение косули в Сибири // Охотник. 1927. № 5. С. 14–16.
- Лавров Н.П.* Географическое распределение, биология и хозяйственное значение косули в СССР // Тр. по лесн. опыт. делу Центр. лесн. опыт. станции. 1929. Вып. 6. С. 49–82.
- Лазарев П.А.* Крупные млекопитающие антропогена Якутии. Новосибирск: Наука, 2008. 160 с.
- Ландете-Кастильос Т.* На пути к эффективному сотрудничеству // Охота – нац. охотничий журнал. 2013. № 4. С. 22–29.
- Лансин Г.М., Соколов Г.А.* Экология и хозяйственное значение косули в отрогах Кузнецкого Алатау // Проблемы охотничьего хозяйства Красноярского края. Красноярск, 1971. С. 65–70.
- Лантнев И.П.* О распространении некоторых млекопитающих в Западной Сибири // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск, 1955. Вып. 18. С. 3–6.
- Лантнев И.П.* Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Изд-во Томского ун-та, 1958. 285 с.
- Лантенок В.В., Вербицкий Д.Н.* Осенняя миграция косули на юге Минусинской котловины / Актуальные проблемы биологии. Красноярск, 1994. С. 96.
- Леонтьев Д.Ф.* Ландшафтно-видовой подход к оценке размещения промысловых животных юга Восточной Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2009а. 32 с.
- Леонтьев Д.Ф.* Динамика ареала благородного оленя (*Cervus elaphus*) и косули (*Capreolus pygargus*) Предбайкалья на протяжении XX века и современности // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Секция «Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов». Иркутск, 2009б. С. 137–140.
- Леонтьев Д.Ф.* Абиогические факторы как маркеры динамики ареалов изюбря (*Cervus elaphus*) и косули (*Capreolus pygargus*) в Иркутской области // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих. Пенза, 2009в. С. 46.
- Леонтьев Д.Ф., Леонтьев Е.Д., Даурцев А.С.* Половой состав промысловых проб как показатель промыслового воздействия в Предбайкалье // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов России. Иркутск, 2003. С. 138–142.
- Лимаренко А.А., Бажов Г.М., Баранников А.И.* Кормовые отравления сельскохозяйственных животных. СПб: Изд-во «Лань», 2007. 384 с.
- Линейцев С.Н.* Итоги и перспективы развития охотничьего хозяйства Красноярского края // Экология и использование охотничьих животных Красноярского края. Красноярск, 1977. С. 74–80.
- Литвинов В.Ф., Ильясевич В.А., Дунин В.Ф.* Роль хищников в гибели копытных // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 44–46.
- Лихацкий Ю.П., Никитин Н.М., Трубников А.Ф.* Снежный покров островных лесов Центрального Черноземья и его влияние на пространственную структуру сообщества копытных животных // Экология. 1997. № 2. С. 115–120.
- Лобачев В.С.* Косуля в пустынях Приаралья // Охота и охотничье хоз-во. 1972. № 8. С. 11.
- Ломанов И.К.* Научные основы охотничьего ресурсоуправления (избранные работы). М.: Центрохотконтроль, 2007. 291 с.
- Лямкин В.Ф., Соколова Л.П.* Влияние сибирской косули на таежные сообщества в Прибайкальском национальном парке // Экология. 1992. № 4. С. 81–84.
- Маак Р.К.* Виллоийский округ Якутской области. СПб., 1886. Ч. 2. 363 с.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 513 с.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р.* Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 352 с.

- Малафеев Ю.М., Кряжмский Ф.В. Питание рыси и ее взаимоотношения с копытными на Среднем Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 4. С. 70–81.
- Мальцев Н. Охотники или браконьеры: кто больше? // Охота и охотничье хоз-во. 2008. № 1. С. 12–13.
- Мальцев Н.И. Экологические основы рационального использования ресурсов сибирской косули Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 30 с.
- Малюгин Ю.И. Исследования строения и свойств шкур косуль и их рациональное использование: Автореф. дис. ... канд. техн. наук. М., 1981. 17 с.
- Мануш С.Г. Опыт разведения косули в Завидовском заповеднике // Акклиматизация охотничьих животных в СССР. Минск: Ураджай, 1978. С. 169–170.
- Марвин М.Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Госиздат Карельской АССР, 1959. 238 с.
- Марков Г.Г. Сравнительно-популяционно-морфологичен и генетичен анализ на род сърни (*Capreolus* Gray, 1821): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. София, 1985. 30 с.
- Марков Г.Г., Данилкин А.А., Герасимов С., Николов Х.М. Сравнительный краниометрический анализ европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282, № 2. С. 489–493.
- Марков Г.Г., Добриянов Д. Кариотаксономично изследване на сърната (*C. capreolus* L., 1758) в България // Acta Zool. Bulg. 1985. Vol. 28. P. 241–244.
- Марков Г.Г., Кехаиов И., Данилкин А.А., Пешева П., Братанова Т. Сравнительное иммунологическое исследование европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль // Докл. АН СССР. 1985. Т. 281, № 5. С. 1277–1281.
- Марков Г.Г., Саблин М.В., Данилкин А.А. Половой диморфизм и географическая изменчивость северного оленя (*Rangifer tarandus* L., 1758) Палеарктики (краниометрическая характеристика) // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 3. С. 503–508.
- Марков К.К., Величко А.А., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Плейстоцен. М.: Высш. шк., 1968. 304 с.
- Марков К.К., Лазуков Г.И., Николаев В.А. Четвертичный период. М.: Изд-во МГУ, 1965. Т. 2. 435 с.
- Марков Н.И., Погодин Н.Л., Корытин Н.С. Сравнительный анализ особенностей зимнего питания лося (*Alces alces*) и сибирской косули (*Capreolus pygargus*) на Среднем Урале // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). М., 2007. С. 283.
- Матвеев А. Копытные Челябинской области // Охота и охотничье хоз-во. 1999. № 2. С. 10–11.
- Матвеев А.С., Бакунин В.А. Промысловые звери и птицы Челябинской области. Челябинск, 1994. 383 с.
- Матюшкин Е.Н. Взаимоотношения с другими хищными млекопитающими // Волк. М.: Наука, 1985. С. 355–370.
- Мачахтыров Г.Н. Специфика симбиофауны северного оленя и диких копытных животных Якутии // Достижения науки и техники АПК. 2009. № 1. С. 41–43.
- Машкин В.И. К вопросу о нормировании использования ресурсов охотничьих животных // Биологические ресурсы Крайнего Севера: современное состояние и перспективы использования. СПб., 2008. С. 72–83.
- Машкин В.И. Емкость среды обитания охотничьих животных // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012а. С. 30–37.
- Машкин В.И. Оценка емкости местообитаний животных // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012б. С. 54–55.
- Мейер М.Н. Метод гибридизации в систематике животных // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 11. С. 1605–1613.
- Мельников В.В. Влияние охотничьего туризма на состояние популяций охотничьих животных и проблемы его развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2003. 21 с.
- Мельников В.К. Сроки осеннего перемещения косули, марала и медведя в бассейне Малого Абакана (Западные Саяны) // Фауна Сибири и ее хозяйственное использование. Иркутск, 1978. С. 3–5.
- Мельников В.К. Охотничий туризм, трофейная охота и трофейное дело // Государственное управление ресурсами. Охота и охотничьи ресурсы Российской Федерации. Спецвыпуск. 2011. С. 297–303.

- Мельников В.К.* Введение в охотоведение. М.: РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2013. 172 с.
- Мельников В.К., Мельников В.В.* Управление ресурсами охотничьих животных // Вестн. охотоведения. 2008. Т. 5, № 1. С. 32–45.
- Метельский А.П.* Факторы, определяющие размещение косули в горных ландшафтах Сибири и Дальнего Востока // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 114–115.
- Метельский А.П.* Распространение и численность косули в Сибири и на Дальнем Востоке // Охотоведение. Использование и охрана лесных копытных. М.: Лесн. пром-сть, 1976. С. 23–63.
- Мигулин О.О.* Шкідні та корисні звірі Україні. Харків: Рад. селянин, 1927. 130 с.
- Мигулин О.О.* Визначник звірів України. Харків: Даржавне вид-во України, 1929. 95 с.
- Мирутенко В.С.* Косуля (*Capreolus capreolus* L.) // Ресурсы основных видов охотничьих животных и охотничьи угодья России (1991–1995 гг.). М., 1996. С. 99–114.
- Мирутенко В.С.* Косуля // Охотничьи животные России. М., 2000. Вып. 2. С. 32–35; 2004. Вып. 6. С. 33–38; 2007. Вып. 8. С. 28–32.
- Михеев В.А., Никулина Н.А.* Сибирская косуля (*Capreolus capreolus pygargus*) на территории Канско-Рыбинской котловины (Красноярский край) // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных Евразии. М., 2010. С. 144–148.
- Млекопитающие антропогена Якутии. Якутск: Якутский науч. центр СО РАН, 1998. 167 с.
- Морозов К.А.* Численность популяции косули Верхнего Приамурья // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 56–57.
- Морозов К.А.* Опыт минеральной подкормки диких копытных в Амурской области // Повышение продуктивности охотничьих угодий. М., 1982. С. 43–49.
- Мотузко А.Н., Орешников И.А.* *Alces alces* L. в структуре фаун млекопитающих верхнего плейстоцена на севере Минусинской котловины Сибири // Лось в девственной и измененной человеком среде. Якутск, 2008. С. 90–91.
- Мухина Н.В., Смирнова А.В., Черкай З.Н., Талалаева И.В.* Корма и биологически активные кормовые добавки для животных. М.: КолосС, 2008. 271 с.
- Насимович А.А.* К познанию минерального питания диких животных Кавказского заповедника // Тр. Кавказского гос. заповедника. 1938. Вып. 1. С. 103–150.
- Насимович А.А.* Зима в жизни копытных Западного Кавказа // Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1939. Вып. 7. С. 3–91.
- Насимович А.А.* Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 401 с.
- Насимович А.А., Шубникова О.Н.* Охотничьи животные – использование, воспроизводство и охрана // Природные ресурсы Русской равнины в прошлом, настоящем и будущем. М.: Наука, 1976. С. 202–217.
- Наумов Н.П.* Экология животных. М.: Высш. шк., 1963. 618 с.
- Наумов Н.П.* Некоторые проблемы популяционной биологии и охотничье хозяйство // Вопросы охотничьего хозяйства СССР. М.: Колос, 1965. С. 13–18.
- Недзельский Е.М.* Экологический мониторинг, оценка ресурсов кабана, сибирской кабарги, сибирской косули и благородного оленя в Предбайкалье // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России. М., 2007. С. 148–153.
- Никифоров М.Н.* Запасы диких копытных в Тувинской АССР и их использование // Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР. Киров, 1969. Ч. 2. С. 28–31.
- Никифоров Н.М.* Влияние хозяйственной деятельности человека на численность и размещение косули в Тувинской АССР // VIII Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней животных и охране их численности. Киров, 1972. Ч. 2. С. 101–102.
- Николаев В.* Обзор 1889 г. // Природа и охота. 1890. Янв. С. 105–110.
- Николаев В.В.* О косуле сибирской (*Capreolus capreolus* L.) в средней части Витимского плоскогорья // Фауна и экология позвоночных Сибири. Новосибирск, 1980. С. 158–160.
- Николаев В.В.* Размещение и численность косули в лесостепи Западной Сибири // Размещение и численность позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 254–258.
- Никольский А.М.* Путешествие в Алтайские горы летом 1882 года // Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. 1883. Т. 14, вып. 1. С. 150–218.
- Никольский С., Позов С.* Клещевой токмикоз косуль // Охота и охотничье хоз-во. 1973. № 10. С. 19.

- Новиков Г.А., Тимофеева Е.К. Питание и лесохозяйственное значение косули в лесостепных дубравах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 2. С. 39–53.
- Новиков Г.А., Тимофеева Е.К. Об экологии косули в лесостепных дубравах // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 3. С. 442–451.
- Нюгрэн Т., Песонен М., Тюккюлайнен Р., Валлен М., Руусила В. Причины высокой продуктивности лосося в Финляндии // Вестн. охотоведения. 2007. Т. 4, № 2. С. 148–160.
- Окладников А.П. Ленские древности. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 195 с.
- Орлова В.А. К экологии сибирской косули Сохондинского заповедника // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986. Т.1. С. 307–308.
- Останин В. Курганская популяция сибирской косули: проблемы управления // Охота и охотничье хоз-во. 1996. № 6. С. 24–27.
- Островских П.Е. Оленные тувинцы // Северная Азия. 1927. № 5–6. С. 79–94. Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1975. 360 с.
- Оцхели Т.А. К изучению размножения косули // Сообщ. АН ГрузССР. 1964. Т. 34, вып. 3. С. 677–682.
- Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965. 494 с.
- Павлинов И.Я. MSW-3 как «зеркало» современного состояния проблемы вида у млекопитающих // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). М., 2007. С. 365.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Систематика млекопитающих СССР. М.: Изд-во МГУ, 1987. 284 с.
- Павлов Б.К. Управление популяциями охотничьих животных. М.: Агропромиздат, 1989. 144 с.
- Павлов М.П. Состояние и перспективы акклиматизации охотничьих животных в СССР // Акклиматизация охотничьих животных в СССР. Минск: Ураджай, 1978. С. 3–15.
- Павлов М.П. Волк. М.: Агропромиздат, 1990. 352 с.
- Павлов М.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров, 1999. Ч. 3. 666 с.
- Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. Ч. 2. 460 с.
- Падайга В.И. Значение косули в лесном хозяйстве и система мероприятий по защите от нее лесовозобновлений в Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Таллин, 1965. 25 с.
- Падайга В.И. Факторы, определяющие зимние падежи косуль (*Capreolus capreolus*) // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 10. С. 1546–1552.
- Падайга В.И. Основные факторы среды, определяющие плотность населения диких копытных животных в лесных охотничьих угодьях // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис, 1975. С. 37–39.
- Падайга В.И. Экологические основы управления численностью оленей в Литовской ССР: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Тарту, 1984. 38 с.
- Падайга В.И., Марма Б.Б. Зависимость экстенсивности инвазии косуль (*Capreolus capreolus* L.) некоторыми паразитами от плотности населения и условий обитания // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 667–672.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб., 1809. Ч. 1. 657 с. (СПб., 1773. Кн. 1. 551 с.).
- Паничев А.М. Природные минеральные ионообменники – регуляторы ионного равновесия в организме животных-литофагов // Докл. АН СССР. 1987а. Т. 292, № 4. С. 1016–1019.
- Паничев А.М. Зверовые солонцы Сихотэ-Алиня: биолого-геологический аспект. Владивосток, 1987б. 205 с.
- Паничев А. Зверовые солонцы // Охота и охотничье хоз-во. 1987в. № 6. С. 14–15.
- Паничев А.М. Концепция литофагии и феномен зверовых солонцов // III Междунар. симпоз. по лосою. Сыктывкар, 1990. С. 43.
- Паничев А.М. Литофагия у животных и человека (Литофагиальная авторегуляция организмов в природных экосистемах): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 1998. 59 с.

- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983. 423 с.
- Панченко Д.В. Млекопитающие отряда парнокопытные (Artiodactyla) Карелии и Кольского полуострова (место в экосистемах, биология, ресурсы, управление популяциями): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 23 с.
- Пастернак Ф.А. Монография косули: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 9 с.
- Пастернак Ф.А. Материалы к систематике и биологии косули // Учен. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. 1955. Т. 38, вып. 3. С. 29–140.
- Перовский М.Д. Роль различных факторов в потерях популяций диких копытных животных в РСФСР // Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР. М., 1988. С. 106–126.
- Перовский М.Д. Методы управления популяциями охотничьих животных России. М.: Лион, 2003. 251 с.
- Петренко А.Г. Древнее и средневековое животноводство Среднего Поволжья и Предуралья. М.: Наука, 1984. 176 с.
- Петров П., Драгоев П. Върху качеството на трофеите у сърндаците (*Capreolus capreolus* L.) у нас // Горскостоп. Наука. 1970. Т. 7, № 2. С. 63–71.
- Петров П., Драгоев П., Колев И. Сърната в България. София: Земиздат, 1968. 236 с.
- Петросян В.Г., Токарская О.Н., Данилкин А.А., Рысков А.П. Количественный анализ генетических параметров популяций европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*Capreolus pygargus* Pall.) косуль на основе RAPD_маркеров // Генетика. 2002. Т. 38, № 6. С. 812–819.
- Підопличко І.Г. О ледниковом периоде. Киев: Изд-во АН УССР, 1951а. Вып. 2. 264 с.
- Підопличко І.Г. Новая форма мунтжака из плиоценовых отложений юга УССР // Докл. АН СССР. 1951б. Т. 34, № 6. С. 647–679.
- Підопличко І.Г. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР. Київ, 1956. Вип. 2. 189 с.
- Плахина Д.А. Молекулярно-генетическая структура популяций европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль в зонах интерградации ареалов, интродукции и реинтродукции: Дипломная работа. М., МГУ, 2014.
- Плахина Д.А., Звычайная Е.Ю., Данилкин А.А., Домнич А.В., Холодова М.В., Волох А.М. О сибирской косуле (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) на Украине: анализ митохондриальной и ядерной днк // Генетика (в печати).
- Плахина Д.А., Звычайная Е.Ю., Холодова М.В., Данилкин А.А. Выявление гибридов европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль микросателлитным методом // Генетика (в печати).
- Плахов К.Н., Соколов С.В., Акылбекова А.Ж. Проблемы и перспективы развития охотничьего хозяйства Казахстана как основы устойчивого использования биоразнообразия // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012. С. 346–349.
- Плахов К.Н., Соколов С.В., Акылбекова А.Ж. Новые сведения о численности и распространении диких копытных Казахстана // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 116–117.
- Плахов К.Н., Соколов С.В., Акылбекова А.Ж. Новые сведения о численности и распространении диких копытных Казахстана // Научно-методические основы составления государственного кадастра животного мира республики Казахстан и сопредельных стран. Алматы, 2013. С. 287–290.
- Плешак Т.В. Косуля в Заилыском Алатау // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 195–196.
- Побединский Г. Восстановление оленя и косули // Охота и охотничье хоз-во. 1987. № 6. С. 6–7.
- Побединский Г.Д. Антропогенное воздействие на динамику численности копытных Центрального Черноземья (на примере Липецкой области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1997. 19 с.
- Подаревский В.Б. Проблемы охотхозяйственной акклиматизации в Восточной Сибири. Иркутск: Вост.-Сибирское кн. изд-во, 1936. 118 с.
- Поле В.Б. Размножение косули в Казахстане // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. 1973. Т. 34. С. 135–144.

- Поле В.Б. Систематическое положение косули (*Capreolus capreolus*) Казахстана // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 12. С. 1833–1839.
- Поле В.Б. Рост и развитие косули Казахстана // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 298–299.
- Положение об охотничьих трофеях в Российской Федерации. М., 2010. 68 с.
- Пономарев Д.В. Крупные млекопитающие Европейского Северо-Востока в позднем плейстоцене и голоцене. Сыктывкар, 2001. 48 с. (Науч. докл. Коми науч. центр УрО РАН. Вып. 434).
- Попов М.В. Учет численности косули с самолета // Методы учета численности промысловых животных Якутии. Якутск, 1970. С. 38–45.
- Попов М.В., Соломонов Н.Г., Мордосов И.И., Лабутин Ю.В. Биология охотничье-промысловых зверей Якутии. Новосибирск: Наука, 1980. 158 с.
- Потапов С.Г. Диагностические возможности молекулярно-генетических маркеров в систематике млекопитающих (на примере грызунов и копытных): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
- Потапов С.Г., Токарская О.Н., Семенова С.К., Данилкин А.А., Марков Г.Г., Рысков А.П. Диагностические возможности мультилокусных маркеров ДНК в систематике диких копытных животных (Artiodactyla) // Генетика. 1997. Т. 33, № 7. С. 961–966.
- Пржевальский Н.М. Путешествие в Уссурийском крае в 1868–1869 годах. СПб., 1870. 297 с.
- Приедитис А.А. Влияние зараженности гельминтами на зимний отход косули (*Capreolus capreolus*) // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 709–713.
- Приедитис А.А. Факторы, определяющие зимнюю смертность косуль // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис, 1975а. С. 62–64.
- Приедитис А.А. Зимние корма косули // Охота и охотничье хоз-во. 1980. № 1. С. 17.
- Приедитис А.А. Оценка состояния популяции косули в Латвийской ССР // Управление популяциями диких копытных животных. М., 1985. С. 79–94.
- Прокофьев С.М. Фауна и состояние численности охотничьих млекопитающих в Хакасии // Экология промысловых животных Сибири. Изд-во Красноярского ун-та, 1992. С. 20–38.
- Простаков Н.И. Косуля Центрального Черноземья (биология, использование, охрана): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 19 с.
- Простаков Н.И. Копытные животные Центрального Черноземья. Воронеж, 1996а. 375 с.
- Простаков Н.И. Экология и социальная жизнь европейской косули. Воронеж: Воронежский ун-т, 1996б. 131 с.
- Простаков Н.И., Обтемперанский С.И. Условия обитания и стациальное распределение косуль в островных лесах севера Черноземного Центра // Изучение и охрана природы малых заповедных территорий. Изд-во Воронежского ун-та, 1986. С. 160–164.
- Прусайте Я.А., Балейиус Р.М. Плодовитость косули в условиях Северной Литвы // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис, 1975. С. 129–130.
- Прусайте Я.А., Балейиус Р.М., Блузма П.П. Состав кормов европейской косули в зависимости от лесистости обитаемой территории // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. 1983. Т. 4 (84). С. 84–98.
- Прусайте Я.А., Блажис А.С., Балейиус Р.М. Интенсивность размножения и прирост популяции *Capreolus capreolus* L. (Cervidae) в Литовской ССР // IX Междунар. конгр. по млекопитающим. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 2. С. 144.
- Прусайте Я.А., Блажис А.С., Балейиус Р.М. Интенсивность размножения и плодовитость европейской косули в Северной Литве // Тр. АН Лит. ССР. Сер. В. 1977. Т. 3 (79). С. 105–110.
- Прусайте Я.А., Блажис А.С., Мицкус А.В., Блузма П.П. Динамика численности и структура неэксплуатируемой популяции косули // Там же. 1973. Т. 2 (62). С. 115–125.
- Прядко Э.И. О систематическом статусе рода косуль (*Capreolus*) в свете гельминтологических данных // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 7. С. 1092–1093.
- Прядко Э.И. Гельминты оленей. Алма-Ата: Наука, 1976. 224 с.
- Пужаускас Р. Зависимость заражения косуль (*Capreolus capreolus*) в Литве гельминтами от экологических факторов // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 685–687.

- Пхитиков А.Б.* Экология, охрана и рациональное использование ресурсов копытных на Центральном Кавказе (в пределах Кабардино-Балкарской республики): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2011. 18 с.
- Равский Э.И., Александрова Л.П., Вангенгейм Э.А. и др.* Антропогенные отложения юга Восточной Сибири // Тр. Геол. ин-та. 1964. Вып. 105. 280 с.
- Раев П.* Козий промысел в Сибири // Газета лесоводства и охоты. 1857. 7 января.
- Разевиг В.А.* Косуля ферганская // Семья охотников. 1909. № 8. С. 160.
- Размахнин В., Киселев А., Киданов Н.* Панты сибирской косули // Охота и охотничье хоз-во. 1976. № 3. С. 27–28.
- Раков Н.В.* Распределение и численность косули в Приамурье // Охотничье-промысловые звери. М.: Россельхозиздат, 1965. С. 93–107.
- Раков Н.В.* О роли хищников в ограничении численности копытных в Приамурье и Приморье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 58–59.
- Рандвезер Т.Э.* Косуля в Эстонии // Управление популяциями диких копытных животных. М., 1985. С. 94–111.
- Рандвезер Т.Э.* Экологические особенности и хозяйственное использование популяции косули (*Capreolus capreolus* L.) в Эстонии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 16 с.
- Ранцев М.Н.* О рогах дикой козы (косули) Харьковской губернии // Укр. охотник и рыбовод. 1925. № 9. С. 29–30.
- Ревин Ю.В., Лабутин Ю.В.* Историческая биогеография сибирской косули в Якутии // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). М., 2007. С. 413.
- Ревин Ю.В., Лабутин Ю.В.* Обзор распространения сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) в средней части Восточной Сибири // Сиб. экол. журн. 2008. № 1. С. 205–212.
- Реймерс Н.Ф.* Азбука природы. М.: Знание, 1980. 207 с.
- Рожков Ю.И., Проняев А.В.* Микроэволюционный процесс. М., 1994. 364 с.
- Романов Ю.М., Ромашин А.В.* Материалы по экологии европейской косули в Калининградской области // Вестн. зоологии. 1982. № 3. С. 48–52.
- Рубис Л.В.* Питание косули (*Capreolus capreolus* L.) в осенне-зимний период // Вестн. АН БССР. Сер. биол. 1982. Вып. 3. С. 109–111.
- Рудышин М.П., Мурский Г.Н., Борух М.И.* Методические рекомендации по улучшению кормовой базы охотничьих угодий. Львов, 1979. 40 с.
- Ружилинко Н.С.* Сроки размножения и репродуктивные особенности косули европейской в Каневском заповеднике // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2011. С. 314–316.
- Русаков О.С.* Динамика ареала и численность косули на северо-западе СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного северо-запада СССР. Петрозаводск, 1978. С. 175–181.
- Русаков О.С.* Хищники как фактор динамики численности копытных на северо-западе СССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 61–62.
- Рухлядев Д.П.* Паразитофауна, заболевания и причина отхода диких млекопитающих животных Крымского заповедника // Науч.-метод. записки Гл. упр. по заповедн. 1941. Вып. 8. С. 78–79.
- Рухлядев Д.П.* Паразиты и паразитозы диких копытных и хищных животных горно-лесного Крыма // Паразитофауна и заболевания диких животных. М., 1948. С. 3–102.
- Рыковский А.С.* К вопросу о месте и роли гельминтов в динамике биоценозов // Тр. IX Междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 592–597.
- Сабанеев Л.П.* Звериный промысел в Уральских горах // Беседа. 1872. Кн. 6. С. 62–108.
- Сабанеев Л.П.* Козуля и козлинный промысел в Уральских горах // Природа. 1875. Кн. 4. С. 1–21.
- Сабанеев Л.П.* Охотничьи звери. М.: Физкульт. и спорт, 1988. 480 с.
- Саблина Т.Б.* Копытные Беловежской пушчи // Тр. ИМЖ им. А.Н. Северцова. 1955. Т. 15. 191 с.
- Саблина Т.Б.* Адаптивные особенности питания некоторых видов копытных и воздействие этих видов на смену растительности // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 32–43.

- Саблина Т.Б. Эволюция пищеварительной системы оленей. М.: Наука, 1970. 248 с.
- Савельев А.П. Последствия селективной охоты: несколько показательных примеров из Африки, Азии, Америки и Европы // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 121–123.
- Савинов В. Охотничьи угодья Алтайского края. Барнаул: Алтайское кн. изд-во, 1961. 25 с.
- Савинов В. Звери и птицы Алтая. Барнаул: Алтайское кн. изд-во, 1967. 187 с.
- Савинов В.А., Лобанов А.Н. Звери Вологодской области. Вологда: Вологодское кн. изд-во, 1958. 208 с.
- Савченко А. Весенние миграции косули // Охота и охотничье хоз-во. 1997. № 10. С. 43.
- Савченко А. Тяжелая зима в жизни косули // Там же. 1998. № 12. С. 14–15.
- Савченко А. Красноярский край: состояние охотничьих ресурсов // Там же. 1999. № 6. С. 8–10.
- Савченко А. Миграции и гибель косуль // Там же. 2000. № 1. С. 18–21.
- Савченко А. Миграции косули // Там же. 2002. № 9. С. 18–20.
- Савченко А.П. Миграции наземных позвоночных Центральной Сибири и проблемы экологической безопасности: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 49 с.
- Савченко А.П., Мальцев Н.И. Ресурсы косули Красноярского края и основы их рационального использования: методические рекомендации. Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2002. 71 с.
- Сапаев В.М. Млекопитающие сельскохозяйственного ландшафта юга Приамурья // Животный мир и охотничье хозяйство Дальнего Востока. Владивосток, 1976. С. 126–132.
- Сапоженков Ю.Ф. Распределение копытных в Костромской области // Природное и сельскохозяйственное районирование СССР: Материалы VII Всесоюз. науч. конф. по природ. и экон.-геогр. районированию СССР для сел. хоз-ва. М., 1981. С. 115.
- Северцов С. Охотничья фауна Прибалтики // Сов. охотник. 1941. № 1. С. 19.
- Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.
- Северцов С.А. О конгруэнциях и понятии целостности вида // Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951а. Т. 1. С. 30–57.
- Северцов С.А. Эволюция рогов некоторых парнокопытных как турнирного оружия в боях за самку // Там же. 1951б. Т. 1. С. 58–96.
- Северцов С.А. Обзор целей и методики работ по количественному учету крупных млекопитающих в заповедниках и охотничьих хозяйствах // Там же. 1951в. Т. 1. С. 137–170.
- Семенов-Тянь-Шанский О.И. Звери Мурманской области. Мурманск: Кн. изд-во, 1982. 175 с.
- Сенчик А.В. Среда обитания и особенности морфологии сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pall.) в Приамурье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киров., 2004. 22 с.
- Сержанин И.Н. Млекопитающие Белорусской ССР. Минск: Изд-во АН БССР, 1955. 311 с.
- Силаков М.Б. Экологические особенности усольско-канской эксплуатационной группировки сибирской косули, пути сохранения ее ресурсов // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012. С. 357–359.
- Силантьев А.А. Обзор промысловых охот в России. СПб., 1898. 619 с.
- Ситникова Е.Ф. Косуля (*Capreolus capreolus*) в Брянской области: история распространения, численность и динамика населения // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., 2011. С. 319–322.
- Скалон В.Н. О расширении козулей своего ареала в Сибири // Природа. 1946. № 6. С. 73.
- Скалон В.Н. Распространение и обзор диких копытных в бассейне Олекмы // Биол. сб. Иркутск, 1960. С. 150–158.
- Скобеев М.И. Промысловая охота в Урянхайском крае и ее особенности // Северная Азия. 1925. № 5–6. С. 115–122.
- Скриба Г.В. Взаимоотношения европейских оленей с лосями и косулями // Охотничье хоз-во в интенсивном комплексном лесном хоз-ве. Каунас: Гирионис, 1975. С. 101–102.
- Словцов И.Я. Позвоночные Тюменского округа и их распространение в Тобольской губернии. М., 1892. 78 с.
- Слудский А.А. Выселение «таежных»зверей в лесостепи и степи Западной Сибири и Казахстана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1953. Т. 53, вып. 2. С. 14–32.
- Слудский А.А., Байдавлетов Р.Ж., Бекенов А. и др. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1984. Т. 3, ч. 4. 231 с.

- Смирнов М.Н.* К вопросу территориальной дифференциации населения косуль и связи с условиями обитания в Западном Забайкалье и Восточном Саяне // Изв. Иркут. с.-х. ин-та. 1970. Т. 26, вып. 3. С. 91–104.
- Смирнов М.Н.* Прежнее и современное распространение косули в Бурятии // Зоологические исследования в Забайкалье. Тр. Бурят. ин-та естеств. наук. 1975а. Вып. 13. С. 218–230.
- Смирнов М.Н.* О вокальной деятельности косуль Западного Забайкалья // Там же. 1975б. С. 214–217.
- Смирнов М.Н.* Очерк поведения косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в Западном Забайкалье // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 221–243.
- Смирнов М.Н.* Косуля в Западном Забайкалье. Новосибирск: Наука, 1978. 189 с.
- Смирнов М.Н.* Дикие копытные Тувинской АССР // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 104–105.
- Смирнов М.Н.* Распространение, ресурсы и перспективы использования диких копытных Тувы / Ресурсы охотничье-промыслового хоз-ва и прогноз их использования. М., 1985. С. 141–152.
- Смирнов М.Н.* Материалы к обоснованию методов определения рациональных норм, структур и сроков отстрела диких копытных животных в Южной Сибири // Вопросы охотоведения Сибири. Красноярск, 1990а. С. 133–147.
- Смирнов М.Н.* Динамика популяционной структуры сибирской косули и вопросы оптимизации промыслового использования ее ресурсов (на примере Тувинской АССР) // Экология диких животных и растений и их использование. Красноярск, 1990б. С. 61–69.
- Смирнов М.Н.* Экология миграционного процесса у сибирской косули // Экология промысловых животных Сибири. Изд-во Красноярского ун-та, 1992. С. 118–139.
- Смирнов М.Н.* Методы учета численности и общие принципы планирования отстрела диких копытных животных в Южной Сибири. Методические рекомендации. Красноярск, 1993. 27 с.
- Смирнов М.Н.* Крупные промысловые млекопитающие Южной Сибири (история формирования видового состава, ресурсы, экологические основы использования и охраны): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 68 с.
- Смирнов М.Н.* Морфологические особенности сибирской косули (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) из республики Тува // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000а. Т. 105, вып. 1. С. 41–44.
- Смирнов М.Н.* Косуля в верховьях Енисея. Красноярск, 2000б. 154 с.
- Смирнов М.Н., Минаков И.А.* Охотничьи животные в бассейне р. Усолки (Красноярский край) // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Секция «Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов». Иркутск, 2009. С. 244–250.
- Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А., Панова Н.К. и др.* Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 244 с.
- Смоктуневич Е.А.* Некоторые факторы, определяющие динамику численности европейской косули Беловежской Пущи // Заповедники Белоруссии. Минск: Ураджай, 1980. Вып. 4. С. 132–139.
- Смоктуневич Е.А.* Олень и косуля и местах совместного обитания // Охота и охотничье хозяйство. 1983. № 10. С. 19.
- Собанский Г.Г.* Расширение ареалов и рост численности копытных на Алтае // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 1. С. 25–27.
- Собанский Г.Г.* Миграции косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) на Алтае // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц (Фауна Сибири). Новосибирск: Наука, 1987. С. 121–128.
- Собанский Г.Г.* Промысловые звери Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1988. 159 с.
- Собанский Г.* Косуля в Горном Алтае // Охота и охотничье хозяйство. 1990. № 3. С. 12–14.
- Собанский Г.Г.* Копытные Горного Алтая. Новосибирск: Наука, 1992. 257 с.
- Собанский Г.Г.* Звери Алтая. Крупные хищники и копытные. Барнаул: ГИПП «Алтай», 2005. 373 с.
- Собанский Г.Г.* О заселении лисицей горно-таежных районов Северо-Восточного Алтая // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012а. С. 174–177.
- Собанский Г.* Поведение лисиц на Алтае // Охота и охотничье хозяйство. 2012б. № 10. С. 10–11.
- Соколов В.Е.* Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1979. Т. 3. 528 с.

- Соколов В.Е., Громов В.С. Морфометрические исследования черепа разных подвидов косули (*Capreolus capreolus*) // Зоол. журн. 1985а. Т. 64, вып. 5. С. 738–749.
- Соколов В.Е., Громов В.С. Опыты по гибридизации европейской и азиатской косуль // Докл. АН СССР. 1985б. Т. 285, № 4. С. 1022–1024.
- Соколов В.Е., Громов В.С. Новая таксономия современных косуль (*Capreolus* Gray, 1821) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1988. № 4. С. 485–493.
- Соколов В.Е., Громов В.С., Бененсон И.Е. Сравнительное исследование краниологических признаков разных географических форм косули (*Capreolus capreolus* L.) // Там же. 1986. № 1. С. 85–95.
- Соколов В.Е., Громов В.С., Данилкин А.А. Онтогенез поведения сибирской косули (*Capreolus capreolus pygargus*) // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 6. С. 915–926.
- Соколов В.Е., Громов В.С., Рутовская М.В. Звуковая сигнализация у европейской (*Capreolus capreolus*) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль // Там же. 1987. Т. 66, вып. 3. С. 430–443.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А. Мечение территории самцами сибирской косули (*Capreolus capreolus pygargus*) на Южном Урале // Там же. 1977. Т. 56, вып. 10. С. 1543–1556.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А. Сибирская косуля: Экологические аспекты поведения. М.: Наука, 1981. 144 с.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., Дарман Ю.А., Минаев А.Н. Радиопрослеживание мигрирующей популяции сибирской косули // Докл. АН СССР. 1991. Т. 320, № 4. С. 1018–1024.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., Дуламцэрэн С. Современное распространение и численность лесных копытных в Монголии // Зоологические исследования в МНР. М.: Наука, 1982. С. 37–56.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., Марков Г.Г. Краниометрическое исследование сибирского подвида сибирской косули (*Capreolus pygargus pygargus* Pall.) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. Вып. 3. С. 445–448.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., Минаев А.Н. Участки обитания европейской косули (*Capreolus capreolus* L.) на востоке ареала // Докл. АН СССР. 1986. Т. 29, вып. 5. С. 1267–1271.
- Соколов В.Е., Данилкин А.А., Романенко Е.В. Радиопрослеживание самцов европейской косули в Центрально-Черноземном заповеднике // III съезд Всесоюз. териол. о-ва. М., 1982. Т. 1. С. 300–301.
- Соколов В.Е., Марков Г.Г., Данилкин А.А. Морфометрическая характеристика кариотипов европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1986. Вып. 5. С. 780–784.
- Соколов В.Е., Марков Г.Г., Данилкин А.А. и др. О видовом статусе европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль (краниометрическое исследование) // Докл. АН СССР. 1985а. Т. 280, № 6. С. 1505–1509.
- Соколов В.Е., Марков Г.Г., Данилкин А.А. и др. Сравнительное краниометрическое исследование развития европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль // Там же. 1985б. Т. 282, № 1. С. 243–248.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н., Чудиновская Г.А., Данилкин А.А. Хромосомные различия двух подвидов косули (*Capreolus capreolus capreolus* L. и *Capreolus capreolus pygargus* Pall.) // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 1109–1112.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н., Чудиновская Г.А., Данилкин А.А. О систематическом статусе европейской и сибирской косуль // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 105–106.
- Соколов В.Е., Темботов А.К. Позвоночные Кавказа. Млекопитающие. Копытные. М.: Наука, 1993. 527 с.
- Соколов В.Е., Чудиновская Г.А., Данилкин А.А., Орлов В.Н. Хромосомный набор косули *Capreolus capreolus* L. // Систематика и цитогенетика млекопитающих. Материалы Всесоюз. симпозиум. М.: Наука, 1975. С. 45–46.
- Соколов В.Е., Шурхал А.В., Данилкин А.А., Подогаз А.В., Ракицкая Т.А., Марков Г.Г. Сравнительный анализ электрофоретических спектров белков крови и мышечной ткани европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*C. pygargus* Pall.) косуль // Докл. АН СССР. 1986. Т. 286, № 5. С. 1274–1276.
- Соколов И.И. К методике определения возраста косули (*Capreolus capreolus* L.) // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 8. С. 1238–1249.

- Соколов И.И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla) // Фауна СССР. Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1, вып. 3. 640 с.
- Соколова С.М., Данилкин А.А. О питании сибирской косули // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 12. С. 1870–1873.
- Соловьев Д.К. Промыслы копытных зверей и лесной дичи в России // Ежегодник Всерос. союза охотников. 1922. С. 53–73.
- Соловьев Д.К. Волк и его истребление. М.: Изд-е журнала «Охотник», 1925. 96 с.
- Стекленин Е.П. Морфогенетическая характеристика спермиев представителей семейства оленых в связи с их гибридизацией // Тр. Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 55–62.
- Стекленин Е.П. Особенности размножения европейской косули на юге Украины // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 202–203.
- Стекленин Е.П. Межвидовая гибридизация благородного оленя (*Cervus elaphus* L.) и пятнистого оленя (*Cervus nippon hortulorum* Temm.) // Цитология и генетика. 1986. Т. 20, № 2. С. 138–142.
- Суворов А. Волк и копытные: грани управления // Охота и охотничье хоз-во. 2004а. № 3. С. 1–3.
- Суворов А. Проблемы биологического природопользования // Там же. 2012. № 6. С. 1–3.
- Суворов А.П. Волк в бассейне Енисея (биологические аспекты управления популяциями): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004б. 26 с.
- Суворов А.П. К методике управления популяциями волка в регионах России // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Секция «Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов». Иркутск, 2009. С. 50–58.
- Суворов А.П. О воздействии хищничества волка на диких копытных // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных Евразии. М., 2010. С. 237–243.
- Суворов А.П., Александрова Т.А. Хищничество одичавших и бродячих собак как фактор лимитирующий численность диких копытных в охранной зоне заповедника «Столбы» // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Алматы, 2012. С. 370–372.
- Суворов А.П., Магзинский А.В., Горева Н.А. К экологии питания лесостепного волка юга Приенисейской Сибири // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии. Секция «Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов». Иркутск, 2009. С. 198–203.
- Субботин А.М. О миграциях косули в центральных районах Красноярского края // Тр. Кировского с.-х. ин-та (1971). 1973. Вып. 28. С. 72–77.
- Тавровский В.А., Егоров О.В., Кривошеев В.Г. и др. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 650 с.
- Татаринов К.А. Фауна неогеновых и антропогеновых позвоночных Подолии и Прикарпатья, ее история и современное состояние: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1970. 56 с.
- Тимофеева Е.К. Косуля. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 224 с.
- Тимофеева Е.К. Роль косули в биоценозе лесостепных дубрав // Комплексные исследования биогеоценозов лесостепных дубрав. Л., 1986. С. 105–113.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 301 с.
- Тимченко Н.Г. К истории охоты и животноводства в Киевской Руси (позднее Поднепровье). Киев: Наукова думка, 1972. 204 с.
- Токарская О.Н., Ефремова Д.А., Кан Н.Г., Данилкин А.А., и др. Изменчивость мультилокусных маркеров ДНК в популяциях сибирской (*Capreolus pygargus* Pall.) и европейской (*C. capreolus* L.) косуль // Генетика. 2000. Т. 36, № 11. С. 1520–1530.
- Толстов С.П. Древний Хорезм: Опыт историко-археологического исследования. М.: Изд-во МГУ, 1948. 352 с.
- Троицкий В.Н. Охотничий промысел Чуно-Ангарского района б. Канского округа // Изв. Сиб. краевой науч. охотничье-промысловой станции. Новосибирск: Сиб. охотпромстанция, 1930. Вып. 1. С. 3–85.
- Туркин Н.В., Сатунин К.А. Звери России. М.: Изд. Н.В. Туркина, 1902. 506 с.
- Тышкевич В.Е. Факторы смертности молодняка косули в Беларуси // Вопросы прикладной экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров, 1997. С. 192–193.

- Тышкевич В.Е. Косуля (*Capreolus capreolus* L.) Беларуси (биологические основы охраны и использования ресурсов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 20 с. (Диссерт. М., 2001. 118 с.).
- Тышкевич В. После нас хоть потоп ... // Охота — нац. охотничий журнал. 2011. №1. С. 2–3.
- Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 463 с.
- Успенский Г.А., Лозан М.Н. Косуля в Молдавии // Охрана природы Молдавии. Кишинев, 1965. Вып. 3. С. 150–166.
- Устинов С. Благородный олень Прибайкалья // Охота и охотничье хоз-во. 1988. № 10. С. 12–14.
- Устинов С.К., Лобанов П.Н. К эколого-морфологической характеристике косули бассейна реки Кулинги // Экология. 1983. № 2. С. 81–82.
- Ушков С.Л. Промысловая фауна Ильменского госзаповедника // Тр. Ильменского заповедника. 1947. Вып. 3, ч. 1. С. 87–159.
- Ушков С.Л. Переходы косули на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59, вып. 5. С. 9–12.
- Фадеев Е.В. О выпусках косуль в охотничьих угодьях России // Вестн. МГУ. Биология. 1969а. № 3. С. 16–22.
- Фадеев Е.В. Результаты искусственного расселения некоторых видов диких копытных животных в охотничьих хозяйствах России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969б. Т. 74, вып. 1. С. 37–46.
- Фадеев Е.В. Косуля европейской части СССР // Охота и охотничье хоз-во. 1981. № 5. С. 18–20.
- Фадеев Е.В. Динамика фауны копытных лесов Русской равнины // Биол. науки. 1986. № 9. С. 15–23.
- Фадеев Е.В. Размещение ресурсов лося в северо-восточной части нечерноземного центра России // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1987. № 2. С. 3–9.
- Фадеев Е.В. Пространственная структура населения косули в Поволжской зоне контакта европейского и сибирского подвидов // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. 1994. № 1. С. 40–49.
- Федоров П.В. Плейстоцен Понто-Каспия. М.: Наука, 1978. 165 с.
- Федосенко А.К. Архар в России и сопредельных странах. М., 2000. 291 с.
- Фетисов А.С. Сезонные корма сибирской косули в Иркутской области. Иркутск: Обл. изд-во, 1947. 15 с.
- Фетисов А.С. Косуля в Восточной Сибири. Иркутск: Обл. изд-во, 1953. 73 с.
- Филонов К.П. Особенности населения сибирской косули на Южном Урале // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1974. С. 26–40.
- Филонов К.П. Экологическая замещаемость факторов смертности в популяциях копытных / Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 206–207.
- Филонов К.П. Смертность в популяциях копытных животных в заповедниках европейской части РСФСР // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1976. С. 103–143.
- Филонов К.П. Динамика численности копытных животных и заповедность // Охотоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1977. С. 5–228.
- Филонов К.П. Особенности движения численности парнокопытных животных (Artiodactyla) в условиях заповедного режима на примере семейства Cervidae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1979. 48 с.
- Филонов К.П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М.: Наука, 1989. 253 с.
- Флеров К.К. О диагностических признаках рода *Capreolus* Frisch. (сем. Cervidae) // Докл. АН СССР. Сер. А. 1928. № 23. С. 479–484.
- Флеров К.К. Некоторые новые данные о косулях (*Capreolus* Frisch.) Восточной Азии // Там же. 1929. № 18. С. 429–432.
- Флеров К.К. Копытные звери (Ungulata) Таджикистана // Звери Таджикистана. М.: Изд-во АН СССР, 1935а. С. 93–130. (Тр. Таджикской базы. Т. 1.)
- Флеров К.К. Копытные (Ungulata) арктических стран // Звери Арктики. Л.: Изд-во Главсевморпути, 1935б. С. 105–264.
- Флеров К.К. Кабарги и олени // Фауна СССР. Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 1, вып. 2. 256 с.
- Фонд охотничьих угодий и численность основных видов диких животных в РСФСР. М., 1992. 97 с.

- Формозов А.Н.* Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МОИП, 1946. 141 с.
- Формозов А.Н.* Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц. М.: Изд-во МГУ, 1990. 288 с.
- Хавесон Я.И.* О значении скрещиваемости форм и плодовитости гибридов для определения ранга систематической категории // Науч. конф. по итогам науч.-исслед. работы за 1958–1959 гг. Вологда, 1960. С. 73–75.
- Холодова М.В.* Сезонные изменения в потребности кормов у некоторых копытных // IV съезд Всесоюз. териол. о-ва. М., 1986. Т. 1. С. 367–368.
- Холодова М.В., Семенов У.А., Сорокин П.А., Звычайная Е.Ю.* Молекулярно-генетический анализ таксономического статуса косули из Сочинского национального парка // Животный мир горных территорий. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. С. 506–508.
- Хромов А.А., Архангельский М.С., Иванов А.В.* Крупные четвертичные млекопитающие Среднего и Нижнего Поволжья. Дубна, 2001. 254 с.
- Цалкин В.И.* Материалы для истории скотоводства и охоты в древней Руси // Матер. и исследований по археологии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1956. № 51. 185 с.
- Цалкин В.И.* Млекопитающие бассейна Оки и Верхней Волги в начале нашей эры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 1. С. 23–39.
- Цалкин В.И.* К истории животноводства и охоты в Восточной Европе // Матер. и исследований по археологии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962. № 107. 129 с.
- Цалкин В.И.* К истории млекопитающих восточноевропейской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, вып. 2. С. 43–62.
- Цаплюк О.Э.* Сезонные особенности гистоструктуры гонад косули // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 313–314.
- Цаплюк О.Э.* Возрастные и сезонные особенности биологии размножения косули (*Capreolus capreolus* L.) в Казахстане // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 4. С. 611–618.
- Царев Ю.С.* Распространение и численность лося, косули и северного оленя // Биологическое районирование Новосибирской области. Новосибирск, 1969. С. 182–190.
- Цветкова И.К.* Волосовские неолитические племена // Тр. гос. истор. музея. Археологический сб. 1953. Вып. 22. С. 19–52.
- Цыбулин С.М.* Летняя численность и размещение косули на Северном Алтае // Ресурсы животного мира Сибири. Охотничье-промысловые звери и птицы. Новосибирск: Наука, 1990. С. 248–250.
- Чальшиев А.* Кислотно-щелочной баланс в крови самок лося и крупного рогатого скота в зимний период. Сыктывкар, 1997. 19 с.
- Чащухин В.А.* О тепловом режиме зимнего питания лося // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 1. С. 40–42.
- Чегорка П.Т.* Фенотипические критерии диагностики благородных и пятнистых оленей и гибридов между ними в смешанных популяциях // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М., 1986. Ч. 2. С. 222–225.
- Чегорка П.Т.* К вопросу о гибридизации благородного и пятнистого оленей // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1989. Ч. 1. С. 112–114.
- Чельцов-Бебутов А.М.* К зоогеографической характеристике песчаных полупустынь Тургайской области // Теоретические и прикладные аспекты охраны природы и охотоведения: Сб. науч. тр. Моск. вет. академии. 1976. Т. 84. С. 44–53.
- Черкасов А.А.* Записки охотника-натуралиста. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 504 с.
- Чернявская С.И.* Сезонное размещение и кочевки диких копытных и медведя в районе Кавказского заповедника в связи с распределением урожая плодов фруктарников и орехоносов // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 61, вып. 4. С. 7–21.
- Черосов Н.М., Томская А.И., Лазарев П.А., Степанов А.Д.* Палеоэкология и культурно-хозяйственный тип многослойной стоянки Усть-Токко I // Четвертичная геология и первобытная археология Южной Сибири. Улан-Удэ, 1986. Ч. II. С. 42–46.
- Шаргаев М.А.* Об ареале сибирской косули на Обь-Иртышском севере // IV межвуз. зоогеографическая конф. Одесса, 1966. С. 310–311.
- Шаргаев М.А.* Изменения численности и размещения копытных Витимского плоскогорья под воздействием антропогенного фактора // Зоологические проблемы Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С. 496–497.

- Шарлемань М. Зоогеография УСРР. Київ: Вид-во АН УСРР, 1937. 234 с.
- Шарф Р.Ф. Европейские животные. М.: Природа, 1918. 233 с.
- Шаршов А.А. Хромосомные наборы ряда видов домашних и диких парнокопытных Горного Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1994. 16 с.
- Шахмарданов З.А., Рамазанов Х.М. Ареалы копытных Дагестана // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 113.
- Шварц С. Популяционная экология – теоретическая основа охотничьего хозяйства // Охота и охотничье хоз-во. 1969. № 4. С. 16–17.
- Шварц С.С. Эколого-популяционные основы ведения охотничьего хозяйства // Тр. IX Международного конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 74–77.
- Шварц С.С. Популяция – элементарный объект охотничьего хозяйства // Охота и охотничье хоз-во. 1974а. № 10. С. 16–17.
- Шварц С.С. Биологические основы охотничьего хозяйства // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР. Киров, 1974б. С. 9–11.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Швец В.Г. Размещение, миграции и численность косуль в Хабаровском крае // Охрана, рациональное использование и воспроизводство естественных ресурсов Приамурья. Хабаровск, 1967. С. 170–172.
- Швец В.Г. Сокращение численности косули в Хабаровском Приамурье // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 142–143.
- Швец В.Г. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность копытных в Приамурье // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1980. С. 54–57.
- Шевнина М.С. Определение емкости среды обитания для косули // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012а. С. 475–476.
- Шевнина М.С. Трофейная характеристика рогов европейского благородного оленя (*Cervus elaphus elaphus*) // Там же. 2012б. С. 477–479.
- Шереметьева И.Н., Шереметьев И.С. Морфометрическая и молекулярно-генетическая изменчивость сибирской косули *Capreolus pygargus* Pall., 1771 на дальневосточной части ареала // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). М., 2007. С. 556.
- Шереметьева И.Н., Шереметьев И.С. Экотипы, географические выборки и подвиды сибирской косули (*Capreolus pygargus*, Artiodactyla, Cervidae) в дальневосточной части ареала // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 4. С. 488–497.
- Шереметьева И.Н., Шереметьев И.С., Картавцева И.В., Журавлев Ю.Н. Полиморфизм короткого фрагмента контрольного региона (D-петли) митохондриального генома сибирской косули *Capreolus pygargus* Pallas, 1771 (Artiodactyla, Cervidae) Дальнего Востока России // Генетика. 2010. Т. 46, № 5. С. 677–684.
- Шилов И.А. Соотношение пространственной и этологической структуры популяций позвоночных животных // Поведение животных. М.: Наука. 1972. С. 12–14.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.
- Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972. 487 с.
- Шостак С.В. Численные соотношения европейского благородного оленя с другими копытными // Заповедники Белоруссии. Минск: Ураджай, 1978. Вып. 2. С. 130–138.
- Шперк Ф. Россия Дальнего Востока // Зап. Рус. геогр. о-ва по общей географии. СПб., 1885. Т. 14. С. 503.
- Штильмарк Ф.Р., Сухомиров Г.И., Сапаев В.М., Кучеренко С.П. Динамика запасов охотничье-промысловых зверей Нижнего Приамурья за последние сто лет // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 3. С. 29–39.
- Штуббе К., Данилкин А. Хозяйственное значение, рациональное использование ресурсов и охрана // Европейская и сибирская косули. М.: Наука, 1992. С. 276–336.
- Штуббе Г., Брухольц З. Опыты по гибридизации европейской и сибирской косуль (*Capreolus capreolus capreolus* L. (1758) x *Capreolus capreolus pygargus* Pall. (1771)) // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 9. С. 1398–1403.
- Шурупов И.И. Роль «Зоообъединения» в расселении охотничьих животных // Обогащение фауны и разведение охотничьих животных. Киров, 1982. С. 116.

- Шурхал А.В., Данилкин А.А., Марков Г.Г., Ракицкая Т.А., Подогас А.В. Генетическая изменчивость косули по совокупности биохимических маркеров генов // Фенетика популяций: Материалы III Всесоюз. совещ., Саратов. М., 1985. С. 273–274.
- Шутов В.В. Закономерности сезонной динамики численности косули на Алтае // Экология, морфология, использование и охрана диких копытных. М., 1989. Ч. 1. С. 159–160.
- Шухов Н. Посадка косули в лесостепной полосе Западной Сибири // Охотник и рыбак Сибири. 1929. № 1. С. 20–21.
- Щетинин В.И. Местная группировка косули Зейского заповедника // Копытные фауны СССР. М.: Наука, 1975. С. 147.
- Юдин В.Г. Волк Дальнего Востока России. Благовещенск: ДВО РАН, 1992. 312 с.
- Юргенсон П.Б. Очерки по сравнительному изучению соболя и куниц // Сборник материалов по результатам изучения млекопитающих в государственных заповедниках. М.: Изд-во МСХ СССР, 1956. С. 33–71.
- Юргенсон П.Б. Плотность населения копытных животных и ее нормирование // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. 1959. Вып. 13. С. 44–50.
- Юргенсон П.Б. Определение норм отстрела охотничьих зверей и птиц. Теоретические предпосылки // Основы охотоустройства. М.: Лесн. пром-сть, 1966. С. 11–135.
- Юргенсон П.Б. Охотничьи звери и птицы (прикладная экология). М.: Лесн. пром-сть, 1968. 308 с.
- Юргенсон П.Б. Состояние и перспективы охотничьих ресурсов // Тр. Завидовского зап.-охотничьего хоз-ва. 1969. Вып. 1. С. 79–208.
- Яблонский Н. Очерки охоты в Минусинском округе, Енисейской губ. // Охота. 1892. Январь. С. 30–42.
- Янсон Я. Морфологическая характеристика местной популяции косуль (*Capreolus capreolus capreolus* L.) // Тр. Латв. с.-х. акад. 1975. Вып. 33. С. 52–55.
- Янушевич А.И., Айзин Б.М., Кадыралиев и др. Млекопитающие Киргизии. Фрунзе: Илим, 1972. 464 с.
- Янушевич А., Благовещенский И. Промысловые звери и птицы Западной Сибири. Новосибирск, 1952. 287 с.
- Янушко П.А. Образ жизни крымских оленей и их влияние на естественное лесовозобновление // Тр. Крымского гос. заповедника. 1957. Т. 4. С. 107–138.
- Aanes R., Andersen R. The effects of sex, time of birth, and habitat on the vulnerability of roe deer fawns to red fox predation // Can. J. Zool. 1996. Vol. 74, N 10. P. 1857–1865.
- Ahrens M., Goretzki J., Stubbe C., Gleich E. Ist der 00-raps eine Gefahr für unser Wild? // Unsere Jagd. 1990. Bd. 40, N 1. S. 12–13.
- Aitken R.J. Delayed implantation in roe deer (*Capreolus capreolus*) // J. Reprod. and Fert. 1974. Vol. 39, N 1. P. 225–233.
- Aitken R.J. Uterine secretion of fructose in the roe deer // Ibid. 1976. Vol. 46, N 2. P. 439–440.
- Aitken R.J. Aspects of delayed implantation in the roe deer (*Capreolus capreolus*) // Ibid. 1981. Vol. 29, N 1. P. 83–95.
- Aitken R.J., Burton J., Hawkins J., Kerr-Wilson R., et al. Histological and ultrastructural changes in the blastocyst and reproductive tract of the roe deer (*Capreolus capreolus*) during delayed implantation // Ibid. 1973. Vol. 34, N 3. P. 481–493.
- Allen G.M. Pigs and deers from the Asiatic expedition // Amer. Mus. Novit. 1930. N 430. P. 1–19.
- Allen G.M. The mammals of China and Mongolia // Natural history of Central Asia. N.Y., 1940. Vol. 11. Pt 2. P. 621–1350.
- Amoraso E.A., Finn C.A. Ovarian activity during gestation, ovum transport and implantation // The ovary. N.Y.; L., 1962. N 1. P. 451–537.
- Amrud J., Nes N. The chromosomes of the roe (*Capreolus capreolus*) // Hereditas. 1966. Vol. 56, N 2. P. 217–220.
- Andersen J. Analysis of a Danish roe-deer population based on the extermination of the total stock // Dan. Rev. Game Biol. 1953. Vol. 2. P. 127–155.
- Antti Halkka. Suomen kaurus tuli takaisin // Suomen luonto. 1994. Vol. 53, N 12. P. 34–37.
- Barclay E.N. Notes on the roe-deer // Ann. Mag. Nat. Hist. 1933. Vol. 10, N 12. P. 66–80.
- Barth D., Gimenez T., Hoffmann B., Karg H. Testosteronkonzentrationen im peripherien Blut beim Rehbock (*Capreolus capreolus*): Saisonale und rhythmische Veränderungen sowie Beziehungen

- zu einigen Verhaltensweisen und anderen saisonabhängigen Parametern // *Ztschr. Jagdwiss.* 1976. Bd. 22, N 3. S. 134–148.
- Bartos L., Hyanek J., Zirovnický J.* Hybridization between red and sika deer. I. Craniological analysis // *Zool. Anz.* 1981. Bd. 207, N 5/6. S. 260–270.
- Bartos L., Zirovnický J.* Hybridization between red and sika deer. II. Phenotype analysis // *Ibid.* 1981. Bd. 207, N 5/6. S. 271–287.
- Bartos L., Zirovnický J.* Hybridization between red and sika deer. III. Interspecific behaviour // *Ibid.* 1982. Bd. 208, N 1/2. S. 30–36.
- Bassano B., Mussa P.P.* Le syndrome de sous-nutrition chez les ruminants sauvages: Une synthèse bibliographique // *Gibier faune sauvage.* 1998. Vol. 15, N 3. P. 189–209.
- Becker-Dillingen J.* Die Ernährung des Waldes in der freien Wildbahn. Donauworth, 1945. 251 s.
- Beklova M., Koubek P., Pikula J., Zejda J.* Game losses during the harvest of perennial fodder plants // *Folia Zool.* 1982. Vol. 31, N 1. P. 37–54.
- Bettmann H.* Winterbrunft beim Rehwild // *Ztschr. Jagdwiss.* 1961. Bd. 7, N 4. S. 169.
- Bideau E., Vincent J.P., Quere J.P., Angibault J.M.* Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L., 1758). I. Cas des males // *Acta Oecol. Oecol. Applic.* 1983a. Vol. 4, N 2. P. 163–184.
- Bideau E., Vincent J.P., Quere J.P., Angibault J.M.* Note sur l'évolution de l'association mere-jeune chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L., 1758) etudies par la technique du radio-tracking // *Mammalia.* 1983b. Vol. 47, N 4. P. 477–482.
- Bischoff T.L.W.* Entwicklungsgeschichte des Rehes. Giessen: Ricker, 1854. 36 s.
- Blankenhorn H.J.* Kitz-Markierungs-Aktion, 1970–1971 // *Jager.* 1975. N 9. S. 42–45.
- Blant M.* Dynamique de population, condition et constitution du chevreuil (*Capreolus capreolus* L., 1758) dans les cantons de Neuchatel et Vaud (ouest de la Suisse). Neuchatel: Press univ., 1987. 160 p.
- Blant M., Chappuis F., Maire J.A., Mermod C., Pedroli J.C.* La biologie du chevreuil *Capreolus capreolus* (L.) dans le canton de Neuchatel (Suisse). Neuchatel: Press. univ., 1982. 105 p.
- Boag B., Macfarlane S.W., Griffiths D.W.* Oilseed rape and wildlife // *Annual. Report Scot. Crop Res. Inst. Dundee,* 1991. P. 100–101.
- Bobek B.* Summer food as the factor limiting roe deer population size // *Nature.* 1977. Vol. 268, N 5615. P. 47–49.
- Bobek B., Drozd A., Grodzinski W., Weiner J.* Studies on productivity of the roe deer population in Poland // *XI Intern. Congr. Union Game Biol.* Stockholm, 1974. P. 115–123.
- Boessneck J.* Zur GroSe des mitteleuropaischen Rehes (*Capreolus capreolus* L.) in alluvial-vorgeschichtlicher und fruher historischer Zeit // *Ztschr. Saugetierk.* 1956. Bd. 21, N 3/4. S. 121–131.
- Boisaubert B.* Aussetzung von Rehwild ꝛ Vorlaufige Ergebnisse // *Bull. Mensuel, Paris.* 1980. Vol. 41. P. 11–18.
- Boisaubert B., Gaillard J.M., Boutin J.M., van Laere G.* Evedence for density dependent responses in a roe deer (*Capreolus capreolus*) population // *Recent developments in deer biology.* Proc. III Intern. Congr. Biol. Deer. Edinburgh, 1994. P. 111.
- Boisaubert B., Gaultier P., Maillard D., Gaillard J.M.* Evolution des populations de chevreuils en Franse // *Bull. Mensuel.* 1999. N 244. P. 6–11.
- Borg K.* On mortality and reproduction of roe deer in Sweden during the period 1948–1969 // *Viltrevy.* 1970. Vol. 7, N 2. P. 121–149.
- Borg K.* Predation on roe deer in Sweden // *J. Wildlife Manag.* 1962. Vol. 26, N 2. P. 133–136.
- Boscardin Y.* Les methodes de denombrement des populations de chevreuils // *Bull. Mens.* 1999. N 244. P. 17–21.
- Bramley P.S.* Territoriality and reproductive behaviour of roe deer // *J. Reprod. and Fert. Suppl.* 1970. N 11. P. 43–71.
- Bramley P.S.* Management of roe deer (*Capreolus capreolus*) in small deciduous woods in England // *Forestry.* 1972. Vol. 45, N 2. P. 211–221.
- Bresinski W.* Grouping tendencies in roe deer under agrecenosis conditions // *Acta Theriol.* 1982. Vol. 27, N 29. P. 427–447.
- Briedermann L.* Was ast unser Rehwild? // *Unsere Jagd.* 1974. Bd. 24, N 4. S. 110–111.

- Briedermann L., Ahrens M. Bestände und Verbreitung des Schalenwildes in der DDR // Unsere Jagd. 1980. Bd. 30, N 1. S. 4–6.
- Brietenmoser U., Haller H. Zur Nahrungsökologie des Luchses *Lynx lynx* in den schweizerischen Nordalpen // Ztschr. Säugetierk. 1987. Bd. 52, N 3. S. 268–291.
- Bubenik A.B. Grundlagen der Wildernahrung. B.: Bauernverl., 1959. 229 S.
- Bubenik A.B. Le rythme nycthemeral et le regime journalier des ongules sauvages; problemes theoriques; rythme d'activite du chevreuil // Mammalia. 1960. Vol. 24, N 1. P. 1–66.
- Bubenik A.B. Das Verhalten des Rehes am Tage und in der Nacht im Laufe des Jagres // Pirsch. 1962. Bd. 24/25. S. 944–947, 988–1000.
- Bubenik A.B. Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Rehes (*Capreolus capreolus* L.) und Rotwildes (*Cervus elaphus* L.) // Ztschr. Säugetierk. 1965. Bd. 30, N 2. P. 65–128.
- Bubenik A.B. Vliv rysa (*Lynx lynx* L.) a vlka (*Canis lupus* L.) na strukture populaci srnci (*Capreolus capreolus* L.) a jeleni zvere (*Cervus elaphus* L.) // Lynx. 1966a. N 6. P. 7–10.
- Bubenik A.B. Das Geweih: Entwicklung, Aufbau, und Ausformung der Geweihe und Gehorne und ihre Bedeutung für das Wild und für die Jagd. Hamburg; B.: Parey, 1966b. 214 s.
- Bubenik A.B. The significance of the antlers in social life of the Cervidae // Deer. 1968. N 1. P. 208–214.
- Bubenik A.B., Harrington R. Evolution of the Cervidae // Bull. Roy. Soc. N. Z. 1985. N 22. P. 478.
- Bump G. Acclimatization of game animals in the United States // IX Intern. Congr. Union Game Biol. Moscow, 1970. P. 136–141.
- Buntjer J.B., Nijman I.J., Zijlstra C., Lenstra J.A. A satellite DNA element specific for roe deer (*Capreolus capreolus*) // Chromosoma. 1998. Vol. 107, N 1. P. 1–5.
- Cadariu M., Popovici N., Cismas M.A. Schimbari ciclice sezoniere in hipofiza capriorului (*Capreolus capreolus* L.) masculin // Stud. Univ. Babeş-Bolyai. Ser. biol. 1977. Vol. 22, N 1. P. 10–13.
- Casanova P. Il capriolo (*Capreolus capreolus* L.): un tipice abitare della macchia // Ital. Forest Mont. 1981. Vol. 36, N 5. P. 251–256.
- Cederlund G. Daily and seasonal activity pattern of roe deer in a boreal habitat // Viltrevy. 1981. Vol. 11, N 1. P. 1–41.
- Cederlund G. Mobility response of roe deer (*Capreolus capreolus*) to snow depth in a boreal habitat // Ibid. 1982. Vol. 12, N 2. P. 39–68.
- Cederlund G. Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area in Central Sweden // Acta Theriol. 1983. Vol. 28, N 30. P. 443–460.
- Cederlund G., Lindstrom E. Effects of severe winters and fox predation on roe deer mortality // Acta Theriol. 1983. Vol. 28, N 7. P. 129–145.
- Cederlund G., Ljungquist H., Markgren G., Stalfelt F. Foods of moose and roe-deer at Grimso in Central Sweden. Results of rumen content analyses // Viltrevy. 1980. Vol. 11, N 4. P. 169–247.
- Chaplin R.E., Chapmann D.I., Prior R. An examination of the uterus and ovaries of some female roe deer (*Capreolus capreolus* L.) from Wildshire and Dorset, England // J. Zool. 1966. Vol. 148, N 4. P. 570–574.
- Chapmann D.I., Chapmann N.G. Further observations on the incidence of twins in roe deer, *Capreolus capreolus* // J. Zool. 1971. Vol. 165, N 4. P. 505–509.
- Chapmann N.G., Claydon K., Claudon M., et al. Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behavior, social organization and activity // Ibid. 1993. Vol. 229, Pt. 4. P. 623–640.
- Chlupsa M. Tlumeni parazitov sparkate zvere v CSR // Veterinarstvi. 1985. Vol. 35, N 3. P. 129–130.
- Cibien C., Bideau E., Boisaubert B., et al. Seasonal diet and habitat use in field roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Picardie region // Gibier Faune Sauvage. 1995. Vol. 12, N 1. P. 37–49.
- Corbet G.B. The mammals of the Palaearctic region. A taxonomic review. L.: Ithaca, 1978. 314 p.
- Cotta V. Asupra capriorului siberian (*Capreolus capreolus pygargus* Pallas) in Romania // Rev. Padurilor. 1969. Vol. 84, N 7. P. 345–348.
- Cronin M.A. Mitochondrial-DNA phylogeny of deer (Cervidae) // J. Mammology. 1991. Vol. 72, N 3. P. 553–566.

- Danilkin A.A. *Capreolus pygargus* // Mammalian species. 1995. N 512. P. 1–7.
- Danilkin A. Behavioural ecology of Siberian and European roe deer. L.: Chapman & Hall, 1996. 277 p.
- Danilkin A.A., Darman Yu.A., Minayev A.N. The seasonal migrations of a Siberian roe deer population // Rev. Ecol. (Terre Vie). 1992. Vol. 47. P. 231–243.
- Dasmann B. The wildlife biology. N.Y., 1966. P. 61–65.
- Dathe H. Zum Mutter-Kind-Verhältnis bei Cerviden // Beitr. Jagd- und Wildforsch. 1966. Bd. 5. S. 83–88.
- Douzery E., Randi E. The mitochondrial control region of Cervidae: Evolutionary patterns and Phylogenetic content // Mol. Biol. Evol. 1997. Vol. 14. P. 1154–1166.
- Drescher-Kaden U. Untersuchungen über Verdauungstrakt im Pansen von Gamswild post mortem // Tagungsber. I. Intern. Gamswild-Treffen. Oberammergan, 1974. S. 26–33.
- Drescher-Kaden U. Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon. Mitt. I. Gewichtserhebungen und Kapazitätsmessungen am Verdauungstrakt, insbesondere am Pansen-Hauben-Raum von Reh, Damhirsch und Mufflon // Ztschr. Jagdwiss. 1976. Bd. 22. S. 184–190.
- Drescher-Kaden U., Seifelnasr E.A. Untersuchungen am Verdauungstrakt von Reh, Damhirsch und Mufflon. Mitt. 2. Rohrnährstoffe im Panseninhalt von Reh, Damhirsch und Mufflon // Ibid. 1977. Bd. 23. S. 6–11.
- Drozd A. Seasonal intake and digestibility of natural foods by roe deer // Acta Theriol. 1979. Vol. 24, N 13. P. 137–170.
- Drozd A., Osiecki A. Intake and digestibility of nature foods in roe deer // Ibid. 1973. Vol. 18, N 3. P. 81–91.
- Dworschak U., Wotschikowsky U., Liedeker H. Hone range utilization of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in an alpine habitat in South Tirol // Trans. XX Intern. Congr. Union Game Biol. Godollo, 1991. Pt. 2. P. 546.
- Dziociolowski R. Roe deer census by pellet-group counts // Acta Theriol. 1976. Vol. 21, N 24–31. P. 351–358.
- Eberle J. Altersstruktur des Rehwildes in der Blattzeit bestimmt // Unsere Jagd. 1986. Bd. 36, N 10. S. 300.
- Eiberle K. Beobachtungen über das Verhalten des Rehwildes // Schweiz. Ztschr. Forstwiss. 1962. Bd. 113, N 11. S. 660–668.
- Eiberle K. Über den Einfluss der Sonnenscheindauer auf die Gehorn-entwicklung beim Rehwild // Schweiz. Z. Forstwesen. 1965. N 116. S. 60–64.
- Eisfeld D. Der Eiweis- und Energiebedarf de Rehes, diskutiert anhand von Laborversuchen // Verh. Ges. Okol. Erlangen. 1974. S. 129–139.
- Eisfeld D. Ernährungsphysiologie als Basis für die ökologische Beurteilung von Rehpopulationen // Rev. Suisse Zool. 1976. Bd. 83. S. 914–928.
- Eisfeld D. Ansprüche von Rehen an die Qualität ihrer Nahrung // XXII Congr. Intern. Union of Game Biol. Brussels, 1985. P. 1027–1034.
- Ellenberg H. Wilddichte, Ernährung und Vermehrung beim Reh // Verh. Ges. Okol. Erlangen. 1974a. S. 59–76.
- Ellenberg H. Die Körpergröße des Rehes als Bioindikator // Ibid. 1974b. S. 141–154.
- Ellenberg H. Zur Populationsökologie des Rehe (*Capreolus capreolus* L., Cervidae) in Mitteleuropa. München, 1978. 211 s. (Spixiana; Suppl. 2).
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. L.: British Museum, 1951. 810 p.
- Engl D. Rehwildmarkierung // Osterr. Weidwerk. 1982. N 5. S. 210–212.
- Espmark Y. Mother-young relations and development of behaviour in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) // Viltrevy. 1969. Vol. 6, N 6. P. 460–540.
- Espmark Y. Social behaviour of roe deer at feeding stations // Appl. Anim. Ethol. 1974. Vol. 1, N 1. P. 35–47.
- Essen L. Das Rehwild in Schweden // Beitr. Jagd- und Wildforsch. 1966. Bd. 5. S. 143–148.
- Esser W. Beitrag zur Untersuchung der Asung des Rehwildes // Ztschr. Jagdwiss. 1958. Bd. 4, N 1. S. 1–41.
- Feiler A. On the intraspecific variation of the European roe deer (*Capreolus capreolus* (L.) (Mammalia, Artiodactyla: Cervidae) // Zool. Abh. 1993. Vol. 47, N 2. P. 231–234.

- Feng Z., Cai C., Zheng Ch. A checklist of the mammals of Xizang (Tibet) // Acta Theriol. Sin. 1983. Vol. 4, N 4. P. 341–358.
- Fontana F., Rubini M. Caratterizzazione citogenetica di popolazioni naturali dei cervidi italiani // Suppl. Ric. Biol. Selvagg. 1991. N 18. P. 69–75.
- Frackowiak W., Wojciuch-Ploskonka M. Game management of the wild ungulate populations in Northeastern Poland // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2012. С. 137–138.
- Fruzinski B., Grodzinski R., Labudzki L., Wlazelko M. Charakterystyka sarn-kozłow pozyskanych w osrodku hodowli zwierzyny «Zielonka» w latach 1965–1969 w drodze odstzalu selekcyjnego // Roczn. WSR Pozn. 1972. N 57. S. 29–49.
- Fruzinski B., Kaluzinski J., Baksalary J. Weight and body measurements of forest and field roe deer // Acta Theriol. 1982. Vol. 27, N 33. P. 479–488.
- Fruzinski B., Labudzki L. Demographic processes in a forest roe deer population // Ibid. 1982a. Vol. 27, N 25. P. 365–375.
- Fruzinski B., Labudzki L. Sex and age structure of a forest roe deer population under hunting pressure // Ibid. 1982b. Vol. 27, N 26. P. 377–384.
- Fruzinski B., Labudzki L., Wlazelko M. Habitat, density and spatial structure of the forest roe deer population // Ibid. 1983. Vol. 28, N 16. P. 243–258.
- Galamb G., Tusnadi G. Исследование структуры популяции косули (*Capreolus c. L.*) на основе квантитативных характеристик // Изв. фак. с.-х. наук, Кестхей (Венгрия). 1973. Т. 15, N 9. С. 1–31. (На венг. яз.)
- Geiger G., Kramer A. Rangordnung von Rehwild (*Capreolus capreolus L.*) und der Winterfütterung in einem schweizerischen Jagdrevier // Ztschr. Jagdwiss. 1974a. Bd. 20, N 1. S. 53–56.
- Geiger G., Kramer A. Rank-order of roe deer at artificial winter feeding sites in a Swiss hunting district // XI Intern. Congr. Union Game Biol. Stockholm, 1974b. P. 107–113.
- Gelder R.G. Mammalian hybrids and genetic limits // Amer. Mus. Novit. 1977. Vol. 2635. P. 1–25.
- Georgii B. Corpora lutea and adrenal weight in roe deer // XI Intern. Congr. Union Game Biol. Stockholm, 1974. P. 125–132.
- Gentile G., Vernesi C., Vicario S., Pecchioli E., et al. Mitochondrial DNA variation in roe deer (*Capreolus capreolus*) from Italy: Evidence of admixture in one of the last *C. c. italicus* pure populations from central-southern Italy // Ital. J. Zool. 2009. Vol. 76, N 1. P. 16–27.
- Gill R. Monitoring the status of European and North American Cervids // The global environment monitoring system. Gems information series N 8. Nairobi, 1990. 277 p.
- Gonzalez R., Angibault J.M. Etude du rythme d'activite du chevreuil par biotelemetrie: aspect methodologique, premiers resultats en milieu forestier // Bull. SFECA. 1987. Vol. 2, N 1. P. 159–164.
- Graczyk R. Charakter powiazan ekologicznych populacji sarn (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758) z ekosystemami lesnym i polnym // Roczn. AR Pozn. 1978. N 100. S. 23–29.
- Graczyk R., Bereszynski A. Obserwacje nad tworzeniem sie, organizacja i liczebnościa giesienozimowych skupien sarn (*Capreolus capreolus L.*) w ekosystemie polnym // Ibid. 1978. N 100. S. 31–38.
- Gray J. On the natural arrangement of vertebrate animals // London. Med. Reposit. 1821. Vol. 15. P. 296–320.
- Groves C.P., Grubb P. Relationships of living deer // Biology and management of the Cervidae. Wash.; L.: Smithsonian Instit. Press, 1987. P. 21–59.
- Grubb P. List of deer species and subspecies // Species survival commission. Deer specialist group newsletter. 1990. N 8. Appendix.
- Grubb P. Order Artiodactyla // Mammal Species of the World. A taxonomic and geographic reference (3rd ed.). (Edit. Wilson D.E., Reeder D.M.). Johns Hopkins Univ. Press, 2005. Vol. 1. P. 637–722.
- Grubb P., Gardner A.L. List of species and subspecies of the families Tragulidae, Moschidae, and Cervidae // Deer. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Deer specialist group. Oxford: Inform. Press, 1998. P. 6–16.
- Gunther G. Ein entschlossener Versuch. Sichere Ermittlung vorhandener Wildbestände // Pirsch. 1978. Bd. 30, N 23. S. 1563–1567.
- Gustavsson I. Chromosome studies in five species of deer representing the four genera *Alces*, *Capreolus*, *Cervus* and *Dama* // Mammal. Chromosomes Newsletter. 1965. Vol. 18. P. 149.

- Gustavsson I., Sundt C.O. Karyotypes in five species of deer (*Alces alces* L., *Capreolus capreolus* L., *Cervus elaphus* L., *Cervus nippon nippon* Temm. and *Dama dama* L.) // *Hereditas*. 1968. Vol. 60, N 1/2. P. 233–248.
- Haffer J. Superspecies and species limits in vertebrates // *J. Zool. Syst. and Evol.* 1986. Vol. 24, N 3. P. 169–190.
- Haltenorth Th. Klassifikation der lebenden Säugetiere: Artiodactyla // *Handb. Zool. B.*, 1963. Bd. 8. 167 s.
- Hamilton W.J., Harrison R.J., Young B.A. Aspects of placentation in certain Cervidae // *J. Anat.* 1960. Vol. 94, N 1. P. 1–33.
- Harrington R. Evolution and distribution of the Cervidae. Biology of deer production // *Bull. Roy. Soc. N. Z.* 1985a. N 22. P. 3–11.
- Harrington R. Hybridisation in deer – its detection and uses // *Ibid.* 1985b. N 22. P. 62.
- Harrison D.L. The mammals of Arabia. L., 1968. Vol. 2. 381 p.
- Hartl G.B., Reimoser F., Willing R., Koller J. Genetic variability and differentiation in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) of Central Europe // *Genetics, Selection, Evolution*. 1991. Vol. 23, N 4. P. 281–299.
- Haugerud R.E. Rødyret vandrer mot nord // *Ottar*. 1989. N 5 (178). P. 31–39.
- Hearney A.W., Jennings T.J. Annual foods of the red deer (*Cervus elaphus*) and the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the east of England // *J. Zool.* 1983. Vol. 201, N 4. P. 565–570.
- Hein J. Untersuchungen über Wege zur Verbesserung des Qualität eines Rehwildbestandes: Diss. Göttingen, 1966.
- Hell P. Srncia zver. Bratisl.: Priroda, 1979. 310 s.
- Hell P., Herz J. Prispěvek k taxonomii srnca horného evropského (*Capreolus c. capreolus* L., 1758) na Slovensku // *Biologia (CSSR)*. 1968. Sv. 23, N 8. S. 623–644.
- Hell P., Herz J. Rozšíření, hustota osídlení a produkcia srnca horného evropského (*Capreolus c. capreolus* L., 1758) na Slovensku // *Acta Zootecn. Nitra*. 1970. Vol. 20. P. 227–241.
- Hennig R. Über des Revierverhalten der Rehbocke // *Ztschr. Jagdwiss.* 1962a. Bd. 8, N 2. S. 61–81.
- Hennig R. Über einige Verhaltensweisen des Rehwildes (*Capreolus capreolus*) in freier Wildbahn // *Ztschr. Tierpsychol.* 1962b. Bd. 19, N 2. S. 223–229.
- Henry B.A.M. A comparison of the winter diet of roe deer and sheep // *J. Zool.* 1978a. Vol. 185, N 2. P. 270–273.
- Henry B.A.M. Diet of the roe deer in an English conifer forest // *J. Wildlife Manag.* 1978b. Vol. 42, N 4. P. 937–940.
- Herzog A., Hohn H. Darstellung der Chromosomen aus Knochenmarkzellen beim Reh (*Capreolus capreolus*) und Rottier (*Cervus elaphus*) // *Ztschr. Jagdwiss.* 1967. Bd. 13. S. 118–121.
- Hespeler B. 00-raps aktuell // *Wild und Hund*. 1987. Bd. 90, N 18. S. 4–6.
- Hewison M.A.J. Variation in the fecundity of roe deer in Britain: Effects of age and body weight // *Acta Theriol.* 1996. Vol. 41, N 2. P. 187–198.
- Hewison A.J.M., Danilkin A. Evidence for separate specific status of European (*Capreolus capreolus*) and Siberian (*C. pygargus*) roe deer // *Zeitschr. Säugetierk.* 2001. Bd. 66. P. 13–21.
- Hoffman B., Barth D., Karg H. Progesterone and estrogen levels in peripheral plasma of the pregnant and non pregnant roe deer (*Capreolus capreolus*) // *Biol. Reprod.* 1978. Vol. 19. P. 931–936.
- Hofmann R.R. Die Verdauungsorgane des Rehes und ihre Anpassung an die besondere Ernährungsweise // *Wildbiolog. Inform. Jäger*. Stuttgart, 1978a. S. 103–112.
- Hofmann R.R. Die Ernährung des Rehwildes im Jahresablauf nach Modell Weichselboden // *Ibid.* 1978b. S. 121–136.
- Hofmann R.R., Geiger G., König R. Vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Vormagenschleimhaut von Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Rotwild (*Cervus elaphus*) // *Ztschr. Säugetierk.* 1976. Bd. 41, N 3. S. 167–193.
- Holisova V., Kozena I., Obrtel R. The summer diet of field roe bucks (*Capreolus capreolus*) in Southern Moravia // *Folia Zool.* 1984. Vol. 33, N 3. P. 193–208.
- Holisova V., Obrtel R., Kozena I. The winter diet of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the Southern Moravian agricultural landscape // *Ibid.* 1982. Vol. 31, N 3. P. 209–225.
- Holisova V., Obrtel R., Kozena I. Fragmentation of food in roe deer (*Capreolus capreolus*) // *Ibid.* 1985. Vol. 34, N 2. P. 101–109.

- Holisova V., Obrtel R., Kozena I.* Rumen content vs. faecal analysis to estimate roe deer diets // *Ibid.* 1986a. Vol. 35, N 1. P. 21–32.
- Holisova V., Obrtel R., Kozena I.* Seasonal variation in the diet of field roe deer (*Capreolus capreolus*) in Southern Maravia // *Ibid.* 1986b. Vol. 35, N 2. P. 97–115.
- Holmes F.* Following the roe. A natural history of the roe deer. Edinburgh, 1973. 110 p.
- Homolka M.* The diet of *Capreolus capreolus* in a mixed woodland environment in the Drahanska vrchovina Highlands // *Folia Zool.* 1991. Vol. 40, N 4. P. 307–315.
- Honacki J.H., Kinman K.E., Koepl J.W.* Mammals species of the world. Lawrence (Kan.), 1982. 694 p.
- Honak B.* Mezi Kamerou a puskou. Brno: Naklad. Blok, 1970. 79 s.
- Hromas J.* Relations between the trophy quality and living conditions of roe deer in the CSSR // *Lesnictvi.* 1983. Vol. 29, N 7. P. 591–610.
- Hubner F.* Das Rehwild – Biologie // *Weidwerk der Welt.* 1938. S. 197–200.
- Hufthammer A.K.* Prehistorical and early historical distribution of roe deer *Capreolus capreolus* (L.) in Norway // *Fauna Norv.* 1992. Vol. 13, N 3. P. 35–37.
- Jackson J.E.* Feeding habits of roe deer // *Mammal. Rev.* 1974. Vol. 4. P. 93–101.
- Jackson J.E.* The annual diet of the roe deer (*Capreolus capreolus*) in the New Forest, Hampshire, as determined by rumen content analysis // *J. Zool.* 1980. Vol. 192, N 1. P. 71–84.
- Jacobi J.* Kranimetrische Untersuchungen und Stammesgeschichtliche Ableitung der Rehe (*Capreolus H. Smith*) // *Jena. Ztschr. Naturwiss.* 1932. Bd. 67. S. 326–345.
- Janeau G., Quere J.P., Spitz F., Vincent J.P.* Etude par radiotracking des variations saisonnieres de l'etendue du domaine vital de cinq chevreuils (*Capreolus capreolus* L.) // *Biol. Behav.* 1981. Vol. 6, N 4. P. 291–304.
- Johansson A., Liberg O.* Timing of male territory establishment in roe deer // *IV Intern. Behav. Ecol. Congr. Princeton (N.J.),* 1992.
- Juon P.* Über neuere Erkenntnisse zur Frage der Rehwildernahrung // *Schweiz. Ztschr. Forstwiss.* 1963. Bd. 114, N 3. S. 98–117.
- Kahlke H.D.* Grossaugetiere im Eiszeitalter. Leipzig; Jena: Urania-Verl., 1955. 88 s.
- Kahlke H.D.* Die Cervidenreste aus den altpleistozanen Ilmkiesen von Sussenborn bei Weimar. Part 1. Berlin: Akademie Verlag., 1956. 62 s.
- Kahlke H.D.* Die Cervidenreste aus den altpleistozanen Tonen von Voigtstedt bei Sangerhausen. Part 1. // *Abh. Dt. Akad. Wiss. Berlin. Kl. Chem., Geol. Biol., Jg.* 1956. 1958. N 9. S. 1–51.
- Kahlke H.D.* Die Cervidenreste aus den Altpleistozanen sanden von Mosbach (Biebrich-Wiesbaden). Part 1 // *Ibid.* Jg. 1959. 1960. N 7. S. 1–75.
- Kahlke H.D.* Die Rhinocerotiden-Reste aus den Kiesen von Sussenborn bei Weimar. Das Pleistozan von Sussenborn // *Pal. Abh. Palaeozool.* 1969. Bd. 3, N 3/4. S. 667–709.
- Kaluzinski J.* Badania biometryczne i obserwacje biologiczne sarny (*Capreolus capreolus* L.) populacji polnej // *Rocz. AR Pozn.* 1978. Vol. 100. S. 73–81.
- Kaluzinski J.* Dynamics and structure of a field roe deer population // *Acta Theriol.* 1982a. Vol. 27, N 27. P. 385–408.
- Kaluzinski J.* Roe deer mortality due to mechanization of work in agrocenoses // *Ibid.* 1982b. Vol. 27, N 30. P. 449–455.
- Kaluzinski J.* Composition of the food of the roe deer living in fields and the effects of their feeding on plant production // *Ibid.* 1982c. Vol. 27, N 30. P. 457–470.
- Kaluzinski J., Bresinski W.* The effect of the European hare and roe deer populations on the fields of cultivated plants // *Ecology and management of European hare populations.* Warsaw, 1976. P. 247–253.
- Keibel F.* Zur Entwicklungsgeschichte des Rehes // *Anat. Anz.* 1899. Bd. 16. P. 64–65.
- Kerschagl W.* Rehwildkunde. Wien: Hubertusverlag, 1952. 272 s.
- Kioroglanidis J.* Nahrungswahl und Überlegungen zur Nahrungsnische bei Reh (*Capreolus capreolus*), Rothirsch (*Cervus elaphus*) und Gemse (*Rupicapra rupicapra*) im Nationalpark Berchtesgaden: Diss. Ludwig-Maximilian-Univ. Munich, 1981. 175 s.
- Klotzli F.* Qualitat und Quantitat der Rehasung. Bern: Huber, 1965. 186 S.
- Koh H.S., Randi E.* Genetic distinction of roe deer (*Capreolus pygargus* Palas) samples in Korea // *Ztschr. Säugetierk.* 2001. Bd. 66. S. 371–375.

- Kolb A. Das Scheinasen des Rehes // Ztschr. Jagdwiss. 1979. Bd. 25, N 4. P. 201–207.
- Konig K.P. Raum-Zeit-Verhalten von Rehwild un geschlossenen Waldrevieren // Ztschr. Jagdwiss. 1987. Bd. 33, N 3. S. 168–175.
- Konig R., Hofmann R.R., Geiger G. Differentiallmorphologische Untersuchungen der resorbierenden Schleimhautoberfläche des Pansens beim Rehwild (*Capreolus capreolus*) im Sommer und Winter // Ibid. 1976. Bd. 22. S. 191–196.
- Korfhage R., Nelson J.R., Skovlin J.M. Summer diets of rocky mountain elk in Northeastern Oregon // J. Wildlife Manag. 1980. Vol. 44, N 3. P. 746–750.
- Kossak S. The complex character of the food preferences of Cervidae and phytocenosis structure // Acta Theriol. 1976. Vol. 21, N 24/31. P. 359–375.
- Kossak S. Hand-rearing and care of a group of deer // Ibid. 1981a. Vol. 26, N 11. P. 207–219.
- Kossak S. Development of food habits in roe deer // Ibid. 1981b. Vol. 26, N 33. P. 483–494.
- Kossak S. Trophic relations of roe deer in a fresh deciduous forest // Ibid. 1983. Vol. 28, N 6. P. 83–128.
- Kuen H., Bubenik A.B. Botanische Pansenanalysen bei Rotwild (*Cervus elaphus hippelaphus*), Rehwild (*Capreolus capreolus*) und Gamswild (*Rupicapra rupicapra*) // Alpine Umweltprobleme. Ergebnisse des Forschungsprojekts Achenkirch. B., 1980. S. 41–60. (T. V. Beitr. Umweltgestaltung. A. Bd. 67)
- Kumerloeve H. Die Säugetiere (Mammalia) der Türkei. Die Säugetiere (Mammalia) Syriens und des Libanon // Veroff. Zool. Staatssamml. München, 1975. Bd. 18. S. 69–225.
- Kurt F. Feldbeobachtungen und Versuche über das Revierverhalten der Rehbocke (*Capreolus capreolus* L.) // Rev. Suisse Zool. 1966. Bd. 73, N 3. S. 408–421.
- Kurt F. Zusammenhänge zwischen Verhalten und Fortpflanzungsleistung beim Reh (*Capreolus capreolus*) // Ztschr. Jagdwiss. 1968a. Bd. 14, N 3. S. 97–106.
- Kurt F. Das Sozialverhalten des Rehes (*Capreolus capreolus* L.). Hamburg; B.: Parey, 1968b. 102 s.
- Kurt F. Rehwild. München: BLV Verl., 1970. 174 s.
- Kurt F., Hartl G.B., Volk F. Breeding strategies and genetic variation in European roe deer *Capreolus capreolus* populations // Acta Theriol. 1993. Vol. 38, N 2. Suppl. P. 187–194.
- Kurten B. Pleistocene mammals in Europe // Striae. 1986. Vol. 24. P. 47–49.
- Latham J., Staines B.W., Gorman M.L. Comparative feeding ecology of red (*Cervus elaphus*) and roe deer (*Capreolus capreolus*) in Scottish plantation forests // J. Zool. 1999. Vol. 247, N 3. P. 409–418.
- Lehmann E.R. Chevreuils d'Asia et d'Europe. Contribution a l'étude du genre *Capreolus* // Mammalia. 1958. Vol. 22, N 2. P. 262–270.
- Lehmann E. Warum brunftet das Reh im Hochsommer? // Dt. Jäger. 1960a. N 10. S. 87.
- Lehmann E. Das Problem der Crossenabnahme (Deminutions – Tendenz) beim Reh // Ztschr. Jagdwiss. 1960b. Bd. 6, N 2. S. 41–51.
- Lehmann E. Das Sommerkleid des Rehs im Klimagefalle // Umschau. 1971. N 12. S. 428–429.
- Lehmann E. Einige Bemerkungen zum Sibirischen Reh (*Capreolus capreolus (pygargus) caucasicus* Dinnik, 1910) in Mitteleuropa // Ztschr. Jagdwiss. 1976. Bd. 22, N 2. S. 75–84.
- Lehmann E., Sagesser H. *Capreolus capreolus* Linnaeus, 1755 – Reh // Handbuch der Säugetiere Europas. Wiesbaden, 1986. Bd. 2. S. 233–264.
- Leibundgut H. Contribution au theme «Foret et gibier» // Schweiz. Ztschr. Forstwiss. 1976. Bd. 127, N 4. S. 227–236.
- Leopold A. Game management. New York: Charles Scribner's Sons, 1933. 481 p.
- Liberg O., Cedertlund G., Kjellander P. Population dynamics of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Sweden: a brief review of past and present // Recent developments in deer biology. Proc. III Intern. Congr. Biol. Deer. Edinburgh, 1994. P. 96–106.
- Liberg O., Wahlstrom L.K. Dispersal behaviour dimorphism in roe deer (*Capreolus capreolus*) // Ibid. 1994. P. 113.
- Lincoln G.A., Guinness F.E. Effect of altered photoperiod on delayed implantation and moulting in roe deer // J. Reprod. and Fert. 1972. Vol. 31, N 3. P. 455–457.
- Lister A.M., Grubb P., Sumner S.R.M. Taxonomy, morphology and evolution of European roe deer // The European roe deer: The biology of success. Scand. Univer. Press: Oslo, 1998. P. 23–46.

- Liu Y.H., Zhang M.H. Mitochondrial DNA variation in eastern roe deer (*Capreolus pygargus*) populations from Northeastern China: implications for management and conservation // Scand. J. Forest Res. 2011. Vol. 26, N 1. P. 48–52.
- Lochman J. Pastevni rytmus s denni rezim jeleni a srnci zvere // Pr. Vyzk. Ustavu Lesn. CSSR. 1965. Sv. 30. S. 103–140.
- Lochman J., Barth A. Otazka skod zpusobovanych zveri s hlediska fysiologie vyzivy sparkate zvere // Zpravy Les. Vyzkumu. Zbraslav-Strnady, 1965. Sv. 11, N 5/6. S. 16–17.
- Lochman J., Sesulkova E., Melicharova A. Vyuzivani krmiv sparkatou zveri. III. Vysledky zjistovani koeficientu stravitelnosti a delky doby pruchodu potravy zazivacim traktem // Prace VULHM. 1974. Sv. 45. S. 39–60.
- Lochman J., Tyrdikova A., Melicharova A. Spotreba zivin u srnci zvere (*Capreolus capreolus* L.) // Sb. CSAZV. Lesnictvi. 1961. Sv. 6. S. 551–570.
- Lockie J.D. Deer and their habitat // Forestry Suppl. Oxford, 1967. P. 21–27.
- Long M. Fair play for roe deer // Scot. Forest. 1980. Vol. 34, N 2. P. 93–97.
- Lorenzini R., Garofalo L., Xuebo Q., Voloshina I., Lovari S. Global phylogeography of the genus *Capreolus* (Artiodactyla: Cervidae), a Palaearctic meso-mammal // Zool. J. Linnean Soc. 2014. Vol. 170. P. 209–221.
- Lorenzini R., Lovari S. Genetic diversity and phylogeography of the European roe deer: the refuge area theory revisited // Biol. J. Linnean Soc. 2006. Vol. 88, N 1. P. 85–100.
- Lorenzini R., Lovari S., Masseti M. The rediscovery of the Italian roe deer: Genetic differentiation and management implications // Italian J. Zool. 2002. Vol. 69. P. 367–379.
- Lorenzini R., Patalano M., Apollonio M., Mazzarone V. Genetic variability of roe deer *Capreolus capreolus* in Italy: electrophoretic survey on populations of different origin // Acta Theriol. 1993. Vol. 38, N 2. Suppl. P. 141–151.
- Lorenzini R., San Jose C., Braza F., Aragon S. Genetic differentiation and phylogeography of roe deer in Spain, as suggested by mitochondrial DNA and microsatellite analysis // Italian J. Zool. 2003. Vol. 70, N 1. P. 89–99.
- Lovari S., Herrero J., Conroy J., Maran T., Giannatos G., Støbbe M. et al. *Capreolus capreolus* // IUCN 2008. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.
- Loudon A.S.I. The control of roe deer populations: a problem in forest management // Forestry. 1978. Vol. 51, N 1. P. 73–83.
- Loudon A.S.I. The influence of forest habitat structure on growth, body size and reproduction in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) // Biology and management of the Cervidae. Wash.-L.: Smithsonian Inst. Press, 1987. P. 559–567.
- Maillard D., Gaultier P., Boisaubert B. Revue de l'utilisation de differentes methodes de suivi des populations de chevereuil en France // Bull. Mens. 1999. N 244. P. 30–37.
- Manolache L., Babulia T. Cercetari asupra hranei suplimentare la caprior si lepure. Buc., 1969. 80 p.
- Matosiuk M., Borkowska A., Swislocka M., Borowski Z., Krysiuk K., Danilkin A.A., Zychaynaya E.Y., Saveljev A.P., Ratkiewicz M. Unexpected population genetic structure of European roe deer in Poland: an invasion of the mtDNA genome from Siberian roe deer // Molec. Ecol. (in print).
- Maublanc M.L., Bideau E., Vincent J.P. Elexibilite de l'organisation sociale du chevereuil en fonction des caracteristiques de l'environnement // Rev. Ecol. 1987. Vol. 42, N 2. P. 109–133.
- Meikle I. Return of the roe // Wildlife. 1975. Vol. 17, N 1. P. 4–7.
- Meunier K. Das Spanische Reh // Wildbiol. Imform. fur den Jager. Stuttgart, 1983. N 6. S. 147–153.
- Meyer P. Territoriumsmarkierung beim Reh und Morphologie des sogenannten Stirnorgans: Inang.-Diss. Honnover, 1968. 54 s.
- Meyer-Brenken H. Schwarzes Rehwild // Wild und Hund. 1986. Bd. 89, N 9. S. 40–45.
- Mottl S. Bonitace honbiste se srnci zveri // Pr. Vyzk. Ustavu Lesn. CSSR. 1954. Sv. 7. S. 97–129.
- Mottl S. Potrava srnci zvere (*Capreolus capreolus capreolus* L.) // Biologia. 1957a. Vol. 12, N 1. S. 29–43.
- Mottl S. Die Jagdwirtschaftlich erforderliche Mindestgrosse von Rehwildrevieren im Wald // Ztschr. Jagwiss. 1957b. Bd. 3. S. 64–69.

- Mottl S. Zur Frage der Wilddichte und der Qualität des Rehwildes // Beitr. Jagd- und Wildforsch. 1962. Bd. 11. S. 35–40.
- Muller K. Okologische Untersuchungen der Liegezone beim Reh (*Capreolus capreolus*) // Rev. Suisse Zool. 1973. Bd. 80, N 3. S. 667–670.
- Myrberget S. Merkingresultate XVI. Returns of game species marked by the Norwegian Hunting and Fishing Association, 1947–1962 // Medd. States Viltundersøkeiser. Ser. 2. 1965. N 21. P. 1–24.
- Myrberget S. Merking av rødt i Norge // Fauna (Norge). 1973. Bd. 26, N 2. S. 97–101.
- Myrberget S., Milton R. *Capreolus capreolus* with 5 embryos // Fauna Norsk Zool. Foren. Tidssk. 1971. N 1. P. 67.
- Mysterud A. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway // J. Zool. 1999. Vol. 247, N 4. P. 479–486.
- Navarre P. Deux cas de reproduction exceptionnelle chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) dans les Hautes-Pyrenees // Gibier faune sauvage. 1993. Vol. 10, Dec. P. 343–349.
- Necas J. Srnci zver. Praha: SZN, 1963. 283 s.; 1975. 302 s.
- Neubert E. Beschlagenes Rehkitz // Unsere Jagd. 1970. Bd. 20, N 7. S. 212.
- Nikolandić D. Ekološke karakteristike populacije srna na Belju // Jelen. 1968. Sv. 7. S. 73–95.
- Novakova E., Hanzl R. Príspevek k určení potencialu krajiny pro chov nekterých druhů zveru // Quaest. Geobiol. 1974. Sv. 13. S. 5–82.
- Obřtel R., Holisová V., Kozena I. The winter diet of sika deer (*Cervus nippon*) in the Bouzovsko area // Folia Zool. 1985. Vol. 34, N 1. P. 1–22.
- Onderschecka K., Tataruch F., Echsel H. Gehaufte Rehwildverluste nach Aufnahme von 00-Raps // Ztschr. Jagdwiss. 1987a. Bd. 33, N 3. S. 191–205.
- Onderschecka K., Tataruch F., Steineck T., u. a. Gehaufte Rehwildverluste nach Aufnahme von Raps // Ibid. 1987b. Bd. 33, N 2. S. 139–142.
- Padaiga V. Ökologie und Prinzipien der wirtschaftlichen Nutzung des Rehwildes (*Capreolus capreolus*) in den Wäldern des südlichen Teils der baltischen Sowjetrepubliken // Beitr. Jagd- und Wildforsch. 1975. Bd. 9. S. 276–287.
- Pedroli J.C., Blant M., Chappuis F., Maire J.A. La biologie du chevreuil *Capreolus capreolus* (L.) dans le canton de Neuchâtel (Suisse). I. Recensement de la population; comparaison de deux méthodes // Mammalia. 1981. Vol. 45, N 4. P. 467–472.
- Pereira M.S.R. Effect of human and wolf (*Canis lupus*) presence on a roe deer (*Capreolus capreolus*) population in Northeastern Portugal (Sierra da Nogueira) // XVII Intern. Congr. Union Game Biol. Brussels, 1985. Pt. 2. P. 671–678.
- Perzanowski K. The effect of winter food composition on roe deer energy budget // Acta Theriol. 1978. Vol. 23, N 31. P. 451–468.
- Picard J.F., Caburet A., Oleffe P. Etude du régime alimentaire automnal et hivernal du Cerf (*Cervus elaphus* L.) et du Chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) par l'analyse des contenus stomacaux // XVII Intern. Congr. Union Game Biol. Brussels, 1985. P. 439–446.
- Pielowski Z. Sarna. W-wa: Państwowe wydawnictwo rolnicze i lesne, 1970. 220 s.
- Pielowski Z. Some aspects of populations structure and longevity of field roe deer // Acta Theriol. 1984. Vol. 29, N 2. P. 17–33.
- Pielowski Z., Bresinski W. Population characteristics of roe deer inhabiting a small forest // Ibid. 1982. Vol. 27, N 28. P. 409–425.
- Pikula J., Koubek P., Kratochvíl Z., Kux Z. Age composition of roe deer population in Czechoslovakia // Acta Sci. Natur. 1985a. Vol. 19, N 5. P. 1–46.
- Pikula J., Koubek P., Kratochvíl Z., Kux Z. Reproduction of roe deer population in Czechoslovakia // Ibid. 1985b. Vol. 19, N 6. P. 1–47.
- Popovici N., Crisan A., Gotea I. Modificari sezoniere ale structurii ovarului la capriora (*Capreolus capreolus* L.) // Stud. Univ. Babeş-Bolyai. Ser. Biol. 1978. Vol. 23, N 2. P. 22–32.
- Prieditis A. Influence of dry food and needles on body weight and consumption of food substances in roe deer, *Capreolus capreolus* L. // Acta Zool. Fenn. 1984. Vol. 171. P. 213–216.
- Prieditis A., Bambe L. Stirnu populācijas stavoklis Latvijas PSR. Rīga LatZTIZPI, 1983. 69 p.
- Prior R. The roe deer of Cranborne Chase: An ecological survey. L.: Oxford Univ. press, 1968. 119 p.
- Prior R. The roe deer conservation of a native species. Swan Hill press., 1995. 230 p.

- Pulliainen E.* Occurrence and spread of the roe deer (*Capreolus capreolus* L.) in Eastern Fennoscandia since 1970 // Mem. Soc. Fauna et Flora Fenn. 1980. Vol. 56, N 1. P. 28–32.
- Raesfeld F.* Das Rehwild. Hamburg; B.: Parey, 1956. 328 s. (1965; 1970; 1978).
- Randi E., Alves P.C., Carranza J., Milosevic-Zlatanovic S., Sfougaris A., Mucci N.* Phylogeography of roe deer (*Capreolus capreolus*) populations: the effects of historical genetic subdivisions and recent nonequilibrium dynamics // Mol. Ecol. 2004. Vol. 13, N 10. P. 3071–3083.
- Randi E., Pierpaoli M., Danilkin A.* Mitochondrial DNA polymorphism in populations of Siberian and European roe deer (*Capreolus pygargus* and *C. capreolus*) // Heredity. 1998. Vol. 80, N 4. P. 429–437.
- Ratcliffe P.R., Rowe J.J.* A biological basis for managing red and roe deer in British commercial forests // XVII Intern. Congr. Union Game Biol. Brussels, 1985. Pt. 2. P. 917–925.
- Reichholf J.* Jahreszeit- und Biotopabhängigkeit der Rudelbildung beim Rehwild (*Capreolus capreolus* L.) // Spixiana. Suppl. 1980. Vol. 3, N 2. S. 193–208.
- Reimoser F.* Rehwildbejagung in einem deckungsreichen Gebirgsrevier bei waldbaulicher Betriebsumstellung // Zentr.-Bl. ges. Forstwiss. 1982. Bd. 99, N 3. S. 167–170.
- Reimoser F.* Rehwildmarkierung in Niederösterreich // Osterr. Weidwerk. 1984. N 5. S. 6.
- Reimoser F., Zandl J.* Zwischenergebnisse der n-o. Rehwildmarkierung // Ibid. 1986. N 5. S. 6–10.
- Reimoser F., Zandl J.* Rehwildmarkierung // Ibid. 1987. N 5. S. 4–5.
- Rieck W.* Die Setzzeit bei Reh-, Rot- und Damwild in Mitteleuropa // Ztschr. Jagdwiss. 1955. Bd. 2, N 1. S. 69–75.
- Robin K.* Räumliche Verschiebungen von markierten Rehen (*Capreolus capreolus* L.) in einem voralpinen Gebiet der Ostschweiz // Ztschr. Jagdwiss. 1975. Bd. 21, N 3. S. 145–163.
- Roucher F., Turcheim B., Turcheim E.* Roe deer and trees joint management on an overcrowded woodland estate in Northern Vosges, France // XVII Intern. Congr. Union Game Biol. Brussels, 1985. Pt 1. P. 415–420.
- Royo L.J., Pajares G., Alvarez I., Fernández I., Goyache F.* Genetic variability and differentiation in Spanish roe deer (*Capreolus capreolus*): A phylogeographic reassessment within the European framework // Mol. Phylogenet Evol. 2007. Vol. 42, N 1. P. 47–61.
- Rusterholz M., Turner D.C.* Versuche über die «Nährstoffweisheit» beim Reh (*Capreolus capreolus*) // Rev. Suisse Zool. 1978. Bd. 85, N 4. S. 718–730.
- Sagesser H.* Über den Einfluss des Standortes auf das Gewicht des Rehwildes (*Capreolus c. capreolus* /Linne 1758/) // Ztschr. Jagdwiss. 1966a. Bd. 12, N 2. S. 54–62.
- Sagesser H.* Über den Einfluss der Höhe auf einige biologische Erscheinungen beim Reh (*Capreolus c. capreolus*) und bei der Gemse (*Rupicapra r. rupicapra*) // Rev. Suisse Zool. 1966b. Bd. 73, N 2. S. 422–433.
- Sagesser H.* Analyse der Setzzeiten (1965–1967) beim Reh im schweizerischen Mittelland // Beitr. Jagd- und Wildforsch. 1968. Bd. 6. S. 35–46.
- Sagesser H., Kurt F.* Über die Setzzeit 1965 beim Reh (*Capreolus c. capreolus* /L./) // Mitt. Natur. Ges. Bern, 1966. Bd. 23. S. 21–38.
- Schams D., Barth D.* Annual profiles of reproductive hormones in peripheral plasma of the male roe deer (*Capreolus capreolus*) // J. Reprod. and Fert. 1982. Vol. 66, N 2. P. 463–468.
- Schmid A., Schmid H.* Rapsvergiftung wildlebender Pflanzenfresser // Bayer. Landwirt. Jahrb. 1992. Bd. 69, N 1. S. 87–94.
- Schober F.* Wildverluste im Strassenverkehr – Verkehrsunfälle mit Wildeinwirkung // Osterr. Weidwerk. 1986. N 5. S. 25–28.
- Schumacher S.* Jagd und Biologie. B., 1939. 136 s.
- Sempere A.* Utilisation et evolution du domaine vital chez le chevreuil male europeen determinees par radiotracking // Biol. Behav. 1979. Vol. 4, N 1. P. 75–87.
- Sempere A.* Fonction de reproduction et caracteres sexuels secondaires chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.): variations saisonnieres et incidences sur l'utilisation du budget temps-espace. Francois-Rebelais (Tours), 1982. 306 p.
- Sempere A., Boisaubert B., Boutin J.-M., Arnaud J.* Analyse des variations saisonnieres de l'utilisation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*) introduit en milieux ouverts a faible densite de population // Gibier Faune Sauvage. 1986. Vol. 3. P. 393–422.

- Sempere A.J., Mouget R., Blanvillain C., Chemineau P.* The role of the photoperiod in the sexual cycle in female roe deer // *Deer of China*. Elsevier Sc. Publ. B.V. 1993. P. 364–372.
- Sempere A.J., Mouget R., Chemineau P., Blanvillain C.* Adjustment of the breeding season by photoperiod in roe deer (*Capreolus capreolus*) // Recent developments in deer biology. Proc. III Intern. Congr. Biol. Deer. Edinburgh, 1994. P. 149.
- Sempere A.J., Mouget R., Chemineau P., Duncan P.* The timing of breeding in European roe deer: the influence of photoperiod on males and females // *Ongules/Ungulates* 91. Tolosan (France), 1991. P. 551–556.
- Sempere A.J., Mouget R., Lacroix A.* The influence of photoperiod on the sexual cycle in male roe deer (*Capreolus capreolus*) // Recent developments in deer biology. Proc. III Intern. Congr. Biol. Deer. Edinburgh, 1994. P. 148.
- Sempere A.J., Renaud G., Bariteau F.* Embryonic development measured by ultrasonography and plasma progesterone concentrations in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) // *Animal Reproduct. Sc.* 1989. Vol. 20. P. 155–164.
- Sempere A.J., Sokolov V.E., Danilkin A.A.* *Capreolus capreolus*. Mammalian species. 1996. N 538. P. 1–9.
- Shen S., Ables F.D., Qian-zhu X.* The Chinese view of wildlife // *Oryx*. 1982. Vol. 16, N 4. P. 340–347.
- Sheremetyeva I.N., Sheremetyev I.S.* Skull variation in the Siberian roe deer *Capreolus pygargus* from the Far East: A revision of the distribution of the subspecies // *Eur. J. Wildlife Res.* 2008. Vol. 54. P. 557–569.
- Short R.V., Hay M.F.* Delayed implantation in the roe deer *Capreolus capreolus* // *Comp. Biol. Reprod. Mammals: Symp. Zool. Soc. L.* 1966. Vol. 15. P. 173–194.
- Short R.V., Mann T.* Androgenic activity in a seasonally breeding animal, the roe buck (*Capreolus capreolus*) // *J. Endocrinol.* 1965. Vol. 31, N 19/20. P. 1–2.
- Short R.V., Mann T.* The sexual cycle of a seasonally breeding animal, the roe buck (*Capreolus capreolus*) // *J. Reprod. and Fert.* 1966. Vol. 12, N 2. P. 337–351.
- Sibbald A.M., Iason G.R., Bristow I.A., et al.* Feeding experiments with roe deer (*Capreolus capreolus*) and red deer (*Cervus elaphus*) // *J. Zool.* 1995. Vol. 235, N 1. P. 99–111.
- Siefke A.* Die jagdwirtschaftliche Bedeutung parasitischer Wurmer beim Reh- und Damwild // *Beitr. Jagd- und Wildforsch.* 1966. Bd. 4. S. 135–145.
- Simpson G.* The principles of classification and a classification of Mammals. N.Y., 1945. 350 p. (Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. Vol. 85)
- Siuda A., Zurowski W., Siuda H.* The food of the roe deer // *Acta Theriol.* 1969. Vol. 14, N 18. P. 247–262.
- Smith F., Beeson K., Price W.* Chemical composition of herbage browsed by deer in two wildlife management areas // *J. Wildlife Manag.* 1956. Vol. 20, N 4. P. 359–367.
- Sokolov V.E., Danilkin A.A.* Einige Aspekte der Systematik, Ökologie und des Verhaltens des Sibirischen Rehs (*Capreolus capreolus pygargus* Pallas, 1771) // *Beitr. Jagd- und Wildforsch.* 1980. Bd. 11. S. 276–288.
- Sokolov V.E., Gromov V.S.* The contemporary ideas on roe deer (*Capreolus* Gray, 1821) systematization: morphological, ethological and hybridological analysis // *Mammalia*. 1990. Vol. 54, N 3. P. 431–444.
- Sommer R.S., Fahlke J.M., Schmolcke U., Zachos F.E., Benecke N.* Quaternary history of the European roe deer *Capreolus capreolus* // *Mammal Rev.* 2009. Vol. 39, N 1. P. 1–16.
- Southern H.N.* The handbook of British mammals. Oxford, 1964. 465 p.
- Staines B.W.* Factors affecting the distribution and abundance of red and roe deer in Great Britain // *Suppl. ric. biol. selv.* 1991. N 19. P. 237–251.
- Stangl W.G., Margl H.* Rehwildstandserhebungen in einem Mittelwaldbetrieb im Weinviertel // *Mitt. Forstl. Bundes-Versuch. Wien*, 1977. N 122. S. 97–113.
- Stangl W.G., Wenter W.* Versuch einer Darstellung der Wildstandsentwicklung auf Grund von Abschussmeldungen bei Rehwild // *Ibid.* 1977. N 122. S. 63–83.
- Stark D.* Territoriumsmarkierung bei Rehbocken (*Capreolus capreolus*) // *Saugetierk. Mitt.* 1966. Bd. 14, N 4. S. 325–326.
- Sterba F., Zamek L.* Parazitarni princiny ztrat srnci zvere v letech 1972–1981 // *Veterinarstvi.* 1985. Sv. 35, N 3. S. 131–135.

- Stieve H.* Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Fortpflanzungsfähigkeit des europäischen Rehes // *Ztschr. Mikrosk. und Anat. Forsch.* 1950. Bd. 55. S. 427–530.
- Strandgaard H.* The roe deer (*Capreolus capreolus*) population at Kalo and the factors regulating its size // *Dan. Rev. Game Biol.* 1972a. Vol. 7, N 1. P. 1–205.
- Strandgaard H.* An investigation of *Capreolus capreolus*, embryonic development, and time of birth of roe deer (*Capreolus capreolus*) in Denmark // *Ibid.* 1972b. Vol. 6, N 7. P. 1–22.
- Strandgaard H.* Densité population et croissance des animaux chez le chevreuil: perspectives nouvelles // *Bull. Mens. Off. Nation. Chasse. No Sp. Scien. Tech. Nov.* 1978. P. 149–159.
- Strandgaard H.* Displacement of pregnancy in roe deer (*Capreolus capreolus*) // *Recent developments in deer biology. Proc. III Intern. Congr. Biol. Deer.* Edinburgh, 1994. P. 159.
- Strothman A., Oslage H.-J.* Untersuchungen zur Jahresrhythmik der Nahrung- und Energieaufnahme von Rehwild // *Kleintierpraxis.* 1986. Bd. 31, N 3. S. 153–156.
- Stubbe C.* Das Rehwild in unserer Kulturlandschaft // *Unsere Jagd.* 1987. Bd. 37, N 5. S. 136–137.
- Stubbe C.* Rehwild. B.: Dt. Landwirtschaftsverl., 1990. 440 s.
- Stubbe C., Passarge H.* Rehwild. B.: Dt. Landwirtschaftsverl., 1979. 432 s.
- Stubbe C., Smirnow M.N.* Körperwachstum und Körpergröße des Sibirischen Rehwildes (*Capreolus pygargus* Pallas, 1771) und Unterschiede zum Europäischen Reh (*Capreolus c. capreolus* L.) // *Zool. Garten. N.F.* 1972. Bd. 42, N 3/4, S. 166–175.
- Stubbe C., Stubbe M., Stubbe I.* Zur Reproduktion der Rehwildpopulation – *Capreolus c. capreolus* (L., 1758) – des Wildforschungsgebietes Hakel // *Hercynia.* 1982. Bd. 19, N 1. S. 97–109.
- Stubbe C., Stubbe W.* Ergebnisse der Rehwildmarkierung im Wildforschungsgebietes Hakel // *Unsere Jagd.* 1985. Bd. 35, N 6. S. 172–173; N 12. S. 355.
- Stubbe H., Bruchholz S.* Über Bastardierungsversuche zwischen Europäischen und Sibirischen Rehen (*Capreolus capreolus* L., 1758 x *Capreolus capreolus pygargus* Pallas, 1771) // *Beitr. Jagd- und Wildforsch.* 1980. Bd. 11. S. 289–303.
- Sysa P.S., Kaluzinski J.* Possibility of freemartinism in roe deer // *Acta Theriol.* 1984. Vol. 29, N 1/10. P. 133–137.
- Szederjei A., Szederjei M.* Geheimnis der Weltrekordes – das Reh. Budapest: Terra, 1971. 403 s.
- Turcek F.J.* Effect of introductions on two game populations in Czechoslovakia // *J. Wildlife Manag.* 1951. Vol. 15, N 1. P. 113–114.
- Turcek F.J.* Untersuchungen über das Fegen der Rehbocke an Geholzen // *Ztschr. Angew. Zool.* 1962. Bd. 49, N 4. S. 429–438.
- Turner D.C.* Aktivitätsmuster freilebender Rehe im Verlauf des Frühjahrs: optimale Ausnutzung der Tageszeit // *Rev. Suisse Zool.* 1978. Bd. 85, N 4. S. 710–712.
- Turner D.C.* An analysis of time – budgeting by roe deer (*Capreolus capreolus*) in an agricultural area // *Behaviour.* 1979. Vol. 71, N 3/4. P. 246–279.
- Turner D.C.* A multi-variate analysis of roe deer (*Capreolus capreolus*) population activity // *Rev. Suisse Zool.* 1980. Vol. 87, N 4. P. 991–1002.
- Ueckermann D.* Rehwildbestandsermittlung anhand des Verzehrs an Winterfütterungen // *Ztschr. Jagdwiss.* 1986. Bd. 32, N 2. S. 105–122.
- Ueckermann E.* Rehwild und Standort // *Anblick.* 1952. Bd. 7. S. 32.
- Ueckermann E.* Wildstandsbewirtschaftung und Wildschadensverhütung beim Rehwild. Neuwied, 1957. 111 s.
- Ueckermann E.* Der Rehwildabschuss. Hamburg; B.: Parey, 1964. 109 s.
- Ullrey D., Jouatt W., Johnson H., Fay L.* Protein requirement of white-tailed deer fawn // *J. Wildlife Manag.* 1967. Vol. 31, N 4. P. 679–685.
- Vincent J.P., Bideau E.* Influence de la densité sur l'occupation de l'espace chez le chevreuil forestier // *Bull. SFECA.* 1987. Vol. 2, N 1. P. 165–168.
- Vincent J.P., Bideau E., Quere J.P., Angibault J.M.* Occupation de l'espace chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.). II. Cas des femelles // *Acta Oecol. Oecol. Appl.* 1983. Vol. 4, N 4. P. 379–389.
- Vincent J.P., Janeau G., Quere J.P., Spitz F.* Note sur la repartition et le rythme d'activité du chevreuil (*Capreolus capreolus*) en forêt ouverte // *Ann. Zool. Écol. Anim.* 1979. Vol. 11, N 2. P. 145–157.
- Viret J.* *Artiodactyla* // *Traité de paléontologie.* P.: Masson, 1961. T. 6. Vol. 1. P. 887–1027.

- Vollmer K., Hecht W., Herzog A. Die genetische Vielfalt der Rehe // Sriegel Forsch. 1995. Bd. 12, N 2. S. 14–19.
- Vorobieva N.V., Sherbakov D.Y., Druzhkova A.S., Stanyon R., et al. Genotyping of *Capreolus pygargus* Fossil DNA from Denisova Cave Reveals Phylogenetic Relationships between Ancient and Modern Populations // PLOS ONE. 2011. Vol. 6, N 8. (без стр.)
- Voser-Huber M.L., Nievergelt B. Das Futterwahlverhalten des Rehes in einem voralpinen Revier // Ztschr. Jagdwiss. 1975. Bd. 21, N 4. S. 197–215.
- Wagner H.A. Waldbau und Wild // Anblick. 1961. Bd. 16. S. 237–240.
- Wahlstrom L.K., Liberg O. Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*) // J. Zool. 1995. Vol. 235, N 3. P. 455–467.
- Wandeler A.I. Die Fortpflanzungsleistung des Rehs (*Capreolus capreolus* L.) im Berner Mittelland // Jahrb. Natur. Hist. Mus. Bern, 1972–1974. 1975. Bd. 5. S. 245–301.
- Wandeler A., Huber W. Gewichtswachstum und jahreszeitliche Gewichtsschwankungen bei Reh und Gemse // Rev. Suisse Zool. 1969. Bd. 76, N 3. S. 686–694.
- Weiner J. Model of the energy budget of an adult roe deer // Pol. Ecol. Stud. 1975. Vol. 1, N 2. P. 103–119.
- Wishart W. Hybrids of white-tailed and mule deer in Alberta // J. Mammal. 1980. Vol. 61, N 4. P. 716–720.
- Wurster D., Benirschke K. The chromosomes of twenty three species of the Cervoidea and Bovoidea // Mammal. Chromosomes Newslett. 1967a. Vol. 8. P. 226–228.
- Wurster D.H., Benirschke K. Chromosomes studies in some deer, the springbok, and pronghorn, with notes on placentation in deer // Citologia. 1967b. Vol. 32, N 3. P. 273–285.
- Xiao C.T., Zhang M.H., Fu Y., Koh H.S. Mitochondrial DNA distinction of northeastern China roe deer, Siberian roe deer, and European roe deer, to clarify the taxonomic status of northeastern China roe deer // Biochem. Genet. 2007. Vol. 45, N 1–2. P. 93–102.
- Zejda J. Field groupings of roe deer (*Capreolus capreolus*) in a lowland region // Folia Zool. 1978. Vol. 27, N 2. P. 111–122.
- Zejda J. Field transects for roe deer census // Ibid. 1985. Vol. 34, N 3. P. 209–215.
- Zejda J., Bauerova Z. Home ranges of field roe deer // Acta Sci. Natur. 1985. Vol. 19, N 1. P. 1–43.
- Zejda J., Homolka M. Habitat selection and population density of field roe deer (*Capreolus capreolus*) outside the growing season // Folia Zool. 1980. Vol. 29, N 2. P. 107–115.
- Zejda J., Rebickova M., Homolka M. Study of behaviour in field roe deer (*Capreolus capreolus*) // Acta Sci. Natur. 1985. Vol. 19, N 12. P. 1–37.
- Zernahle K. Zytogenetische Untersuchungen am Europäischen Rehwild (*Capreolus c. capreolus* L., 1758), Sibirischen Rehwild (*Capreolus c. pygargus* Pallas, 1771) und deren Bastarden // Beitr. Jagd- und Wildforsch. 1980. Bd. 11. S. 304–309.
- Zhang M.H., Xiao C.T., Koh H.S. Taxonomic status of roe deer in northeastern China based on mitochondrial DNA sequences // Acta Theriol. Sinica. 2005. Vol. 25, N 1. P. 14–19.
- Zhang T. Characteristics of mammal fauna and ecogeography in Beijing area // Acta Theriol. Sin. 1984. Vol. 4, N 3. P. 187–195.
- Zhuge Y. On the geographical distribution and the mammalian fauna of Zhejiang province // Acta Theriol. Sin. 1982. Vol. 2, N 2. P. 157–166.
- Zima J. Non-metrical variability in the skull of the roe deer (*Capreolus capreolus*) // Folia Zool. 1989. Vol. 38, N 2. P. 119–137.
- Zima J., Havrankova J. Charakter prouzkovani chromozomu v karyotypu srnce obecneho // Veterinari. Med. (CSSR). 1987. Roc. 32 (60), N 1. S. 53–58.
- Zivkovic S., Isakovic J. Analiza kariotipa divljaci kao metod genetickogo testiranja pri njihovom unosnju u lovista // Simp. lovstvu. Beograd, 1972. S. 104–112.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Эволюция, филогения, систематика	7
Род косули	7
Европейская косуля	12
Сибирская косуля	15
Изменчивость и таксономия	18
Размеры и масса тела	18
Краниометрическая характеристика	24
Изменчивость рогов	31
Окраска и линька	36
Цитогенетическая изменчивость	39
Биохимический и иммунологический анализ	42
Молекулярно-генетическая изменчивость	43
Гибридологический анализ	49
Таксономический анализ	52
Распространение	57
Динамика ареала рода <i>Capreolus</i>	57
Ареалы европейской и сибирской косуль в XX – начале XXI веков	61
Искусственное расселение	70
Факторы, определяющие область распространения	73
Среда обитания	79
Основные биотопы	79
Факторы, влияющие на биотопическое размещение	85
Питание	90
Корма	90
Потребление кормов	93
Потребление воды	95
Минеральное питание	96
Размножение	98
Половая зрелость	98
Спаривание	100
Беременность	103
Отел	106
Плодовитость	109
Популяционная структура	113
Половой и возрастной состав	113
Социальная организация	118
Пространственно-этологическая структура и перемещения	124
Участки обитания и территориальность	124
Сезонные миграции	133
Исследование мигрирующей популяции	142
Эволюция миграционного процесса и естественное расселение	148
Поведение	153
Детское и материнское поведение	153
Агрессивное поведение	158
Маркировочное поведение и химическая коммуникация	162
Звуковая сигнализация	165
Половое поведение	168

Ориентировочно-исследовательское и оборонительное поведение.....	172
Активность	174
Динамика населения.....	176
Численность	176
Плотность населения	186
Основные факторы, определяющие динамику населения.....	191
Размножение	191
Смертность	192
<i>Детская смертность</i>	192
<i>Погода и недоступность корма</i>	193
<i>Сезонные миграции</i>	198
<i>Конкуренция</i>	199
<i>Болезни и паразиты</i>	200
<i>Хищники</i>	201
Антропогенное воздействие	206
Роль климата и продуктивности растительности	207
Авторегуляторные популяционные процессы	208
Закономерности динамики населения.....	211
<i>Исторические и социальные закономерности</i>	211
<i>Закономерности популяционной динамики</i>	212
Использование ресурсов	215
Масштаб промысла в прошлом	215
Современное использование	217
<i>Объем добычи</i>	218
<i>Браконьерство</i>	219
<i>Потери от ранений</i>	223
<i>Избирательность охоты</i>	223
Управление ресурсами	226
Оптимизация управления	226
Принципы, методы и способы	229
<i>Учет</i>	229
<i>Определение оптимальной и промысловой численности</i>	229
<i>Планирование и нормирование добычи</i>	234
<i>Формирование зимнего «стада»</i>	242
<i>Сроки охоты</i>	242
<i>Способы охоты</i>	244
<i>Подкормка как способ сохранения животных, повышения продуктивности и трофейного качества популяций</i>	245
<i>Уменьшение негативного воздействия на биоценозы</i>	258
<i>Регулирование численности крупных хищников</i>	258
<i>Профилактика болезней</i>	260
<i>Предотвращение потерь косуль в агроценозах и на транспортных магистралях</i>	261
<i>Акклиматизация и реакклиматизация</i>	262
<i>Полевая (видовая, половая, возрастная, трофейная) идентификация</i>	263
<i>Селекция</i>	266
<i>Фермерское разведение</i>	269
Заключение	270
Литература.....	271



Фото 1. Европейская косуля: вариация летней окраски (фото Р. Прайора и из архива журнала «Сафари»).



Фото 2. Сибирская косуля в зимнем (вверху) и летнем меху (фото В. Малеева).



Фото 3. Сибирская косуля: вариация зимней окраски (фото Н. Мальцева и В. Юдина).



Фото 4. Сибирские косулята.



Фото 5. Цвет волос метатарзальной железы у европейской косули (слева) темный, а у сибирской косули почти не отличается от окраски ноги.



Фото 6. Окостеневшие рога у сеголетка сибирской косули (ноябрь, Самарская область).



Фото 7. Годовалый самец сибирской косули с хорошо развитыми рогами.



Фото 8. Аномальные рога сибирской косули (фото И. Глухова). Самки.



Фото 8. (Продолжение). Самцы.



Фото 8. (Продолжение). Самцы.



Фото 8. (Продолжение). Самцы.



Фото 8. (Окончание). Самцы.



Фото 9. Европейская косуля в агрикультурном ландшафте.

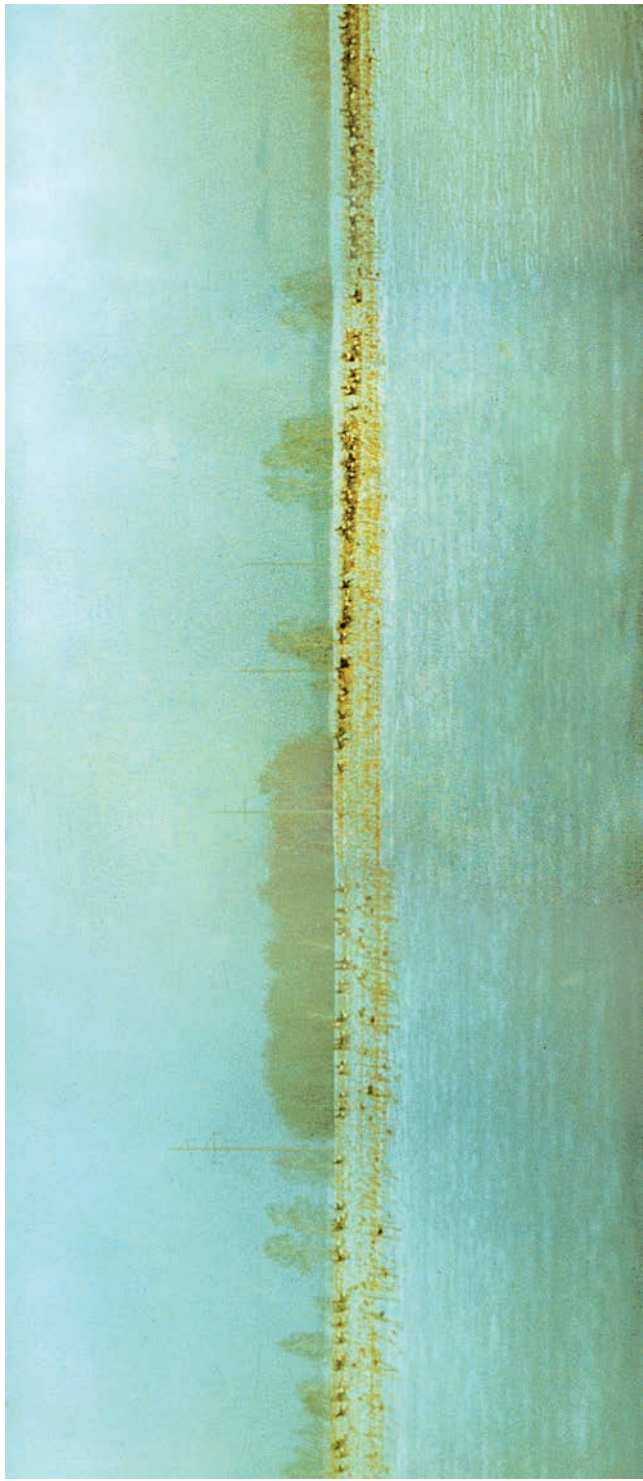


Фото 10. Сотенные стада косуль есть не только в западноевропейских странах, но и в охотничьих хозяйствах России (Каргаполье, Курганская область).



Фото 11. Основные зимние влажные корма сибирской косули в Курганской области – зеленые озимые и шляпки подсолнечника, упавшие на снег (внизу фото В. Останина).



Фото 12. Основной способ добывания козулями влажного корма зимой – раскопка снега, на что животные нередко тратят энергии больше, чем получают с пищей.



Фото 13. Так выглядят места кормежки косуль в многоснежье.



Фото 14. При плотном снеге корм на полях становится практически недоступным для косуль, что приводит к массовой их гибели в отсутствии подкормки.



Фото 15. При недостатке корма косули обгрызают утолщенные побеги кустарников и едят не только сено, но и солому.



Фото 16. В Курганской области многоснежной зимой 1998 г. погибли десятки тысяч косуль, преимущественно сеголетки. Чаще всего они умирали у стогов соломы, сена и на подкормочных площадках с луговым сеном и вениками. Желудки большинства погибших зверей были плотно заполнены сухим кормом (нижний снимок).



Фото 17. В России была создана иллюзорная система подкормки косуль, предназначенная для проверяющих чиновников. Такой корм косули не едят даже в самые голодные годы.



Фото 18. Подкормка косуль в охотничьих хозяйствах обществ охотников в Курганской области: собственные поля люцерны, рапса, вико-овсяной смеси и сотни тонн высококачественного сена и шляпок подсолнечника.



Фото 18. Окончание.



Фото 19. Мигрирующие сибирские косули (фото Н. Мальцева и А. Савченко).



Фото 20. Отлов и мечение мигрирующих сибирских косуль (р. Нора, Амурская область).



Фото 21. В западноевропейских странах каждое деревце во избежание повреждения косулями и оленями помещают в пластиковую трубу, разрезанную вдоль. На нижнем снимке слева от забора – места обитания косуль, справа – пастбище домашних овец.